

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра Ихтиологии и гидробиологии

Григорьева Александра Сергеевна

Популяционные характеристики *Arctica islandica* L. в Белом море

Выпускная квалификационная работа магистра

(магистерская диссертация)

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент,
Герасимова Александра Владимировна

Санкт-Петербург

2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ	6
1.2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ ПОПУЛЯЦИЙ <i>ARCTICA ISLANDICA</i> L.....	8
1.2.1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОТНОШЕНИЕ К КЛЮЧЕВЫМ ПЕРЕМЕННЫХ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	9
1.2.2. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ <i>ARCTICA ISLANDICA</i> : СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, ЕЕ МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ВЫЖИВАЕМОСТЬ И РОСТ МОЛЛЮСКОВ.....	12
1.2.3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДОЛГОЛЕТИЯ <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	18
1.2.4. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	20
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	26
2.1. АНАЛИЗ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЙ	26
2.2. АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОСЕЛЕНИЯ <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	28
2.3. АНАЛИЗ ЛИНЕЙНОГО РОСТА И ОСОБЕННОСТЕЙ ВЫЖИВАНИЯ <i>ARCTICA</i> <i>ISLANDICA</i>	32
2.4. ИССЛЕДОВАНИЕ ЦИКЛА ГАМЕТОГЕНЕЗА <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	32
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	38
3.1. ХАРАКТЕРИСТИКА АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА АНАЛИЗИРУЕМОГО УЧАСТКА	38
3.2. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЯ <i>ARCTICA ISLANDICA</i> И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫЖИВАНИЯ ОСОБЕЙ В ВОЗРАСТНЫХ ГРУППАХ.....	41
3.3.ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ <i>ARCTICA ISLANDICA</i>	55
3.4. ОСОБЕННОСТИ ЦИКЛА ГАМЕТОГЕНЕЗА ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ <i>ARCTICA ISLANDICA</i> ЛЕТОМ 2015, 2017 ГГ. В РАЙОНЕ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА.	57
3.4.1. 2015 год	57
3.4.2. 2017 год	57
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	73
ВЫВОДЫ	79
Литература	81

ВВЕДЕНИЕ

Широко распространенные преимущественно в шельфовой зоне северных морей бореальные двустворчатые моллюски *Arctica islandica* L. отличаются значительной эврибионтностью и в водах Северной Атлантики относятся к промысловым видам.

Интерес к изучению экологических и биологических особенностей представителей данного вида в 70-е годы XX века во многом был вызван сокращением запасов промысловых моллюсков и поиском новых видов, пригодных для массового потребления (Landers, 1976). В 80-х годах XX века начат промысел *Arctica islandica* в США, а с 90-х - в Исландии (Eiriksson, 1988; Weinberg, 1995, 1998; Roddick, 2013). Коммерческий интерес к этому виду в значительной степени стимулировал изучение его популяционных характеристик, прежде всего закономерностей воспроизводства запасов в североатлантических водах (Landers, 1976; Thompson et al., 1980) десятилетия бореальные двустворчатые моллюски *Arctica islandica* L. приобрели известность благодаря принадлежащим им двум рекордам – максимальной продолжительности жизни среди неколонизальных животных (Wanamaker et al., 2009) и крайне медленной скорости роста взрослых организмов (Witbaard et al., 1999). Периоды снижения скорости метаболизма в сочетании с чрезвычайно высокой активностью антиоксидантов могут быть одними из ключевых факторов крайнего увеличения продолжительности жизни данного вида (Abele et al., 2008; Strahl et al., 2011b). Возраст наиболее старой особи в водах Исландии, по-видимому, превышает 400 лет и даже 500 лет (Wanamaker et al., 2009; Ridgway, Richardson, 2010; Butler et al., 2013). Таким образом, крайнее долголетие *Arctica islandica* в сочетании с их широким распространением и обитанием в самых разнообразных условиях окружающей среды позволяет рассматривать данный вид как модельный объект для изучения проблем старения организмов (Ridgway, Richardson, 2010) и проведения долгосрочного мониторинга динамики популяций (Harding et al., 2008). Вместе с тем примеров длительных наблюдений за динамикой структуры поселений арктик крайне мало, что во многом объясняется трудностями в определении возраста моллюсков. По внешней морфологии раковины относительно надежно можно оценить возраст особей только младше 10 лет (Thompson et al., 1980; Murawski et al., 1982; Brey et al., 1990).

К настоящему времени достаточно хорошо изучены географическое распространение, биологические, экологические и физиологические особенности популяций данного вида, правда, в основном североатлантических, североморских и балтийских. Демэкология *A. islandica* на северо-восточной границе ареала вида (Баренцево, Белое моря) исследована значительно хуже. При этом в Белом море *Arctica*

islandica обнаружены почти повсеместно. В современный период Белое море является восточной границей ареала распространения *Arctica islandica*, где местные условия обитания, прежде всего соленостные градиенты, существенно отличаются от других местообитаний. Наиболее плотные поселения арктики формируют на глубинах 10-15 м на илисто-песчаных с примесью камней грунтах, часто доминируя по биомассе в сообществах макробентоса. Типичным примером подобного биотопа является выбранный участок для многолетних наблюдений (с 1984 года) за динамикой структуры поселения *Arctica islandica* силами студентов и сотрудников кафедры ихтиологии и гидробиологии – в сублиторальной зоне у о-ва Матренин на глубинах 5-15 м (Герасимова, Максимович, 1988; Герасимова, Максимович, 2001; Герасимова и др., 2008; Герасимова, Кузнецова, 2009; Gerasimova, Maximovich, 2013). В этом местообитании представители данного вида отличались необычайно высокими для Белого моря показателями обилия - среднегодовая численность для всего участка более 100 экз./м², а биомасса на глубинах 10-15 м могла в отдельные годы превышать 3 кг/м².

На протяжении большей части наблюдений (1984-2003 гг.) поселение арктик на максимальных глубинах участка (10-15 м) было представлено весьма стабильной плотной агрегацией крупных моллюсков (в основном размерами 30-40 мм), практически исчезнувшей в 2005 году на фоне почти неизменных гидрологических показателей (температуры, солености воды). Молодые особи большей частью были сосредоточены в мелководной зоне участка (глубины менее 10 м).

Можно предложить две гипотезы поддержания такой структуры поселения:

1. Постоянное перераспределение *Arctica islandica* в пределах участка, например, миграции молодых моллюсков из мелководной зоны участка на большие глубины. Однако в этом случае трудно объяснить элиминацию крупных арктик в 2005 году на фоне относительно стабильных окружающих условий.

2. Стабильная агрегация моллюсков размерами более 30 мм на протяжении почти 20 лет могла состоять в основном из представителей одной генерации, отличающихся медленным ростом и низкой скоростью элиминации в рассматриваемый период. Просто время жизни генерации к 2005 году практически истекло.

Есть определенные аргументы в пользу второй предположения: а) до 2003 гг. наблюдалось устойчивое снижение численности моллюсков доминирующей размерной группы; б) по литературным данным беломорские арктики размерами более 30 мм очень медленно растут (менее 1 мм в год) (Басова, 2008; Vegum et al., 2010); в) для данного вида описаны крайне длительные перерывы (в течение десятилетий) в успешном пополнении в

северо-атлантических водах (Murawski et al., 1982; Steingrímsson, Thorarinsdóttir, 1995; Powell, Mann, 2005).

Для проверки второй гипотезы было необходимо вернуться к анализу возрастного состава этой группы в течение почти 20 лет – 1984-2003 годы. Однако оценка возраста арктик старше 8-9 лет по внешней морфологии раковины, как правило, не давала надежных результатов (Thompson et al., 1980). Весьма перспективной стала методика определения возраста по меткам во внутренних слоях раковины (Witbaard et al., 1999; Kilada et al., 2007; Strahl et al., 2007; Begum et al., 2010), освоением которой и предстояло мне заняться при подготовке магистерской диссертации.

Дополнительной задачей моей магистерской диссертации стало изучение особенностей воспроизводства популяции *Arctica islandica* в Белом море прежде всего для понимания механизмов возможных механизмов межгодовых колебаний уровня пополнения популяций. Однако далеко не для всех массовых видов *Bivalvia* имеются данные о параметрах репродуктивного цикла популяций - цикла воспроизводства пула половозрелых особей популяции. Значимым этапом в репродуктивном цикле популяций (цикле воспроизводства половозрелых особей популяции) является цикл гаметогенеза половозрелых особей - совокупность последовательных явлений в сезонной динамике развития гонад. Подробное исследование цикла гаметогенеза *Arctica islandica* в Белом море было предпринято в магистерской диссертации выпускницы нашей кафедры Анны Александровны Диамант (Диамант, 2012; Григорьева et al., 2017). Однако продолжение работ в этом направлении (в обработке материалов я уже принимала непосредственное участие) показало, что межгодовые смещения в сезонной динамике развития гонад у представителей данного вида могут быть весьма существенны, что отражалось в значительных межгодовых изменениях в сроках нерестовой активности данного вида. Поэтому было принято решение продолжить изучение репродуктивной экологии *Arctica islandica* в Белом море.

Таким образом, цель данной работы - изучение закономерностей многолетних изменений структуры поселения и репродуктивного цикла *Arctica islandica* в районе Керетского архипелага (Кандалакшский залив, Белое море).

В задачи работы входит изучение:

1. Возрастного состава поселения *Arctica islandica* (на примере участка многолетнего мониторинга) и его многолетней динамики;
2. Линейного роста *Arctica islandica*;
3. Закономерностей выживания особей в генерациях;
4. Цикла гаметогенеза половозрелых особей.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ

Белое море расположено на севере европейской части России и соединяется с Баренцевым морем относительно мелководным проливом (Добровольский, Залогин, 1982). По размерам - это одно из самых небольших наших морей. Его площадь равна 90 тыс. км², объем 6 тыс. км³, средняя глубина 67 м, наибольшая глубина 350 м (Добровольский, Залогин, 1982). Белое море принято разделять на две неравные части — северную и южную, они объединены относительно узким проливом - Горлом. Северная часть состоит из Воронки и Мезенского залива, а южная представлена Бассейном и примыкающими к нему заливами — Кандалакшским, Онежским и Двинским (*Рис. 1*). Из-за сильной расчлененности моря отдельные его участки настолько отличаются друг от друга, что их можно было бы считать принадлежащими разным морям. Рельеф дна неровен, самые глубокие районы моря — Бассейн и Кандалакшский залив.



Рис.1. Карта Белого моря.

В настоящее время Белое море является одним из наиболее изученных морей нашей страны: достаточно подробно исследованы его климатические условия, особенности гидрологии и гидрохимии вод (Кузнецов, 1960; Бабков, 1982; Бабков, Голиков, 1984; Бабков, 1985; Белое... 1995; Berger et al., 2001). Море глубоко врзается в материк, с этим связывают континентальность климата: лето относительно теплое, зима продолжительная и суровая. Зимой температура воздуха может опускаться до $-20 - -30^{\circ}\text{C}$, а летом подниматься до $+30^{\circ}\text{C}$, хотя обычно не превышает $15-20^{\circ}\text{C}$. Гидрологический режим моря складывается под воздействием климатических особенностей региона, а так же значительного материкового стока и водообмена с Баренцевым морем (Бабков, Голиков, 1984). Зимой температура воды на поверхности почти равна температуре замерзания и составляет в разных районах моря от $-0,5$ до $-1,9^{\circ}\text{C}$. Образование ледового припая у берегов, который в губах Кандалакшского залива держится порой по 6-7 месяцев в году (Кузнецов, 1960), определяет своеобразные условия над литоральной зоной и над верхним отделом сублиторали. Зимой температура, близкая к поверхностной, охватывает слой 30-45 м, весной прогрев распространяется до 20 м, а летом толщина прогретого слоя 30-40 м, температура в нем $+13-4^{\circ}\text{C}$. Ниже 40 м температура воды резко падает, и на глубинах 50-60 м даже летом она отрицательна. На горизонтах 130-140 м температура воды достигает $-1,4^{\circ}\text{C}$ и далее практически не меняется до самого дна. Температура воды летом на поверхности большей части моря достигает $+12-15^{\circ}\text{C}$, поверхностные воды мелководных заливов прогреваются сильнее - до $+20-24^{\circ}\text{C}$. Биологическая весна наступает в июне, когда вода прогревается до $+3-5^{\circ}\text{C}$, а десятиградусной отметки температура воды достигает обычно в 20-х числах июня. Примерно к этому же времени происходит размножение многих видов, а в зоопланктоне можно найти массу пелагических личинок (Марфенин, Белорусцева, 2006).

Соленость Белого моря ниже средней солености океана и соседнего Баренцева моря в результате поступления большого объема пресных речных вод (свыше $200 \text{ км}^3/\text{год}$), вследствие чего соленость на поверхности большей части моря колеблется в пределах 24-27 ‰. Кроме общего понижения солёности, здесь характерны и её резкие сезонные колебания, обусловленные материковым стоком, осадками и, главным образом, весенним таянием льдов. Например, годовая амплитуда средних месячных солёностей на Мурмане составляет лишь 2,96 ‰, а в различных участках Белого моря она изменяется от 4,19 до 10,34 ‰. По мере увеличения глубины солёность вод Белого моря заметно возрастает (до 30 ‰, начиная с глубины более 100 м), а амплитуда её колебаний уменьшается.

Воды Белого моря характеризуются высоким содержанием кислорода: от 6,6 до 8,6 мл/л и наблюдается до 110-117% от насыщения, на максимальных глубинах Бассейна содержание кислорода не превышает 6,6-7,8 мл/л (Berger et al., 2001).

В Белом море наблюдаются правильные и мелководные полусуточные приливы. Приливная волна входит в Белое море и выходит из него через Горло. Высота приливной волны в Бассейне и заливах в основном не превышает 2 м (Бабков, Голиков, 1984).

1.2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ ПОПУЛЯЦИЙ *ARCTICA ISLANDICA* L.

Двустворчатые моллюски *Arctica islandica* L. - это единственные современные представители семейства Arctiidae, появившиеся еще в раннем Мелу (Nicol, 1951; Abbott, 1954). *Arctica islandica* известны под различными названиями, такими как "Iceland Cyprina", "Ocean Quahog" и "Mahogany Clam". Последнее имя связано с золотисто-коричневым цветом раковины молодых особей (**Рис. 2**) Когда животное стареет, periostracum становится черным из-за отложения комплексов железа (Brey et al., 1990).



Рис. 2. *Arctica islandica*, размеры 29 мм, илесто-песчаная бенталь у о-ва Матренин.

Как уже было отмечено во «Введении» активное изучение биологических и экологических характеристик данного вида началось с 70 годов XX века, что в значительной степени подогревалось как коммерческим интересом к этим моллюскам, так и особенностями их физиологии, приводящими к удивительному долголетию. В результате различные показатели *Arctica islandica* стали предметом исследования: анатомия (Saleuddin, 1964), поведение (Taylor, 1976), физиология моллюсков; (Oeschger, Storey, 1993; Tschischka et al., 2000). В 80-х годах XX века начат промысел *Arctica islandica* в США, а с 90-х - в Исландии (Eiriksson, 1988; Weinberg, 1995, 1998; Roddick, 2013). Коммерческий интерес к данному виду в значительной степени стимулировал изучение его популяционных характеристик, прежде всего закономерностей

распределения и воспроизводства запасов, роста в северо-атлантических водах (Landers, 1976; Thompson et al., 1980; Kennish et al., 1994; Thorarinsdottir, Steingrimsso, 2000; Witbaard, Bergman, 2003; Strahl et al., 2007). В настоящее время *Arctica islandica* рассматривается индикатор состояния окружающей среды (Rees, Dare, 1993), что, соответственно, усиливает интерес к популяционным характеристикам данного вида.

1.2.1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОТНОШЕНИЕ К КЛЮЧЕВЫМ ПЕРЕМЕННЫМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ *ARCTICA ISLANDICA*

Представители этого рода по всей вероятности всегда населяли умеренные и суббореальные воды (Dahlgren et al., 2000). На протяжении Кайнозоя ареал распространения ограничился Северной Атлантикой и прилежащими территориями (Nicol, 1951).

На сегодняшний день *Arctica islandica* вдоль восточного побережья Северной Америки расселяются от Ньюфаундленда до Мыса Хаттерас (Dahlgren et al., 2000). На европейском шельфе найдены в водах, омывающих Исландию, Данию, Норвегию, Швецию, в Северном море, Балтийское море, в проливе Ла-Манш, а также в Ирландском море, Баренцевом море и Белом море (Merrill, Ropes, 1969; Brey et al., 1990; Rowell et al., 1990; Witbaard, Bergman, 2003) (**Рис. 3**). Створки субфоссильных раковин арктик находили на берегах Лабрадора и Гренландии (Nicol, 1951). Сообщения об обнаружении арктик в Тихом океане ни разу не были подтверждены (Merrill, Ropes, 1969).

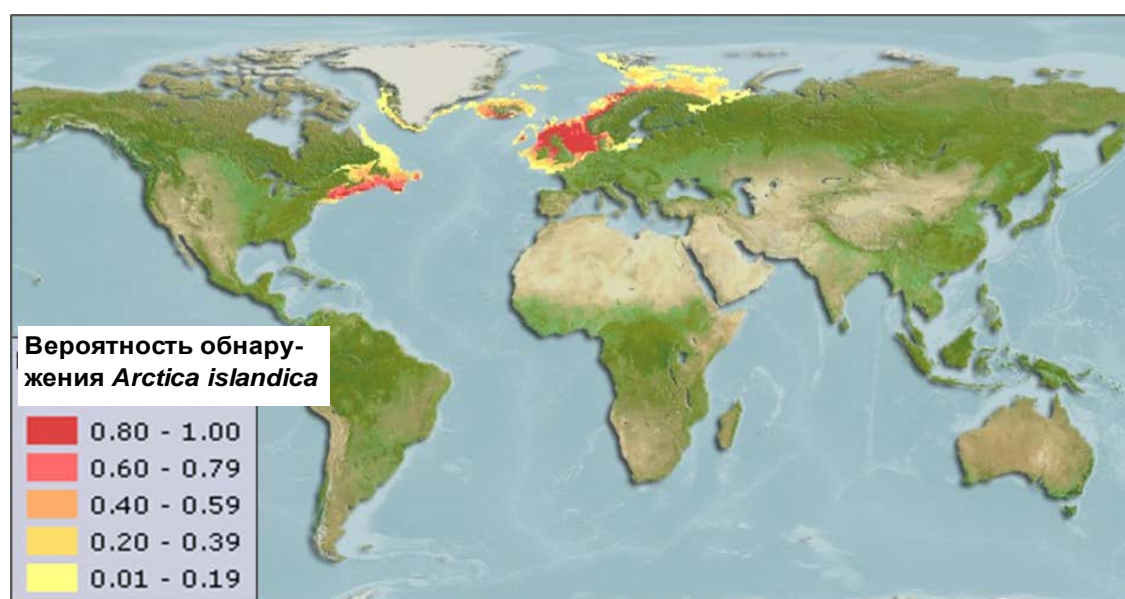


Рис.3. Карта распространения (SeaLifeBase, 2018)

В пределах ареала *Arctica islandica* обнаружены на глубинах от 4 до 400 м (Басова, 2008), однако обычно моллюски обитают в диапазоне глубин 10 - 280 м (Kennish, Lutz,

1995). В Северной Атлантике предпочитаемыми глубинами для этих животных называли 25 - 61 м (Merrill, Ropes, 1969; Serchuk et al., 1982). Сообщения о находках арктик на глубинах больше 400 м пока что не имеют доказательств. Например, ранее сообщали об обнаружении этих моллюсков на глубине 482 м (Nicol, 1951), но не уточнялось, были собраны живые особи или только пустые раковины. Медсен (Madsen, 1949) сообщал об обнаружении молодежи арктик на глубине свыше 2000 м в водах западнее Исландии, но этому также нет подтверждения. По данным некоторых исследователей, представители этого вида отмечены и в прибрежном мелководье. Так, Форбс и Хенли (Forbes, Hanley, 1853) сообщали о находках живых *Arctica islandica* у восточных берегов Шотландии в заливе Фёрт-оф-Форт на нижнем уровне максимального отлива, аналогичные данные известны и у других исследователей (Madsen, 1949; Nicol, 1951).

В пределах своего ареала *A. islandica* обычно населяют широкий спектр субстрата, предпочитая мягкие грунты: мелкий, крупный песок, ил, ракушечник, глину (Fogarty, 1981; Beal, Kraus, 1989; Brey et al., 1990; Thorarinsdottir, Einarsson, 1996).

В Белом море *Arctica islandica* обнаружены почти повсеместно, кроме Мезенского залива и южных районов Горла (Моллюски.... 1987; Наумов, 2006; Исаченко, 2013). В этом водоеме развитие локальных поселений *Arctica islandica* характерно для ограниченных илисто-песчано-гравийных участков сублиторальной зоны на глубинах 5-80 м (по последним данным 5-40 м), при высоких летних температурах (10-14⁰С) (Кузнецов, 1960; Бабков, 1978; Наумов и др., 1982; Бабков, Голиков, 1984; Исаченко, 2013). Плотные скопления арктик (биомасса до 1 кг/м², а численность свыше 100 экз./м²) отмечены в Онежском заливе на глубинах 35-40 м (Наумов и др., 1982; Бабков, Голиков, 1984) и в куту Кандалакшского залива на глубинах 11-15 м (Исаченко, 2013).

По литературным данным, на сегодняшний день *Arctica islandica* обитают в широком диапазоне значений температуры и солености воды - от 0⁰С до 19⁰С (Witbaard, Klein, 1994), и от 20 ‰ до 35 ‰ (Strahl, 2011) соответственно (**Табл. 1**). При этом оптимальные температуры воды для представителей этого вида по материалам А.Н Голикова и О.А. Скарлато (1977), находятся в диапазоне 6-16⁰С. Аналогично Манн (Mann, 1985) отмечал, что верхним пределом распространения моллюсков является летняя изотерма 16⁰С воды у дна.

Не смотря на то, что предпочитаемая соленость *Arctica islandica* не ниже 20 ‰, специальные экспериментальные работы по изучению соленостной устойчивости этих моллюсков в июле-августе 2008 и 2010 годов на Морской Биологической станции СПбГУ (Белое море) показали (Герасимова и др., 2009); неопубликованные данные), что нижняя

Табл. 1 Среднегодовая температура и соленость в некоторых районах обитания *Arctica islandica*

Районы обитания	Среднегодовая температура, °С	Соленость, ‰
Балтийское море (Киль)	10	25
Северное море (Гельголанд)	10	32
Норвежское море (Тромсё)	4	32
Датские проливы (Каттегат)	8	32
Белое море (Чупа)	4	25

граница соленостной устойчивости неакклиматизированных *Arctica islandica* составила всего 13-14 ‰.

На самом деле оценка возможности соленостной адаптации (или границы потенциального толерантного диапазона) водных беспозвоночных достаточно проблематична, поскольку требует постановки длительных экспериментов. Для решения проблемы можно использовать то обстоятельство, что на границе ареала пределы потенциальной толерантности примерно соответствуют границам фактического толерантного диапазона, которые, определить достаточно просто. Например, в Белом море, характеризующемся пониженной соленостью, многие морские организмы живут на границах своих ареалов. Поэтому нижняя граница их соленостного диапазона должна быть близка к нижней границе потенциальной толерантности (т.е. должна отражать возможности соленостной адаптации) (Филиппов, Филиппова, 2006).

Arctica islandica, как и большинство двустворчатых моллюсков, являются фильтраторами, питаются фитопланктоном, процеживая воду своими относительно короткими сифонами, вытянутыми над субстратом (Winter, 1970). В лабораторных опытах Винтер (Winter, 1969) показал, что максимальный объем фильтрации водорослей взрослыми моллюсками наблюдался при температуре 20 °С и концентрации 50×10^6 клеток/л, однако такая высокая концентрация водорослей маловероятна в природной среде. В своих лабораторных исследованиях Винтер показал, что за сутки два периода питания сменялись двумя периодами пищеварения (Winter, 1970).

У *Arctica islandica* достаточно много хищников. Среди беспозвоночных животных это скальный краб (тихоокеанский скальный краб *Romaleon antennarium*), обитающий на западном побережье Северной Америки, и некоторые другие ракообразные. Также для западного побережья Северной Америки было показано, что среди костных рыб это длинношипый керчак *Myoxcephalus octodecemspinosus*, угревидная бельдюга *Zoarces anguillar*, пикша и треска (Brey et al., 1990). В наибольшей степени страдают от

хищников особи, поврежденные в результате работы драги (Medcof, Caddy, 1971). Угрозу для *A.islandica* представляют треска, скаты, зимняя камбала (*Pseudopleuronectes americanus*), бычки-подкаменщики, хищные морские гастроподы *Euspira heros* (Англия) и раки-отшельники (побережье Северной Америки). В промысловых районах драги и тралы нередко повреждают моллюсков, что в итоге заканчивается гибелью животных (Murawski, Serchuk, 1989; Bergman et al., 1990), особенно страдают при этом наиболее крупные особи (Rumohr, Krost, 1991), чья смертность и так высока из-за промысла (Brey et al., 1990).

1.2.2. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ *ARCTICA ISLANDICA*: СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, ЕЕ МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ВЫЖИВАЕМОСТЬ И РОСТ МОЛЛЮСКОВ

В 2006 году на берег Исландии был выброшен моллюск *Arctica islandica*, чей первоначальный возраст был определен 405 лет (Wanamaker et al., 2008; Wanamaker et al., 2009), позже возраст животного был увеличен до 507 лет и подтвержден данными радиоуглеродного анализа (Butler et al., 2013). Как уже было отмечено, на сегодняшний день *Arctica islandica* считаются рекордсменом по продолжительности жизни среди неколонизальных животных.

Изучение продолжительности жизни *A.islandica* в разных частях ареала производили неоднократно (Басова, 2008; Witbaard, 1996; Wanamaker et al., 2009), однако только в последние десятилетия, по-видимому, удалось достичь заметного прогресса в этом направлении. Использование внешней морфологии раковины моллюсков, как оказалось, не давало надежных результатов (Thompson et al., 1980): после десятой линии роста кольца становились столь частыми, что их границы невозможно было различить. Ситуация также осложнялась тем, что с возрастом раковины моллюсков вследствие отложения соединений железа в периостракуме становились практически черными (Brey et al., 1990) с весьма трудно отличимыми ростовыми метками. Только у молодых же особей *Arctica islandica* (как правило, младше 10 лет) периостракум окрашен в золотисто-коричневый цвет (Ridgway, Richardson, 2010), и остановки роста относительно четко выделяются на раковинах (Murawski et al., 1982; Brey et al., 1990). Более перспективной стала методика определения возраста *A.islandica* по меткам во внутренних слоях раковины. Они соответствовали некоторым, но не всем наружным линиям роста, более четко определены, их легче измерить и подсчитать (Thompson et al., 1980). Годичный характер внутренних меток у *A.islandica* был подтвержден радиоуглеродным методом (Witbaard, 1996) и полевыми экспериментами (Ropes, 1984). Подсчет внутренних меток производился либо непосредственно под микроскопом на специально подготовленных

спилах раковины от вершины до брюшного, либо на ацетатных репликах спилов раковины края (Strahl et al., 2007). Оказалось, что особи в возрасте 100 и 200 лет весьма обычны в местообитаниях вида, а исландские моллюски достигали возраста даже 507 (Schone et al., 2005; Wanamaker et al., 2008; Butler et al., 2013). 125-150 летние моллюски были найдены в популяции *Arctica islandica* в Северном море (Witbaard, Klein, 1994; Witbaard et al., 1999; Epplé et al., 2006; Begum et al., 2010). В 1983 году Роупс и Муравский (Ropes, Murawski, 1983) по ацетатным репликам спилов раковины оценили максимальную продолжительность жизни *Arctica islandica* в атлантических водах Северной Америки (Long Island, New York bight) в 225 лет. Интересно, что далеко не везде продолжительность жизни *Arctica islandica* столь велика. Как выяснилось, в условиях пониженной солености представители данного вида живут гораздо меньше - от 58 лет в проливе Каттегат до 40-44 лет в Белом и Балтийском морях (Brey et al., 1990; Zettler et al., 2001; Begum et al., 2010). Совсем недавно появилась работа, посвященная физиологическим аспектам старения *Arctica islandica* в разных географических регионах (Basova et al., 2017), где показано, что факторы окружающей среды могут влиять на скорость старения и продолжительность жизни у морских организмов. Авторы пришли к выводу, что продолжительность жизни и специфические жизненные циклы двустворчатых моллюсков зависят от условий окружающей среды и не связаны с генетическими различиями между популяциями. Влияние окружающей среды (в частности пониженной солености и ее резких сезонных изменений) проявляется посредством ускорения темпов клеточного старения в популяциях из более стрессовых условий. Для морских двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* опресненные условия в таких внутренних морях, как Западная Балтика и Белое море, создают достаточно сильный стресс, чтобы сократить продолжительность жизни. Вместо усиления физиологической защиты для подавления стресса и запуска «антивозрастной программы» в более динамичных условиях, двустворчатые моллюски корректируют историю жизни (рост, развитие и воспроизводство) для удовлетворения экологических требований в разных регионах. Таким образом, исследователи подчеркивали физиологическую гомогенность отдельных популяций *Arctica islandica*.

Экстремальная продолжительность жизни этих моллюсков способствовала использованию их раковин для попыток реконструкции морского климата (Stott et al., 2010), а также привлекла к нему исследователей-геронтологов (Vodnar, 2009). Кроме того из-за широкого распространения и уникального долголетия *Arctica islandica* также рассматривались как перспективный организм-индикатор условий окружающей среды

(Witbaard, Bergman, 2003) и модельный объект для проведения долговременных наблюдений.

Тем не менее длительных исследований динамики популяций *Arctica islandica* сравнительно немного, что обусловлено и сложностями в определении возраста этих животных, и относительно низкими величинами их обилия. Так, в прибрежных водах Исландии не смотря на то, что *Arctica islandica* часто доминирует в инфауне донных сообществ, численность моллюсков в среднем всего 14 экз./м² (Ragnarsson, Thorarinsdottir, 2002), а в Северном море средняя плотность поселений арктик в разных районах колебалась от 0,1 до 12 экз./м², лишь в один сезон отмечена численность 286 экз./м² (Witbaard, Bergman, 2003). Значительные величины обилия моллюсков отмечены в западной Балтике, где в отдельные годы численность достигала почти 600 экз./м² (Zettler et al., 2001). При этом, не смотря на столь очевидные успехи в оценке продолжительности жизни *Arctica islandica* в последние десятилетия, известные данные о динамике структуры поселений этих моллюсков в основном ограничены рассмотрением межгодовых смещений в размерном распределении моллюсков. Оценка возраста арктик по меткам во внутренних слоях раковины оказалась более трудоемкой нежели использование для таких целей наружных колец. Характерной чертой размерной структуры локальных популяций *Arctica islandica* являлось преобладание особей крупных размеров (с высотой раковины более 70 мм) и почти полное отсутствие молодых моллюсков (размерами менее 30-50-70 мм). Такая ситуация наблюдалась в поселениях атлантического побережья Северной Америки (Murawski et al., 1982; Lewis et al., 2001; Powell, Mann, 2005), на северо-западном побережье Исландии (Steingrimsson, Thorarinsdottir, 1995; Thorarinsdottir, Einarsson, 1996), в Северном море (Witbaard et al., 1997), в куту Кандалакшского залива Белого моря (Исаченко, 2013). В последнем случае (Белое море) в поселении *Arctica islandica* на протяжении почти 10 лет преобладали моллюски размерами всего 30-40 мм, при этом, по-видимому, относящиеся к старшим возрастным группам в данном местообитании. Было высказано предположение (Murawski et al., 1982; Lewis et al., 2001), что смещение возрастной структуры поселений в сторону преобладания особей старших генераций могло быть обусловлено нерегулярностью пополнения поселений или низкой выживаемостью молоди. При этом неоднократно отмечено, что успешное пополнение поселений *Arctica islandica* в определенные годы могло привести к превращению мономодального размерного распределения в бимодальное (Lewis et al., 2001; Witbaard, Bergman, 2003). Отсутствие успешного пополнения поселений *Arctica islandica* на протяжении десятилетий известно в атлантических популяциях данного вида (Murawski et al., 1982; Steingrimsson, Thorarinsdottir, 1995; Powell, Mann, 2005). В редких случаях

описано смещение размерного распределения арктик в сторону преобладания молодых особей (залив Мекленбург (Балтийское море) (Zettler et al., 2001)), где около 90 % составляли особи с длиной раковины менее 30 мм, возможно, результат интенсивного пополнения поселения моллюсков в конце 20-го века.

В пределах ареала максимальная зарегистрированная длина раковины *Arctica islandica* варьирует от 42 до 120 мм (**Таблица. 2**) (Кузнецов, 1960; Murawski et al., 1982; NEFSC, 1995; Witbaard et al., 1999; Lewis et al., 2001; Zettler et al., 2001; Thorarinsdottir, Jacobson, 2005; Kilada et al., 2007; Strahl et al., 2007; Begum et al., 2010), при этом наименьшими размерами и наиболее короткой жизнью (около 40 лет) отличались моллюски в акваториях с пониженной соленостью и значительными сезонными колебаниями температуры воды – в Белом и Балтийском морях (Brey et al., 1990; Zettler et al., 2001; Begum et al., 2010). Крайне медленный рост характерен для представителей старших генераций данного вида (Brey et al., 1990; Kennish et al., 1994; Kennish, Lutz, 1995; Witbaard et al., 1999; Kilada et al., 2007; Ridgway, Richardson, 2010). Форстер (Forster 1981), отмечал, что скорость роста наиболее крупных особей (с раковинной 82-108 мм длиной) около 0,1 мм в год. В Северной Атлантике (у берегов Исландии и Канады) *Arctica islandica* росли относительно быстро в течение первых 20-30 лет, однако их рост замедлялся при наступлении половой зрелости – скорость роста снижалась в среднем с 2 мм/год у особей младше 20 лет до 0,5 мм и меньше в год у особей старше 40-50 лет (Kilada et al., 2007; Strahl et al., 2007). Интересно, что наиболее быстрым и наиболее медленным темпом роста отличались представители из самых северных популяций – в прибрежных водах Исландии и Белого моря соответственно (Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010), где среднегодовая температура воды почти одинакова – 4-5⁰С. Исследователи предполагали, что сочетание пониженной солености и весьма сурового температурного режима в Белом море (почти пять месяцев в году температура воды ниже 0⁰С, амплитуда ее сезонных колебаний превышает 10⁰С) создает наиболее стрессовую ситуацию для данного вида. Очевидно, географические различия в скорости роста *Arctica islandica* обусловлены комплексным воздействием нескольких факторов, из которых основное значение имеют температура (Beal, Kraus, 1989; Cargnelli et al., 1999; Witbaard et al., 1999), соленость (Brey et al., 1990; Strahl et al., 2011a; Basova et al., 2017), условия питания (Josefson et al., 1995; Witbaard, 1996; Witbaard et al., 1999; Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010).

Табл. 2. Продолжительность жизни и максимальные размеры *Arctica islandica* в различных районах их распространения

Район	Место наблюдений	Глубины, м	Среднегодовая температура воды, °С	Диапазон сезонных изменений температуры воды, °С	Соленость, ‰	Максимальный возраст, годы	Максимальная длина раковины, мм	Авторы
Северная Атлантика	Mid-Atlantic Bight	53			34-35	117	100	Murawski et al., 1982
Северная Атлантика	Mid-Atlantic Bight				34-35	90	93,1	NEFSC, 1995
Северная Атлантика	Mid-Atlantic Bight	57			34-35	149	> 100	Thompson et al., 1980
Северная Атлантика	Georges Bank	60-75				90	97,3	Lewis et al., 2001
Северная Атлантика	Прибрежные акватории Исландии	10-43				202	99	Thorarinsdottir and Jacobson, 2005
Северная Атлантика	Прибрежные акватории Исландии	11-47				100	88,8	Kilada et al., 2007
Северная Атлантика	Прибрежные акватории Исландии	14-22	5		35	197	109	Begum et al., 2010
Северная Атлантика	Прибрежные акватории Исландии	14-22				192		Struhl et al., 2007
Северная Атлантика	St Mary's Bay (прибрежные воды Канады)	27-60				72	90,7	Kilada et al., 2007
Северная Атлантика	Sable Bank (прибрежные воды Канады)	11-104				210	118,1	Kilada et al., 2007
Северная Атлантика	Прибрежные воды Норвегии	10-30	4		33	90	95,6	Begum et al., 2010
Северное море	Немецкая бухта	40	10	4-15	31	125	86,5	Begum et al., 2011
Северное море	Каттегат	33	8		31	58		Begum et al., 2010
Баренцево море	Юго-западный район	60-100		1,4-7	34-35		92	Кузнецов, 1960
Баренцево море	Восточный Мурман	40-50		1,4-7	34-35		81,9	Кузнецов, 1960
Балтийское море	Кильская бухта	25	10		25	40	70,6	Begum et al., 2010
Балтийское море	Mecklenburg Bight	16-30			12,5-22 (1999 год)	39	55	Zettler et al., 2001
Белое море	Кандалакшский залив	13-25					49,2	Кузнецов, 1960
Белое море	Кандалакшский залив	10-15	4	-1-15	25	44	42,4	Begum et al., 2010

При этом последние иногда в большей степени определяли вариабельность ростовых характеристик моллюсков в разных регионах, нежели температурный режим акваторий (Witbaard et al., 1999). Описана положительная корреляция скорости роста *Arctica islandica* и величины первичной продукции в отдельных районах (Witbaard et al., 1999). В лабораторных условиях за счет улучшения обеспеченности пищей удалось достичь значительного повышения скорости роста арктик (Kraus et al., 1992). Косвенной характеристикой условий питания фильтраторов - сестонофагов, к которым относятся представители данного вида, может служить гранулометрический состав грунта. С этих позиций вполне логична отмеченная отрицательная корреляция скорости роста *Arctica islandica* и содержания илистой фракции в грунте (Witbaard et al., 1999). Также на скорость роста арктик может оказывать негативное влияние повышение показателей обилия (Beal, Kraus, 1989; Cargnelli et al., 1999). Так, Бил и Краус (Beal, Kraus, 1989) отмечали, что скорость роста моллюсков (залив Мэн, северо-восточная Атлантика) снизилась в 1,2 раза при увеличении плотности поселения от 323 до 645 экз./м².

Изучение максимальной продолжительности жизни и скорости линейного роста *Arctica islandica* в Белом море с помощью меток во внутренних слоях раковины осуществлено сравнительно недавно (Басова, 2008; Witbaard et al., 1999; Begum et al., 2010). В результате проведенных наблюдений оказалось, что беломорские *Arctica islandica* прекращали относительно интенсивный рост раньше, чем моллюски из других регионов – фактически после десятилетнего возраста, достигая в итоге меньших размеров (Басова, 2008; Begum et al., 2010). Однако материалы исследователей практически не содержали информацию о характере роста арктик на ранних этапах онтогенеза - в первые 10 лет жизни.

Исследований закономерностей динамики численности и смертности в поселениях *Arctica islandica* сравнительно немного (Brey et al., 1990; NEFSC, 1995; Kilada et al., 2007) (Begum et al., 2010), что в основном обусловлено сложностями в оценке параметров структуры поселений данного вида, прежде всего размерной и возрастной. В известных на данную тему работах по умолчанию принималось, что численность особей с возрастом снижалась по экспоненте (Brey et al., 1990; NEFSC, 1995; Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010), соответственно годовой уровень смертности M модельно рассматривался как константа и оценивался как параметр уравнения (Allen, 1971; Brey, 1999):

$$N_t = N_0 e^{(-Mt)} \quad (1)$$
 где N_0 - начальная численность, M – скорость смертности (год⁻¹), t - возраст, N_t - численность в возрасте t .

Однако при изучении динамики численности *Arctica islandica* в Кильской бухте Балтийского моря (Brey et al., 1990) скорость элиминации исследователи принимали за

константу только для особей отдельных размерных групп: 0,46 год⁻¹, 0,06 год⁻¹ и 0,92 год⁻¹ у моллюсков размерами менее 38 мм, 38-52 мм и более 52 мм соответственно.

В целом годовая смертность в популяциях *Arctica islandica* оказалась сравнительно низкая - от 1 до 17 %, причем наименьшая скорость элиминации (1-8 %) характерна для поселений моллюсков в Северной Атлантике, где представители данного вида отличались наиболее продолжительной жизнью – у берегов Исландии, Канады, Норвегии, Северной Америки (NEFSC, 1995; Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010). Причины естественной смертности арктик могли быть связаны с захоронением особей из-за внезапной седиментации (Schafer, 1972), выбросами на берег во время шторма (Rees et al., 1977), хищничеством беспозвоночных и рыб (в основном страдают молодые особи) (Schafer, 1972; Brey et al., 1990). Известны случаи массовой гибели *Arctica islandica* от гипоксии в Балтийском море (Weigelt, 1991) и Нью-Йоркской бухте, США (Murawski, Serchuk, 1989). Кроме того, значительный вклад в повышение уровня смертности арктик вносит промысел. В промысловых районах использование драг и тралов приводит к физическим повреждениям *Arctica islandica* и соответственно к увеличению смертности помимо непосредственной гибели моллюсков из-за промысла (Murawski, Serchuk, 1989; Bergman et al., 1990; Witbaard, Bergman, 2003). От физических повреждений страдали прежде всего крупные особи (Rumohr, Krost, 1991; Witbaard, Bergman, 2003), которые и так являлись объектом добычи (Brey et al., 1990). Таким образом, в районах промысла увеличение уровня смертности, связанное с хищничеством (молодые особи) и промыслом (представители старших генераций), приводит к относительно низкой скорости элиминации у особей среднего возраста (Brey et al., 1990). При этом в акваториях, где отсутствует добыча *Arctica islandica*, увеличение скорости смертности в старших возрастных группах должно быть менее заметно (Ridgway, Richardson, 2010).

1.2.3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДОЛГОЛЕТИЯ *ARCTICA ISLANDICA*

Еще в 1976 году английский ученый Тейлор (Taylor, 1976) описал любопытное поведение *A. islandica*, не характерное для других представителей *Bivalvia*, обнаружив, что моллюски, обитающие в прибрежной зоне острова Мэн (Ирландское море) раз в несколько дней, без всякой видимой причины, зарывались в грунт, замедляли скорость сердцебиения от 10 - 12 до 2 - 3 ударов в минуту, концентрация аланина в крови, одного из конечных продуктов анаэробного дыхания у двустворчатых моллюсков, увеличивалась, а pH в крови и в мантийной жидкости уменьшался, и моллюски впадали в состояние длительного анаэробноза, впоследствии названного метаболической депрессией (MRD). Очевидной ритмичности в закапывании моллюсков Тейлор не обнаружил,

длительность периодов анаэробнозиса варьировала, обычно составляя от 1 до 7 дней, однако один моллюск оставался закопанным на протяжении 24 дней. Предлагались различные объяснения такого поведения арктик – нарушения в окружающей среде (появление вредных веществ, недостаток кислорода), длительное отсутствие пищи, воздействие хищников, однако серьезных аргументов в пользу какого-либо фактора выдвинуто не было. Была предложена гипотеза о том, что такая спонтанная и самопроизвольная метаболическая депрессия является стратегией, позволившей этим моллюскам достигать столь крайнего долголетия (Abele, Puntarulo, 2004). Такое поведение, по всей видимости, снижает образование свободных радикалов кислорода и, соответственно, *A.islandica* подвергается меньшему оксидативному стрессу в сравнении с двустворчатыми моллюсками сходного образа жизни, но не впадающими в самопроизвольное состояние метаболической депрессии. Окислительным стрессом (оксидативным стрессом, от англ. oxidative stress) называют процесс повреждения клетки в результате окисления. Наиболее опасная часть оксидативного стресса — это образование реактивных форм кислорода (РФК), в которые входят свободные радикалы.

Существуют сотни теорий старения, из которых две - наиболее часто применяются для описания жизненных циклов морских двустворчатых моллюсков (Басова, 2008). Первая – «Метаболическая» - была предложена в 1928 году Раймондом Перлом (Басова, 2008). Суть ее заключается в том, интенсивность метаболизма является основным фактором, определяющим максимальную продолжительность жизни животного. Виды с высокой скоростью метаболизма действительно часто имеют более короткую продолжительность жизни. Вторая теория - «Свободнорадикальная» - предложена Денхомом Харманом в 1956 году (Harman, 1956). Согласно этой теории, интенсивное образование активных радикалов кислорода при высокой скорости метаболизма приводит к снижению максимальной продолжительности жизни. Активные радикалы кислорода образуются в организме, использующем аэробный обмен. Эти свободные радикалы разрушают важнейшие клеточные структуры, такие как ДНК, белки и липиды, что приводит к быстрому старению и возрастным 52 заболеваниям. Данные теории удачно дополняют друг друга и могут быть представлены как общая «Свободнорадикально-метаболическая» теория (Fleming et al., 1981). Эта теория связывает процесс клеточного старения со скоростью метаболизма, которая, в свою очередь, определяет интенсивность образования свободных радикалов кислорода (ROS). Свободные радикалы кислорода (ROS) – это неполностью восстановленные производные молекулярного кислорода, например, супероксид анион, гидроксильный радикал, перекись водорода и липид гидропероксид. Они чрезвычайно токсичны, поскольку обладают высокой реакционной

способностью и вступают в реакцию с большинством жизненно важных молекул в клетке, вызывая потерю клеточной структуры и функции. В клетке всегда присутствуют системы защиты – так называемые антиоксиданты, удаляющие активные радикалы кислорода. Они могут быть низкомолекулярными соединениями, например, глутатион, витамины Е и С, коэнзим Q и ферментами. Например, супероксид-дисмутаза превращает анион кислорода в перекись водорода, каталаза, глутатион-пероксидаза и некоторые другие ферменты переводят перекись водорода в кислород и воду. В качестве продукта перекисного окисления белков и липидов в клетке откладывается бурый пигмент – липофусцин. Липофусцин не может быть полностью удален из клеток. Присутствие липофусцина увеличивает образование свободных радикалов кислорода. Замедление процесса старения может происходить путем снижения скорости метаболизма. У нематоды *Caenorhabditis elegans*, продолжительность жизни которой составляет 3 недели, личинка живет до полугода, а скорость ее метаболизма в два раза ниже, чем у взрослой нематоды (Riddle, Albert, 1997). Некоторые животные для замедления метаболизма в неблагоприятных условиях впадают в зимнюю спячку, летнюю спячку или оцепенение. Летучие мыши, впадающие в оцепенение и (или) зимнюю спячку, живут дольше, чем мыши, не делающие этого (Басова, 2008).

Специальные исследования интенсивности метаболизма, эффективности антиоксидантной защиты и уровня оксидативного стресса у *Arctica islandica* из разных популяций (Басова, 2008) показали, что в подтверждение свободнорадикально-метаболической теории старения *A. islandica* обладают низкой скоростью метаболизма по сравнению с другими видами двустворчатых моллюсков; чрезвычайно высокой активностью антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы и каталазы, практически не снижающейся с возрастом; пигмент липофусцин накапливается с возрастом очень медленно и лишь в метаболически наименее активной соединительной ткани мантии, в то время как даже у самых старых моллюсков он отсутствует в эпидермисе и центральной части мантии.

1.2.4. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ *ARCTICA ISLANDICA*

Изучением размножения *Arctica islandica* занимались многие исследователи, на сегодняшний момент имеются сведения о репродуктивном цикле данного вида в прибрежных западных водах Северной Америки, в районе северо-западного побережья Исландии, в Балтийском, Баренцевом и Белом моря (Кауфман, 1977; Loosanoff, 1953; Oertzen, 1972; Landers, 1976; Mann, 1985; Thorarinsdottir, 2000).

Arctica islandica раздельнополы. Половой диморфизм не выражен. Период полового созревания у них довольно длительный. Ровелл с соавторами (Rowell et al., 1990) утверждали, что средний возраст созревания для моллюсков из Новой Шотландии составляет 13,1 лет для самцов и 12,5 лет для самок. Минимальный возраст половозрелых особей - 7 лет, как для самцов, так и для самок при величине раковины около 49 мм. Роупс с соавторами (Ropes, 1984) отмечали, что неполовозрелые моллюски из Лонг Айленда были в возрасте 2-8 лет и с длиной раковины 19-48 мм. Близкие результаты были получены для того же района Томсона с соавторами (Thompson et al., 1980). По их данным половозрелость у арктик на атлантическом шельфе Северной Америки наступала в возрасте 4-14 лет (в среднем 9,4 года) при длине раковины 24-47 мм (в среднем 38,9 мм) (Cargnelli et al., 1999).

До сих пор неизвестно, какой фактор выступает в роли триггера к нересту. В лабораторных условиях искусственная стимуляция вымета при помощи изменения температуры, солености и рН не дала результатов (Loosanoff, 1953). Такие же результаты получились и в 1976 году у Ландерса ни резкими изменениями солености, ни добавлением спермы в воду не удалось вызвать нерест у зрелых особей (Landers, 1976).

Одно из первых описаний репродуктивного цикла *A. islandica* дал Лузановф (Loosanoff, 1953) при детальном гистологическом изучении особей, пойманных в районе Род Айленда. Исследователь показал, что нерест у арктик начинался в конце июня - начале июля, когда температура воды над поселением моллюсков достигла около 13,5°C (**Табл. 3**). Половина особей завершала нерест к началу октября. Аналогичные данные для данного района получил спустя почти 20 лет Ландерс (Landers, 1976). Несколько южнее, в районе шельфа южной Новой Англии *Arctica islandica* нерестились с мая до ноября, пик интенсивности нереста при этом приходился на август-ноябрь (Mann, 1982).

В Балтийском море размножение *A. islandica* изучал Эртзен (Oertzen, 1972), который собрал моллюсков в прибрежных водах Германии на глубинах 6-22 м, где придонная вода летом составляла около 120С. По данным Эртзена, в Балтийском море нерест арктик длился с мая по октябрь (см. **Табл. 3**).

Наиболее серьезные исследования цикла гаметогенеза *A. islandica* за последние десятилетия проведены Г. Тораринсдоттир (Thorarinsdottir, 2000) на моллюсках, пойманных у северо-западного побережья Исландии. Было показано, что особи почти на всех стадиях развития гонад (всего выделено пять стадий) представлены в пробах круглый год. Исключение составили май и июнь, когда отсутствовали отнерестившиеся особи и июнь, июль, когда не было моллюсков на ранней активной стадии развития гонад (I стадия, (Thorarinsdottir, 2000)). Нерестовая активность, по-видимому, наблюдалась круглый

Табл. 3. Температурные условия и сроки нереста моллюсков *Arctica islandica* в различных местообитаниях

Место исследования	Температура воды в период нереста, °С	Сроки нереста	Автор исследования
Белое море, Онежский залив	1 - 5	июнь - октябрь	Кауфман, 1976
Баренцево море	2 - 6	апрель - июль	Кузнецов, 1963
Северная Атлантика, Род Айленд	13,5	июль - начало октября	Loosanoff, 1953
Новая Англия		май - начало ноября, пик с августа до ноября	Mann, 1982
Балтийское море, Германия	12	май - октябрь	Oertzen, 1972
Северо-западное побережье Исландии	8-10	весь год, пик с июня по август	Thorarinsdottir, 2000

год, однако наиболее интенсивна была с июня по август при температуре воды 8-10⁰С (см. **Табл. 3**).

В Белом и Баренцевом морях изучением цикла гаметогенеза *Arctica islandica* занимался З.С. Кауфман (1977). В Баренцевом море нерест моллюсков происходил в апреле-июле при температурах придонной воды 2.3 – 5.9 ⁰С (см. **Табл. 3**). Для изучения цикла гаметогенеза в Белом море половозрелые особи были собраны в Онежском заливе с глубин 25-35 м. По данным исследователя (Кауфман, 1977) моллюски, отловленные после ледохода, уже имели зрелые, готовые к нересту гонады. Нерест начинался, когда вода достигала положительной температуры, и длился все теплое время года с июня до октября, при температуре 1-5⁰ и солености 26.8 - 27.5 ‰. Для *A. islandica*, обитающих на меньших глубинах никаких данных о репродуктивном цикле З.С. Кауфман (1977) не приводил. После вымета ацинусы беломорских *Arctica islandica* не спадались, а некоторое время оставались растянутыми, как и до нереста (Кауфман, 1977). Еще перед нерестом, когда ацинусы заполнены зрелыми яйцами, среди клеток фагоцитарного эпителия уже были разбросаны многочисленные ооциты следующего поколения. Многие из них достигли достаточно крупных размеров и находились на стадии превителлогенеза. К наступлению отрицательных температур ацинусы были уже заполненными яйцами, готовыми к нересту (Кауфман, 1977). Кауфман предположил, что значительные различия в условиях нереста дают основания допустить, что беломорская и баренцевоморская популяции *Arctica islandica* представляют особую физиологическую расу, приспособившуюся к существованию в суровых условиях севера и отличную от североатлантической популяции.

Размеры зрелых яиц *Arctica islandica* по литературным данным различались в районах распространения особей данного вида. Максимальный диаметр зрелых ооцитов в Белом море составил 63-66 мкм (Кауфман, 1977), в атлантических водах Северной Америки данный показатель достигал 80-95 мкм (Loosanoff, 1953).

Личиночное развитие *Arctica islandica* происходит с метаморфозом, через планктонную личиночную стадию. Личинки проходят несколько стадий развития, длительность которых зависит от температурных условий среды (Landers, 1976; Lutz et al., 1982). Из оплодотворенных яиц выходит планктонная трохофора, которая развивается в велигер, первую из личиночных стадий, обладающую раковиной. Велигер впоследствии развивается в педивелигер, переходную стадию, способную как плавать, так и ползать с развитой ногой (Landers, 1976; Lutz et al., 1982).

Изучением личиночного развития *Arctica islandica* в лабораторных и естественных условиях занимались многие исследователи (Landers, 1976; Lutz et al., 1982; Mann, Wolf,

1983; Mann, 1985). Ландерс показал возможность искусственного оплодотворения яиц *A. islandica* с помощью обработки культуры яиц раствором NaOH (Landers, 1976). Личинок моллюсков выращивали на культурах одноклеточных водорослей (Landers, 1976; Lutz et al., 1981; Lutz et al., 1982).

Лутц с соавторами (Lutz et al., 1982) провели морфометрический анализ личинок арктик в лабораторных условиях на разных стадиях развития. Самый маленький наблюдаемый исследователями велигер имел длину и ширину 95 на 75 мкм соответственно. Размеры 50 экземпляров велигеров варьировали в пределах 98-118 мкм. Когда длина раковины личинки достигала 150-165 мкм, на линии замка едва заметно выделялась низкая закругленная макушка. На стадию педивелигера личинки переходили по достижению размеров около 230 мкм.

Как уже было отмечено ранее, длительность отдельных стадий развития личинок зависит от температурных условий среды (Lutz et al., 1982; Mann, Wolf, 1983). По данным Ландерса (Landers, 1976), развитие велигеров арктик в лабораторных условиях быстрее всего происходило при температуре воды от 10 до 15°C - 60 дней. Для успешного завершения метаморфоза личинки также нуждались в температуре воды выше 10°C. При более низких температурах развитие личинок затягивалось, и метаморфоз был едва ли возможен (Landers, 1976; Lutz et al., 1982). Манн и Вольф (Mann, Wolf, 1983) указывали, оптимальными для выживания личинок в районе Северной Атлантики являются температуры воды между 13 и 15°C, однако животные выдерживали и более высокие температуры - около 20°C. В природных условиях (атлантические воды Северной Америки, штат Массачусетс) максимальная численность личинок наблюдалась при температурах от 14 до 18°C с августа по сентябрь (Mann, 1985). В мае личинки были найдены на глубинах от 1 до 30 м и от 20 до 40 м с конца июля до ноября. Средняя соленость в период наблюдения в районе сбора материала достигала 32,4 ‰ (Mann, 1985).

Интересно, что оцененные Ландерсом (Landers, 1972, 1976) в лабораторных условиях длительность личиночного развития и размеры личинок, при которых происходил метаморфоз, существенно отличались от аналогичных результатов Лутца с соавторами (Lutz et al., 1982). Так, у Ландерса минимальная длительность периода личиночного развития при температуре 10-12°C составила 60 суток, а метаморфоз у большинства личинок происходил при длине 190-200 мкм. В то же время метаморфоз личинок в лабораторных условиях у Лутца с соавторами начинался при длине 232-289 мкм (Lutz et al., 1982), а длительность личиночного развития *A. islandica* составила 55 дней при температуре 8,5-10°C (Lutz et al., 1981; Lutz et al., 1982) и 32 дня при 13°C. Лутц с

соавторами (Lutz et al., 1982) считали, что данные Ландерса ошибочны и представили обширный фотографический материал, подтверждающих их точку зрения.

Время появления личинок в планктоне несколько отличается для различных местообитаний. Так, для некоторых районов Балтийского моря планктонные личинки *Arctica islandica* были характерны в течение всего года (Muus, 1973). Однако Муус (Muus, 1973) при этом отмечал, что оседания личинок, обнаруженных в планктоне с октября по ноябрь, замечено не было. В водах Исландии планктонные личинки арктик отмечены в августе - начале октября на глубинах более 20 м (García et al., 2003).

В Белом море (в отдельных акваториях Кандалакшского залива) появление личинок *Arctica islandica* приходилось на период с июля по октябрь. Так, в губе Чупа (район острова Малый Андронников) в 1994 году личинки были обнаружены лишь один раз в сентябре, в то время как в 1995 году массовое появление личинок было отмечено в июле, а также личинки в небольшом количестве наблюдались в планктоне с начала августа по сентябрь. (Gunther, Fedyakov, 2000).

Растянутый нерестовый период *Arctica islandica* предполагает и растянутый (на несколько месяцев) период пополнения бентосных поселений молодью (Muus, 1973). Так в Балтийском море, у берегов Дании, личинки оседали с января по сентябрь, наиболее массово - в апреле (Muus, 1973). Для прибрежной зоны северо-восточной Исландии отмечено оседание личинок в основном на глубину около 10 м с августа по ноябрь (García et al., 2003).

Большинство исследователей отмечали слабый уровень ежегодного пополнения донных скоплений моллюсков (Murawski et al., 1982; Thorarinsdottir, Einarsson, 1996). Как уже было отмечено, имеются сведения об отсутствии успешного пополнения в поселениях *Arctica islandica* на протяжении десятилетий (Powell, Mann, 2005). Кенниш и Лутц (Kennish, Lutz, 1995) объясняли низкий уровень пополнения популяций арктик молодью прежде всего неблагоприятными факторами внешней среды (высокая температура, воздействием хищников).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на базе Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного университета (новое название УНБ «Беломорская»), расположенной в устье губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море). В основу работы положены результаты многолетних (с 1984 года) наблюдений за бентосным сообществом и структурой поселения двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* на участке песчано-каменистой бентали на глубинах 4-15 м у острова Матренин (*Рис. 4*) (Герасимова, Максимович, 1988; Герасимова, Максимович, 2001; Герасимова и др., 2008; Герасимова, Кузнецова, 2009; Gerasimova, Maximovich, 2013). Непосредственное участие в сборе материала я принимала только в летний сезон 2017 года.

2.1. АНАЛИЗ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Из абиотических условий участка изучены только характеристики донных отложений (гранулометрический состав грунта и содержание в нем органических веществ). Пробы грунта взяты в 2006 году (Герасимова, Кузнецова, 2009) и 2017 году.

Для оценки содержания органических веществ в грунте (анализ проведен только по материалам 2006 года (Герасимова, Кузнецова, 2009)) был использован метод "сухого сжигания". Температура обработки проб составила 500°C. Доля содержания органических веществ (W%) оценивалась по формуле:

$$W_{\%} = \frac{W_1 - W_2}{W_1} 100\%$$

где W1 - масса навески грунта до сжигания, W2 - масса навески грунта после сжигания.

Гранулометрический состав грунта определен путём разделения частиц грунта на 10 фракций в 2006 году: более 10 мм, 10-5 мм, 5-3 мм, 3-1 мм, 1-0,5 мм, 0,5-0,25 мм, 0,25-0,1 мм, 0,1-0,05 мм, 0,05-0,01 мм, 0,01-0,005 мм и 7 фракций в 2017 году: более 10 мм, 10-5 мм, 5-3 мм, 3-1 мм, 1-0,5 мм, 0,5-0,25 мм, менее 0,25 мм. Гранулометрический анализ материалов 2006 года (Герасимова, Кузнецова, 2009) проводился по стандартной схеме в два этапа: 1) определение доли грубых фракций при просеивании грунта через систему сит с ячейками 10 мм, 5 мм, 3 мм, 1 мм, 0,5 мм, 0,25 мм; 2) анализ образцов, прошедших сквозь сито с диаметром ячеек 0,25 мм, методом «пипетки». В 2017 году была использована только система сит с ячейками 10 мм, 5 мм, 3 мм, 1 мм, 0,5 мм, 0,25 мм. Перед анализом пробы высушивались, затем растирались. После ситового анализа производились расчёты доли содержания в грунте различных фракций по.



Рис. 4. Карта-схема района исследования. Звездочкой отмечен участок многолетних наблюдений

модифицированной методике В.П. Петелина (Петелин, 1967). Классификация осадков по гранулометрическому составу проведена согласно предложенной Н.Л. Безруковым и А.Н. Лисицыным схеме (Безруков, Лисицын, 1960). Тип грунта определен по стандартной классификации (Гуревич, 1986).

Регулярных наблюдений за температурой и соленостью воды в изучаемом районе не проводили. Однако в непосредственной близости к анализируемому участку сотрудники Биологической Станции Зоологического института РАН с 1957 года осуществляют ежедекадные круглогодичные гидрологические исследования ("Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1") (Бабков, Прыгункова, 1974; Бабков, 1982; Примаков, 2004; Berger et al., 2003). В результате нам были любезно предоставлены итоги сезонных наблюдений за температурой и соленостью воды на разных глубинах (от 0 до 65 м) в устье губы Чупа в течение последних 33 лет (1984-2016 гг.). Эти данные были использованы для характеристики гидрологического режима района исследования. Эпизодические измерения температуры воды на участке (материалы Максимовича Н.В.) вполне соответствовали результатам сотрудников ББС РАН. Информация о сезонной динамике температуры воды летом 2017 года была предоставлена командой Netwaterleven, проводившей фиксации температуры воды на разных глубинах вблизи УНБ «Беломорская» с помощью специальных датчиков – логгеров в рамках проекта «Мониторинг температуры воды в Белом море» (Netwaterleven, 2018).

2.2. АНАЛИЗ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПОСЕЛЕНИЯ *ARCTICA ISLANDICA*

Анализ многолетней динамики возрастной структуры поселения *Arctica islandica* проведен по результатам наблюдений на данном участке в 1984-2003 гг. (Герасимова и др., 2008; Gerasimova, Maximovich, 2013). Материалы для обработки (как правило, высушенная ракушка) предоставлены моим научным руководителем – Александрой Владимировной Герасимовой.

Моллюски были собраны вместе с другими представителями макробентоса драгой. Оценка площади, охваченной дражными сборами, произведена с учетом уловов массовых видов дночерпателями Петерсена или Ван-Вина (площадь захвата 0,025 м²) или зубчатым водолазным дночерпателем (площадь захвата 0,05 м²). Все пробы (собранные с помощью драги и дночерпателей) промывали через сито с ячейей 1 мм. Из-за неравномерности пространственного распределения *Arctica islandica* на выбранном участке (Gerasimova,

Maximovich, 2013) сбор и обработка материала проводились отдельно для глубин менее и более 10 м.

Все моллюски в пробах были измерены с точностью до 0,1 мм. Их возраст определен как по внешней морфологии раковины (подсчет колец нарастания, данные Герасимовой А.В.), так и по меткам во внутренних слоях раковины – по спилам. Я принимала участие во второй процедуре.

Как уже было отмечено ранее, существуют определенные трудности в определении возраста этих животных. Оценка возраста по наружным кольцам обычно не приводила к надежным результатам. После достижения 10 лет линии остановок роста на раковинах арктик становятся столь частыми, что их границы невозможно различить (Thompson et al., 1980). Кроме того, с возрастом раковины *Arctica islandica* становятся практически черными из-за отложения соединений железа (Brey et al., 1990) с почти неразличимыми метками роста (**Рис. 5**). Только у молодых особей периостракум окрашен в золотисто-коричневый цвет (Ridgway, Richardson, 2010), и линии остановки роста относительно четко выделяются на раковинах (Murawski et al., 1982; Brey et al., 1990).

В конце двадцатого века удалось достичь заметного прогресса в оценке продолжительности жизни арктик в разных частях ареала. Весьма перспективной стала методика определения возраста по меткам во внутренних слоях раковины (Witbaard et al., 1999; Kilada et al., 2007; Strahl et al., 2007; Begum et al., 2010) и мн. другие). Они соответствовали некоторым, но не всем наружным линиям роста, более четко определены, их легче измерить и подсчитать (Thompson et al., 1980). Годичный характер внутренних меток у *Arctica islandica* был подтвержден радиоуглеродным методом (Witbaard, 1996; Kilada et al., 2007) и полевыми экспериментами (Ropes, 1984). Подсчет внутренних меток производился либо непосредственно под микроскопом на специально подготовленных спилах раковины от вершины до брюшного края, либо на ацетатных репликах спилов раковины края (Witbaard et al., 1999; Strahl et al., 2007).

В представленной мною работе по внешней морфологии раковины оценивали возраст особей не старше 9 лет – обработано около 800 моллюсков, данные Герасимовой А.В.). Как правило, такие *Arctica islandica* обитали на глубинах менее 10 м. Меня же интересовала возрастная структура поселения арктик на глубинах 10-15 м, где до 2003 года в основном обитали особи размерами 30-40 мм. Определение их возраста я проводила по внутренним меткам роста (**Рис. 6**).

Створки раковин (у всех особей использовали левую створку) были залиты в эпоксидную смолу (чтобы избежать крошения), распилены от вершины к наиболее удаленному краю с помощью прецизионного отрезного станка с низкой скоростью резки

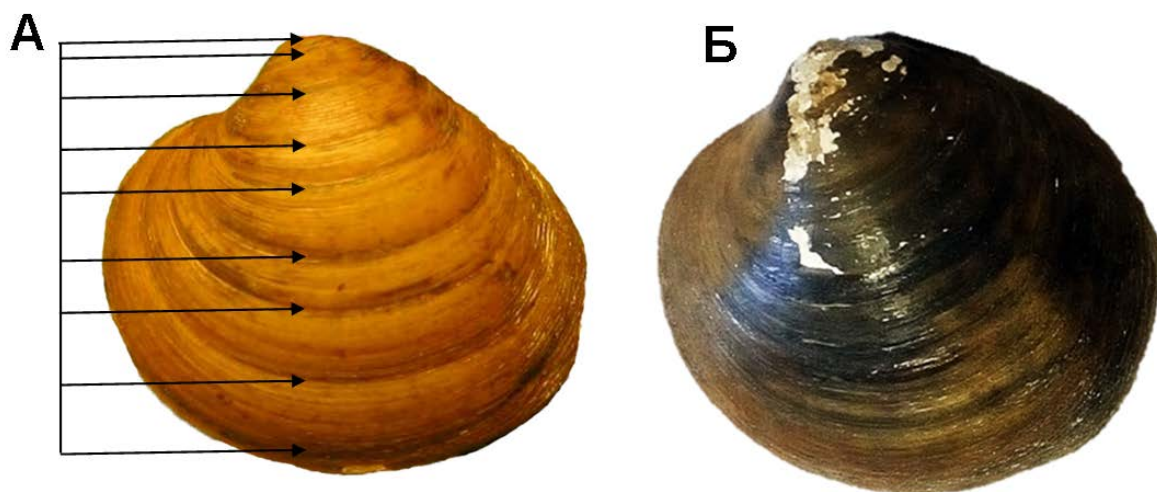


Рис. 5. *Arctica islandica*: золотисто-коричневые (А) и черные раковины (Б).

Стрелками показаны наружные линии роста; А - моллюск размером 29 мм, возраст 9 лет; Б – моллюск размером 34, 5 мм, возраст неизвестен.

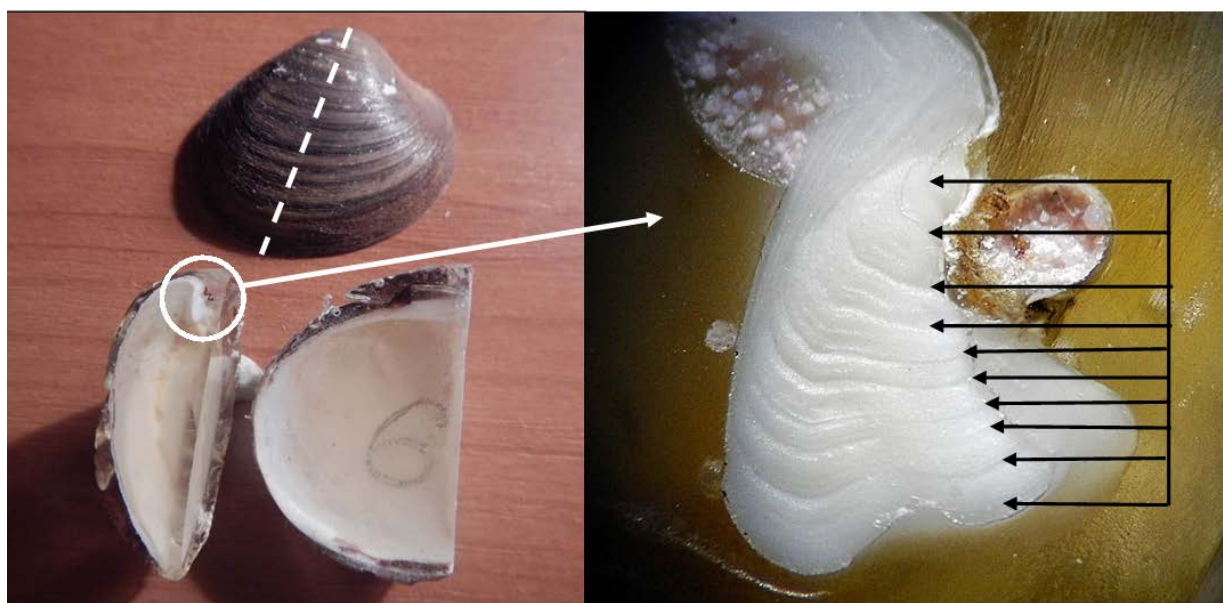


Рис. 6. Определение возраста *Arctica islandica* по спилам раковины.

Сборы 1990 г., глубины 8-10 м, возраст 11 лет, длина раковины 28,6 мм; прерывистая линия на рисунке слева показывает направление распила раковины; стрелками показаны метки роста, на фотографии хорошо различимы 10 линий, не видно только самую верхнюю метку роста.

DTQ-5. Спилы отшлифованы (на шлифовально-полировальном станке МР-2), отполированы с использованием пасты-полироли "Nekker" и протравлены (в течение 20-30 сек) 6-7 % серной кислотой. Под бинокляром подсчитывали количество меток роста, как правило, на спилах подмакушечных зубов замка (Басова, 2008). Из материалов отдельных лет наблюдений (на глубинах 10-15 м) было отобрано от 11 до 33 моллюсков. В анализ вошли выборки за 1984, 1989, 1990, 1991, 1992, 1996, 1997, 2001 и частично 2017 гг. (**Табл. 4**). К сожалению, сохранилась ракушка арктик не из всех сборов в период 1984-2003 гг. При отборе моллюсков старались, чтобы в выборку попали особи разных размеров (т.е. по максимуму пытались охватить весь размерный диапазон *Arctica islandica* в конкретное наблюдение на глубинах 10-15 м). Дополнительно были порезаны раковины наиболее крупных моллюсков (более 40 мм) из выборки 2017 года (уже мои сборы). Кроме того для верификации результатов определения возраста по внешней морфологии раковины были распилены створки молодых особей, собранных в относительно мелководной зоне участка (глубины 5-10 м), чей periostracum окрашен в золотисто-коричневый цвет (сборы 1990 и 1996 гг.). Таким образом, всего были распилены створки 159 особей (см. **Табл. 4**).

Табл. 4. Объемы выборок из разных лет наблюдений, использованных для определения возраста *Arctica islandica* по спилам раковины

Год наблюдения	Количество особей, экз.
1984	33
1989	19
1990	13
1991	24
1992	19
1996	6
1997	27
2001	11
2017	7
Всего	159

В результате по спилам был определен возрастной состав (в %) арктик отдельные наблюдения 1984-2001 гг. Эта информация была использована, чтобы оценить численность (в экз./м²) особей разного возраста в каждое наблюдение в период 1984-2003 гг. В качестве исходной численности использовали показатели обилия моллюсков (в

экз./м²) того же размерного диапазона, что и в выборке для резки раковин, в определенную дату наблюдения. При отсутствии информации о процентном соотношении особей разного возраста в отдельную дату (ракуша была утрачена) для оценки возрастного состава использовались данные по спилам в ближайшее наблюдение с похожими суммарными показателями обилия *Arctica islandica*.

2.3. АНАЛИЗ ЛИНЕЙНОГО РОСТА И ОСОБЕННОСТЕЙ ВЫЖИВАНИЯ *ARCTICA ISLANDICA*

Данные по динамике возрастного состава поселения *Arctica islandica* на глубинах 10-15 м послужили основой для изучения закономерностей выживания особей в возрастных группах. Известно, что для многих видов двустворчатых моллюсков выживаемость особей с возрастом может быть описана уравнением экспоненциальной функции ((Методы... 1990; Allen, 1971; Brey, 1999). Соответственно годовой уровень смертности (M) рассматривается как константа и оценивается как параметр уравнения:

$$N_t = N_0 * e^{(-Mt)}$$

где N_0 - начальная численность, M - удельная смертности (год⁻¹), t - возраст, N_t - численность в возрасте t .

Параметры этой модели были определены и по нашим данным. При этом количество особей в возрастной группе выражали в относительной (к начальному значению) форме.

Линейный рост *Arctica islandica* изучен по результатам реконструкции онтогенетического роста моллюсков. Реконструкция роста проведена при объединении результатов анализа скорости роста арктик по внешней морфологии раковин и по внутренним меткам роста (по спилам раковины). В качестве модели роста использована линейная модификация уравнения Бергаланфи, наиболее часто применяемая для аппроксимации ростовых показателей *Bivalva* на протяжении жизненного цикла (Алимов, 1981; Максимович, 1989; Методы... 1990):

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

где L_t - длина раковины особей в возрасте t , мм; L_{∞} , k и t_0 - коэффициенты.

2.4. ИССЛЕДОВАНИЕ ЦИКЛА ГАМЕТОГЕНЕЗА *ARCTICA ISLANDICA*

Изучение цикла гаметогенеза половозрелых особей *Arctica islandica* проведено по итогам исследований в 2015, 2017 гг. с привлечением материалов магистерской диссертации Диамант Анны Александровны (2012) (Табл. 5). Сборы в летний сезон 2017 года проведены при моем непосредственном участии.

Табл. 5. Материалы для гистологической обработки гонад *Arctica islandica*

Год наблюдения	Количество выборок	Сезоны наблюдения	Общее количество особей	Сборщик	Обработчик
1983	7	май-октябрь	118	Максимович Н.В.	Диамант А.А.
1984	7	май-август	80	Максимович Н.В.	Диамант А.А.
2011	5	июнь-август	62	Диамант А.А.	Диамант А.А.
2015	2	июнь-август	37	Герасимова А.В. Диамант А.А.	Григорьева А.С.
2017	7	июнь-сентябрь	85	Григорьева А.С., Герасимова А.В.	Григорьева А.С.
Всего	28		382		

Табл. 6. Характеристики материала, собранного для изучения цикла гаметогенеза *Arctica islandica* в 2015 и 2017 годах.

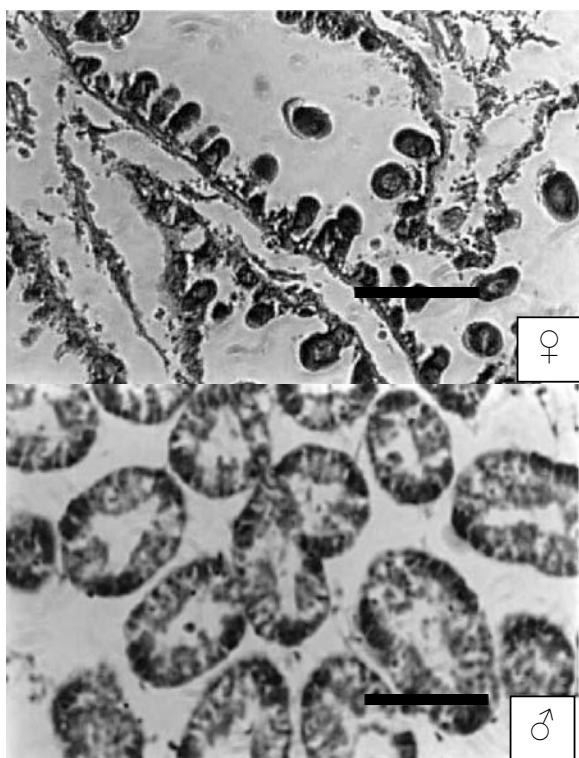
2015							
Показатели	Даты наблюдений						
	21.июл	11.авг					
Глубины, м	10-15	10-15					
Количество пойманных моллюсков, экз.	9	28					
2017							
Показатели	Даты наблюдений						
	23-29.06	10.07	20.07	31.07	16.08	28.08	10.09
Глубины, м	10-15	10-15	10-15	10-15	10-15	10-15	10-15
Количество пойманных моллюсков, экз.	23	10	9	11	10	11	10

Во все годы наблюдений моллюски были пойманы с помощью драги у острова Матренин (см. *Рис. 4*) преимущественно на глубинах 10-15 м. Известно, что *Arctica islandica* становятся половозрелыми по достижению размеров около 30 мм (Witbaard et al., 1999). Поэтому из дражных сборов отбирали особей размерами не менее 30 мм.

В 2015 г. материал собран только в конце июля и середине августа для уточнения состояния гонад моллюсков в конце летнего периода (*Табл. 6*). В 2017 году съемки произведены с конца июня по начала сентября с интервалами 10-16 дней (см. *Табл. 6*). В каждую съемку 2015, 2017 гг. из драг было отобрано от 9 до 28 моллюсков с глубины 10-15 метров. Общий объем материала составил 122 особи, гонады которых были обработаны гистологически. Мягкие части тела моллюсков (вместе с гонадами) фиксировали в растворе Сера (смесь спирта (96 %), формалина (40 %) и ледяной кислоты в соотношении 6:3:2 (Методы... 1990)), затем по общепринятой методике заливали в парафин (спиртовая проводка для обезвоживания и очистка с помощью ксилола). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали по методу Гимза (Методы... 1990).

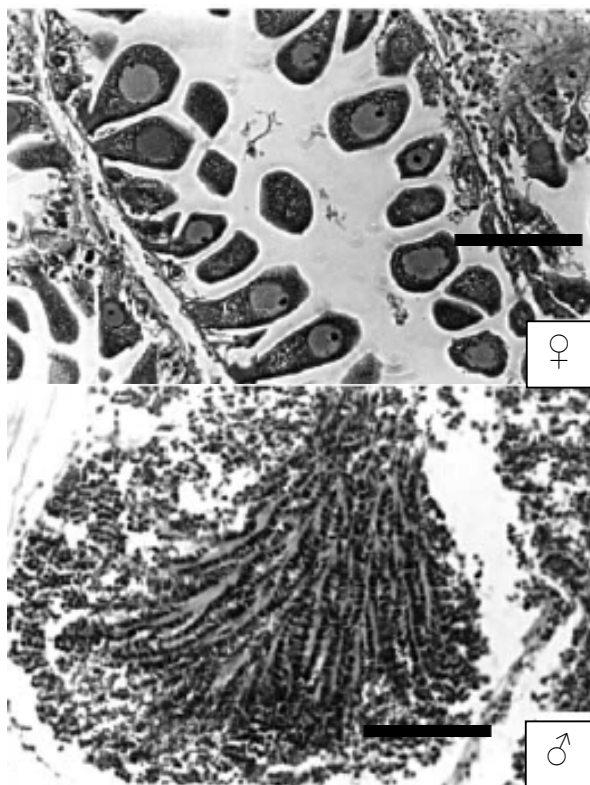
В результате микроскопического анализа гистологических срезов определяли стадии зрелости гонад отдельных особей и оценивали процентное соотношение моллюсков на разных стадиях зрелости в каждую дату наблюдения.

Количество выделяемых разными исследователями стадий развития гонад колеблется от 3 до 8 (Методы... 1990). Широкое распространение получила пятибалльная шкала зрелости гонад, предложенная Чипперфилдом при изучении цикла гаметогенеза *Mytilus edulis* в прибрежной зоне Великобритании (Chipperfield, 1953 – цит. по Методы изучения двустворчатых моллюсков, 1990). Сходные с ней градации, предлагаемые другими исследователями, часто отличались лишь наименованием и нумерацией стадий. Так, близкие стадии зрелости гонад были предложены Ропсом (Ropes, 1968) при изучении репродуктивного цикла *Spisula solidissima* в Северной Атлантике (Нью-Джерси). Аналогичная пятибалльная шкала зрелости гонад была использована и при изучении репродуктивного цикла *A. islandica* у северо-западного побережья Исландии (Thorarinsdottir, 2000). В представленной работе при определении стадии зрелости гонад по гистологическим препаратам использована последняя классификация (Thorarinsdottir, 2000):

I стадия – Ранняя Активная (*Рис. 7*)

Гонады заполнены соединительной тканью, многочисленны мелкие ацинусы. У самок в стенках ацинусов можно обнаружить прикрепленные оогонии. Форма ооцитов различна: квадратные, треугольные, цилиндрические или полусферические. Ооциты прикреплены к базальной мембране с помощью стебельков. Диаметр ооцитов не превышает половины максимального (Максимович, 1985). У самцов темно окрашенные сперматогонии видны в утолщенных стенках ацинусов, сперматозоидов нет.

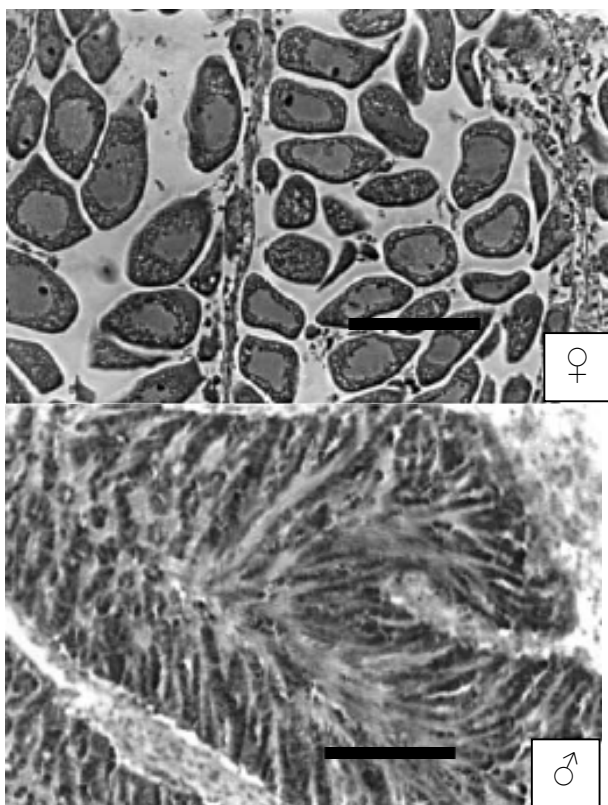
Рис. 7. Срезы гонад *Arctica islandica*, Ранняя Активная стадия (I):
здесь и далее источник Thorarinsdottir, 2000. Масштаб: 100 мкм

II стадия – Поздняя Активная (*Рис. 8*)

Меньше соединительной ткани между ацинусами, размеры последних увеличиваются. У самок ооциты, часто округлой формы, имеют большие размеры, чем на предыдущей стадии. Просветы ацинусов заполнены свободными ооцитами, часть них прикреплена к базальной мембране тонкими ножками. У самцов многочисленны сперматоциты второго порядка, их цитоплазма имеет неправильную форму. Мелкие сперматиды формируют плотные скопления в центральной части ацинусов. Появляются сперматозоиды.

Рис. 8. Срезы гонад *Arctica islandica*, Поздняя Активная стадия (II)

III стадия – Преднерестовая (*Рис. 9*)



Соединительная ткань заполняет незначительное пространство между сильно увеличенными ацинусами. У самок просветы ацинусов заполнены крупными, отделенными от базальной мембраны ооцитами. Ацинусы самцов содержат почти только сперматозоиды, межальвеолярная соединительная ткань отсутствует. Клетки ранних стадий гаметогенеза малочисленны и сосредоточены у стенок ацинусов. Ооциты достигают максимальных размеров - 63-66 мкм в беломорских популяциях *A. islandica* (Кауфман, 1977) или 90 мкм в североатлантических (Loosanoff, 1953).

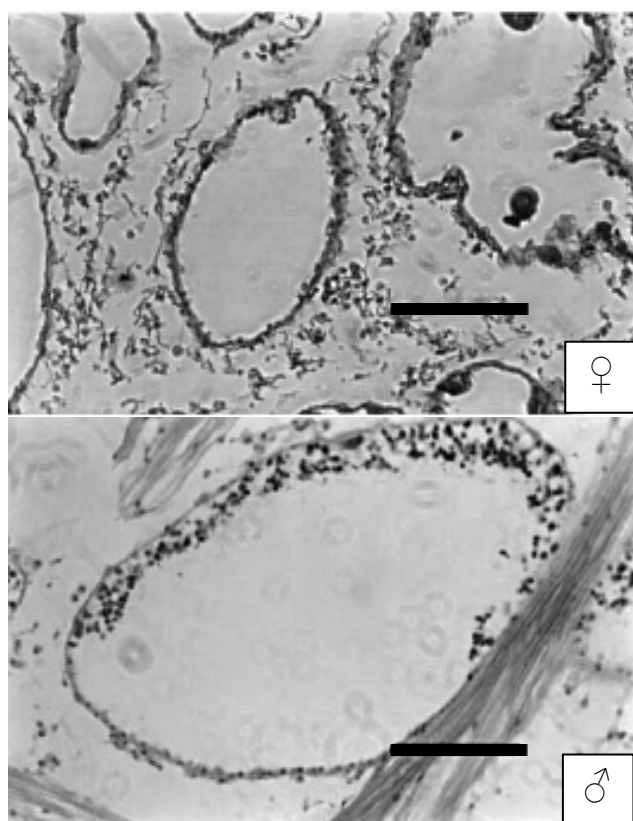
Рис. 9. Срезы гонад *Arctica islandica*, Преднерестовая (Зрелая) (John Gibson Rae)

IV стадия - Нерест (*Рис.10*)



Состояние соединительной ткани соответствует предыдущей стадии. Частичное опустошение и сминание ацинусов. У самок в просвете ацинусов встречаются свободные ооциты. Часть ацинусов полностью свободна. У стенок ацинусов могут быть видны оогонии и ооциты ранних стадий. Можно наблюдать резорбцию невыметанных ооцитов. Самцы все еще могут содержать в центре ацинусов сперматозоиды, но они существенно малочисленнее чем на предыдущей стадии. Аналогично самкам, сперматогонии и сперматоциты первого порядка могут быть видны у базальной мембраны.

Рис. 10. Срезы гонад *Arctica islandica*, Частичный нерест (IV)

V стадия – Посленерестовая (*Рис. 11*)

Ацинусы в основном пустые, иногда содержат незначительное количество невыметанных гамет. Можно наблюдать резорбцию невыметанных ооцитов. Стенки ацинусов смяты. Появляются гаметы нового поколения.

Рис. 11. Срезы гонад *Arctica islandica*, Посленерестовая (V)

Все гистологические препараты были сфотографированы при увеличениях x100 и x400 с помощью оснащенного цифровой камерой микроскопа Leica. По фотографиям с использованием программы ImageJ оценивали размерные характеристики ооцитов. На снимках случайным образом выбирали не более 10 ооцитов, каждый из которых измерен в двух направлениях и определен средний диаметр. Всего было измерено 594 ооцита.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. ХАРАКТЕРИСТИКА АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА АНАЛИЗИРУЕМОГО УЧАСТКА

Как уже было отмечено, выбранный для исследования участок был расположен в непосредственной близости от устья губы Чупа (см. *Рис. 4*) на глубинах 4-15 м и занимал площадь около полутора га. Гидрологический режим участка, по видимому, соответствовал общему характеру режима водных масс прибрежной зоны Белого моря (Бабков, Голиков, 1984) и прежде всего устья губы Чупа (*Рис. 12*).

Зимнее выхолаживание примерно одинаково во всем диапазоне глубин изучаемого полигона, однако летом воды на глубинах 5 м прогревались в среднем на 4 градуса больше по сравнению с максимальными глубинами участка (см. *Рис.12*). Соленостные условия, по-видимому, наиболее стабильны на глубинах около 15 м - в разные годы не отмечена соленость ниже 22 ‰ (*Табл. 7*). На глубинах менее 10 м соленость могла в отдельные месяцы снижаться до 11-12 ‰ (см. *Табл. 7*).

За время наблюдений (1984-2017 гг.) существенных изменений основных климатических и гидрологических характеристик (температуры воздуха и воды, солености воды), в районе исследований не отмечено (*Рис. 12*).

Содержание органических веществ в грунте (данные 2006 г., Герасимова, Кузнецова, 2009) в среднем составило около 4 % (*Табл. 8*). Гранулометрический состав донных отложений проанализирован в 2006 г. (Герасимова, Кузнецова, 2009) и в 2017 г. (см. *Табл. 8*). Существенных различий в соотношении отдельных фракций в грунте в оба года наблюдения не отмечено. На участке преобладали фракции гравия (в среднем 40-47 %) и мелкозернистых осадков (размеры частиц менее 0,25 мм - 28-36% в среднем). Судя по итогам анализа 2006 года, основную часть последней фракции составил мелкий песок (около 19 %) (см. *Табл. 8*).

Наиболее подробный анализ состава и особенностей распределения макробентоса в пределах участка осуществлен в 1984, 1985, 2002, 2006 и 2007 годах (Герасимова, Кузнецова, 2009) (*Табл.9*). Для описываемого участка бентали характерно практически полное отсутствие макрофитов. В составе сообщества обнаружено 51 таксон беспозвоночных (70 при учете многощетинковых червей). Количество видов (без многощетинковых червей) в отдельное наблюдение колебалось от 24 (2007) до 35 (2006, 2017) таксонов (см. *Табл.9*). По биомассе на участке преобладали двустворчатые

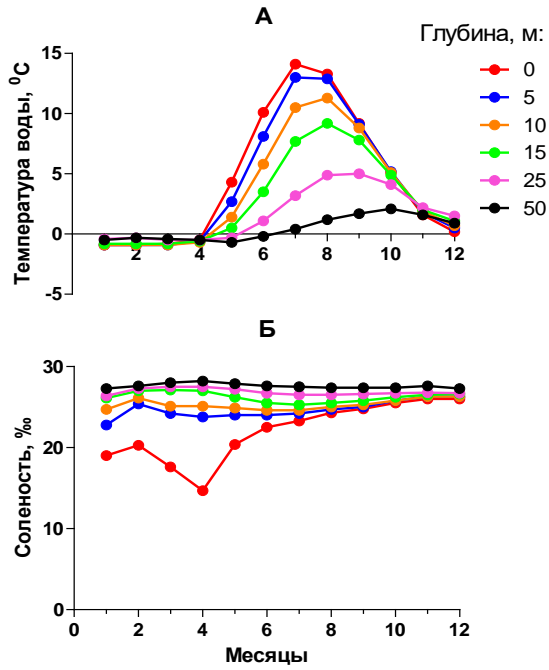


Рис.12. Сезонные изменения температуры и солености воды на глубинах 0-50 м в устье губы Чупа ("Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1", усредненные данные за период 1984-2016 гг.).

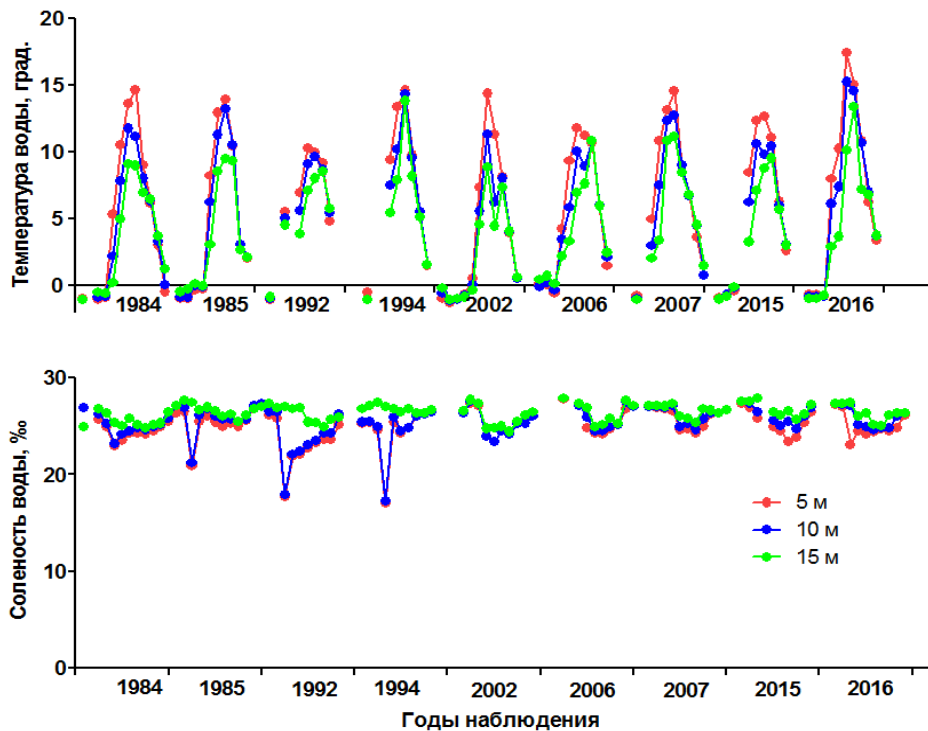


Рис. 13. Сезонные изменения температуры и солености воды на глубинах 5-15 м разные годы в устье губы Чупа ("Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1", 1984-2016 гг.).

Табл. 7. Диапазон сезонных колебаний температуры и солености воды на глубинах 0-15 м в устье губы Чула в 1984-2016 гг. ("Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1", 1984-2016 гг.).

Глубина, м	Температура воды, град.		Соленость воды, ‰	
	Макс	Мин	Макс	Мин
0	12,6-20,0	-1,7 - -0,3	24,7-28,2	1,8-22,5
5	12,2-18,2	-1,5 - -0,8	23,6-27,7	11,4-26,0
10	10-17,2	-1,4 - -0,8	26,3-28,1	11,7-25,3
15	7,4-16,1	-1,5 - -0,5	27,1-28,7	21,8-26,1

Табл. 8. Гранулометрический состав грунта и содержание органических веществ в грунте на участке в 2006 и 2017 гг.

Дата исследования	Глубина, м	Содержание органических веществ, %	Гранулометрический состав грунта, %					
			Галечники	Гравий	Псаммиты грубые	Псаммиты средние	Псаммиты мелкие	Алевриты и пелиты
			>0	10-1	1-0,5	0,5-0,25	0,25-0,1	<0,1
2006	5-15	4,1	11,1	47,4	7,7	6	19,4	8,3
2017	5-15	-	-	39,8	11,3	12,5	36,4	

Примечание: «-» нет данных

Табл. 9. Некоторые характеристики макрозообентоса на участке в разные годы наблюдений (Герасимова, Кузнецова, 2009, добавлены данные 2017 года)

Характеристики	Год наблюдения					
	1984	1985	2002	2006	2007	2017
количество таксонов	26 (28)	29 (31)	31(47)	35 (53)	24 (38)	35
суммарная численность макрозообентоса	-	1194	533	618	936	1353
суммарная биомасса макрозообентоса	1161	1002	517	324	257	287
N (<i>Arctica islandica</i>)	127	114	36	18	38	87
B (<i>Arctica islandica</i>)	977	852	306	180	178	61
B' (<i>Arctica islandica</i>)	84	85	59	56	69	21

Примечание: N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²; B' - относительная (к общей биомассе) биомасса таксона, %; в скобках указано количество таксонов в случае видовой идентификации многощетинковых червей.

моллюски (около 80-90% суммарной биомассы), причем большую часть периода наблюдений на долю доминирующего вида *Arctica islandica* приходилось более 50 % суммарной биомассы макробентоса (см. **Табл.9**). В 2017 году доля *Arctica islandica* составила лишь 20 % от биомассы донных животных. За время наблюдений суммарная биомасса бентоса на участке снизилась в три-четыре раза по сравнению с данными начала исследований (1984-1985 гг.), что в значительной мере было определено падением биомассы доминирующего вида *Arctica islandica* (см. **Табл. 9**).

3.2. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЯ *ARCTICA ISLANDICA* И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫЖИВАНИЯ ОСОБЕЙ В ВОЗРАСТНЫХ ГРУППАХ

В течение всех лет наблюдений *Arctica islandica* обитали на большей части анализируемого полигона – на глубинах 5-15 м. На глубинах менее 5 м представители данного вида обнаружены не были. Максимальных величин обилия арктики, как правило, достигали на глубинах 10-15 м (**Табл.10**). Здесь биомасса моллюсков могла в отдельные годы превышать 3 кг/м².

В результате многолетнего мониторинга поселения *Arctica islandica* отмечены относительно устойчивая во времени неравномерность пространственного распределения моллюсков в пределах участка, а также существенные межгодовые смещения в структуре поселения изучаемого вида (Герасимова, Максимович, 1988; Герасимова, Максимович, 2001; Герасимова и др., 2008; Герасимова, Кузнецова, 2009; Gerasimova, Maximovich, 2013). На протяжении всего периода исследований на глубинах 5-10 м размерное распределение моллюсков носило полимодальный характер (**Рис. 14**). Здесь были представлены практически все размерно-возрастные группы *Arctica islandica*, начиная с сеголеток, в редких случаях наблюдалось явно выраженное доминирование отдельных размерных групп. Доля моллюсков размерами более 30 мм в среднем не превышала 20 % за весь период наблюдения. При этом в большинстве случаев их раковины были окрашены в золотисто-коричневый цвет. По-видимому, возраст таких моллюсков лишь в редких случаях превышал 10-11 лет. Среднегодовая величина плотности поселения *Arctica islandica* здесь составила около 50 экз./м² (при колебаниях от 8 до 124 экз./м² (см. **Табл. 10**). На глубинах более 10 м наблюдалось резкое увеличение (в среднем почти в три раза) показателей обилия моллюсков по сравнению с мелководной зоной. Средняя за все время наблюдений плотность поселения *Arctica islandica* составила около 140 экз./м² (см. **Табл. 10**). Наибольшие показатели обилия моллюсков отмечены в

Табл. 10. Динамика численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) *Arctica islandica* на участке в период наблюдений

Дата наблюдения	Глубина			
	5-10 м		10-15 м	
	N	B	N	B
20.07.1984	85	350	307	3485
15.07.1985	82	370	333	3464
20.07.1989	124	628	240	2366
25.06.1990	65	347	240	2421
30.06-27.07.1991	43	294	241	2743
25.07.1992	67	528	206	2102
16.07.1995	19	33	200	2368
06.08.1997	8	52	142	1137
10.08.1998	40	47	73	866
01.08.1999	-	-	90	-
20.07.2000	31	148	105	998
26.07.2001	18	28	76	814
26.07.2002	28	217	87	872
09.08.2003	62	120	67	723
03-15.08.2005	27	38	64	183
31.07.2006	33	72	66	341
01.07.2007	47	125	50	274
20.06.2008	47	86	60	311
16-31.07.2009	62	123	132	327
04.07.2010	39	22	96	454
16.06-10.07.2011	66	136	89	339
17.06.2013	60	-	107	-
18.06.2017	76	84	81	41
Среднее	51	183	137	1268

Примечание: Данные 1984-2013 гг. предоставлены Герасимовой А.В.

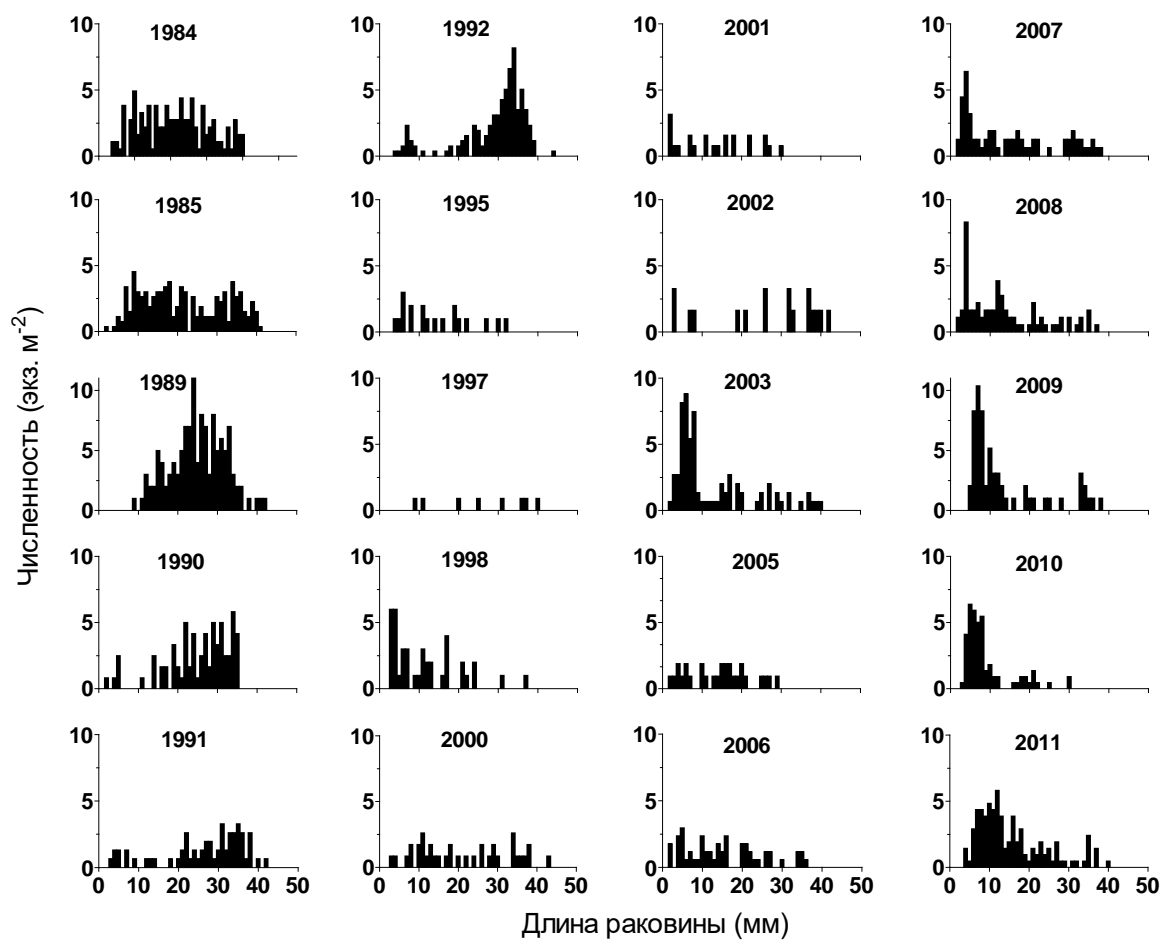


Рис. 14. Размерная структура поселения *Arctica islandica* на глубинах 5-10 м в 1984-2011 годах (Gerasimova, Maximovich, 2013).

1984-1985 гг. (около 300 экз./м²), в период с 1989 года по 1997 численность *Arctica islandica* колебалась в пределах 140-240 экз./м². После 1998 года до последнего наблюдения численность моллюсков в глубоководной зоне участка менялась относительно слабо. Размерная структура этого поселения в 1984-2003 гг. отличалась значительным постоянством (**Рис. 15**). Преобладали относительно крупные моллюски (размеры 30-40 мм) с темными раковинами и практически отсутствовали особи с длиной раковины менее 25 мм. Возраст доминирующей размерной группы по внешней морфологии раковины определить было очень сложно, однако, судя по структуре раковины, моллюски должны были быть старше 10 лет. При этом ни в один из сезонов исследований здесь не было отмечено количество сеголеток (особи, пополнившие поселение в прошлом году и не достигшие возраста одного года к моменту исследования), соизмеримое с численностью особей старших возрастов. Предполагалось, что механизмом поддержания такой организации поселения могло быть постоянное перераспределение особей *Arctica islandica* в пределах участка, например, миграции моллюсков размерами более 25 мм из мелководной зоны участка на глубины более 10 м. Способность *Arctica islandica* к миграциям в литературе не описана, однако постларвальные перемещения характерны для многих видов двустворчатых моллюсков (Butman, 1987; Beukema, Vlas, 1989; Armonies, Hellwig-Armonies, 1992; Armonies, 1996; Strasser et al., 2003). Кроме того известно, что арктики могут перемещаться в толще донных отложений (Taylor, 1976; Oeschger, 1990).

В августе 2005 года впервые (за 20 лет) отмечены (Герасимова и др., 2008) резкие изменения в структуре поселения *Arctica islandica* на глубинах 10-15 м (см. **Рис. 15**). При этом произошли они на фоне относительно стабильных условий окружающей среды. Численность ранее доминирующей размерно-возрастной группы (размеры 30-40 мм) снизилась до 17 экз./м². Впервые в поселении преобладали особи младших возрастов - размерами 3-7 мм, их численность составила около 40 экз./м². При этом промеры створок мертвых моллюсков показали, что и их численность (около 118 экз./м²), и размеры (в основном створки длиной 30-40 мм) вполне соответствовали аналогичным показателям ранее доминирующей модальной группы (см. **Рис. 15**). В последующие годы (2006-2011 гг.) размерно-возрастная структура поселения носила бимодальный характер. Стабильно присутствовала практически в неизменном количестве группа моллюсков старших возрастов (размеры более 30 мм), составляющая от 20 до почти 50 % численности поселения (см. **Рис. 15**). От 40 до 60 % численности поселения в 2006-2011 годах приходилось либо на сеголеток (2006-2008 гг.) либо на особей группы 2-7 лет –

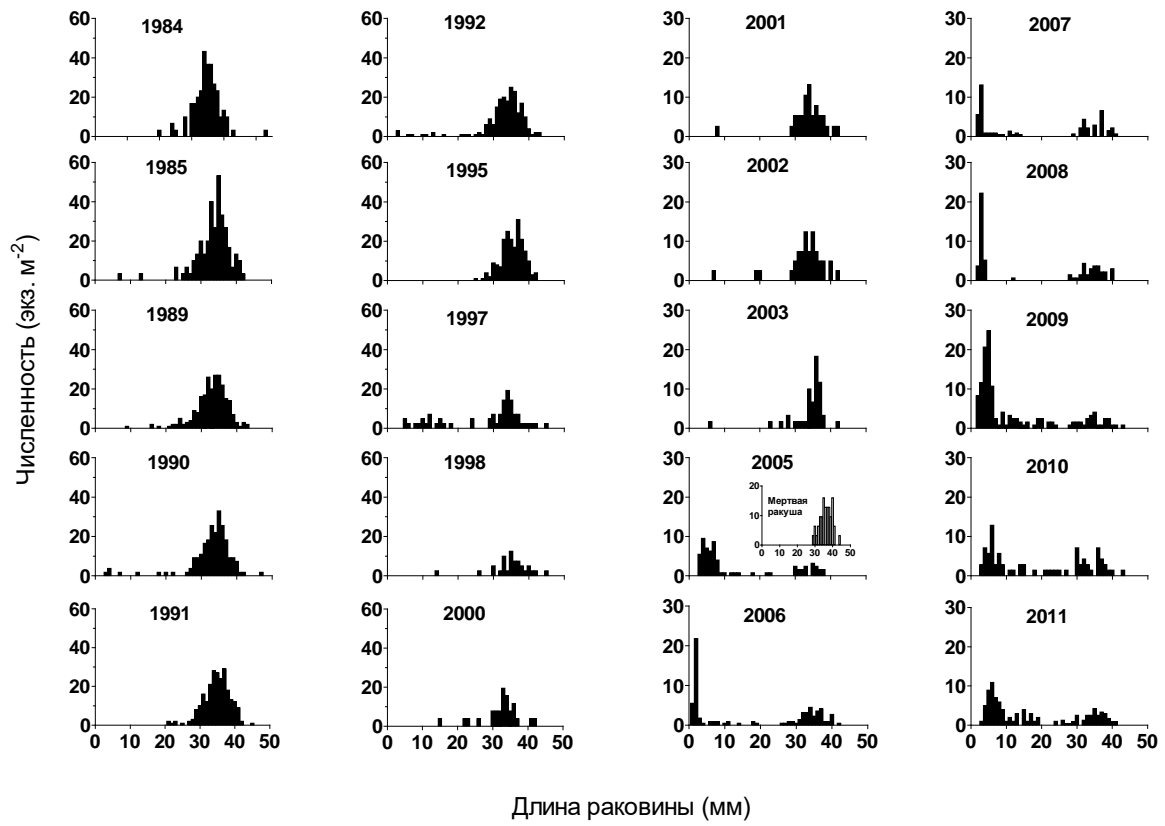


Рис. 15. Размерная структура поселения *Arctica islandica* на глубинах 10-15 м в 1984-2011 годах (Gerasimova, Maximovich, 2013).

2009-2011 гг. (см. **Рис. 15**). На глубинах 5-10 м значительных межгодовых смещений в структуре поселения в 2005-2011 гг. не отмечено (см. **Рис. 15**).

Чтобы понять причины столь резкой элиминации особей *A. islandica*, преобладавших на участке в течение 20 лет, мы вернулись к анализу возрастного состава данной группы. Формирование доминирующей размерной группы на глубинах 10-15 м могло быть связано как с постоянным перераспределением моллюсков в пределах участка (миграции особей из мелководной зоны), так и с крайне успешным пополнением поселения по меньшей мере за 10 лет до начала исследования. Вполне возможно, что стабильная агрегация особей размерами более 30 мм на глубинах 10-15 м на протяжении почти 20 лет состояла в большей мере из представителей одной генерации, время жизни которой к 2004-2005 годам практически истекло. Определение возраста этих моллюсков оказалось возможным только по спилам раковины (по внутренним меткам роста), что и было предпринято.

Сравнение результатов оценки возраста по наружным и внутренним кольцам (были взяты моллюски с золотисто-коричневыми раковинами с глубин 5-10 м) (**Рис. 16**) показало, что итоги анализа возраста обоими методами молодых особей (младше 10 лет) вполне сопоставимы. Однако в целом внутренние метки роста *Arctica islandica* оказались надежнее наружных линий. Внутренние метки соответствовали большинству, но не всем наружным кольцам (**Рис. 17**). Единственно, на спилах подмакушечных зубов замка не всегда хорошо различимы первые 1-2 кольца.

Результаты анализа спилов раковин *Arctica islandica* показали, что в 1984-2001 гг. доминирующая размерная группа моллюсков (30-40 мм) на 64-96%, по-видимому, состояла из особей одного возраста, осевших на участке в 1969 году (**Рис. 18-21, Табл. 11**). Отдельные представители этой генерации были обнаружены в местообитании даже летом 2017 года – в возрасте 48 лет (**Рис. 22**). Эти данные были использованы, чтобы оценить численность (в экз./м²) генерации 1969 года в каждое наблюдение и соответственно выживаемость этой группы в период 1984-2003 гг. (**Табл. 12, Рис. 23**). Оказалось, что за 20 лет численность генерации 1969 года сократилась в почти 6 раз, причем до 1995 года (до 26-летнего возраста) обилие этих моллюсков было достаточно высоко – около 200 экз./м². Возможно, средняя продолжительность жизни большинства особей генерации около 35 лет. При построении кривой выживания (**Рис. 24**) генерации 1969 года за начальную численности принимали ее обилие в 1984 году. В результате среднегодовой уровень смертности генерации 1969 года в рассматриваемый составил около 10 % (см. **Рис. 24**).

Табл. 11. Возрастная структура поселения *Arctica islandica* на глубинах 10-15 м в 1984, 1989, 1991, 1992, 1997 и 2001 г.

Возраст, годы	1984		1989		1991		1992		1997		2001	
	L	N	L	N	L	N	L	N	L	N	L	N
9	-	-	-	-	-	-	-	-	22,40	0,04	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-	-	25,50	0,04	-	-
15	33,6	0,73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	36,1	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	35,1	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	38,3	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-	33,7	0,18
19	40,4	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	32,1	0,09
20	33,8	0,03	35,9	0,95	-	-	35,8	0,05	-	-	29,9	0,09
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	36,4	0,96	-	-	30,6	0,07	-	-
23	-	-	-	-	-	-	35,6	0,95	33,3	0,07	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	-	-	39,4	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	41,6	0,04	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	-	-	-	36,6	0,78	-	-
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34,8	0,64
Количество обработанных особей	33		19		24		19		27		11	

Примечание: *L* – средняя длина раковины, мм; *N* – численность возрастной группы, в долях от общего количества обработанных моллюсков; серым цветом выделена генерация 1969 года.

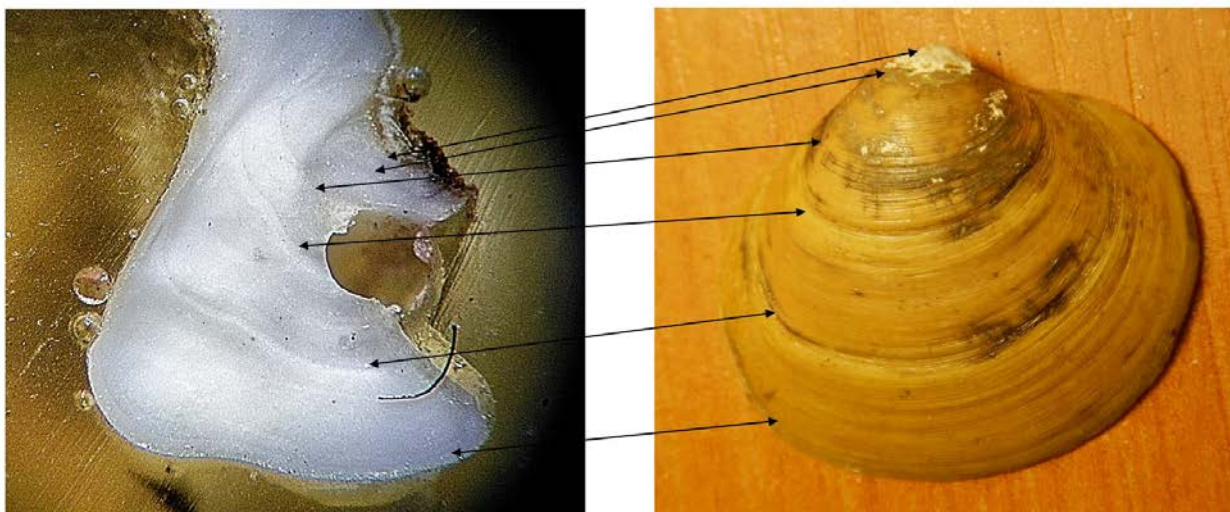


Рис. 16. Сравнение результатов оценки возраста *Arctica islandica* по наружным и внутренним кольцам.

Возраст моллюска 6 лет, собран с глубин менее 10 м летом 1990 года, размер 26,6 мм; стрелками показаны внутренние (слева) и наружные (справа) ростовые кольца).

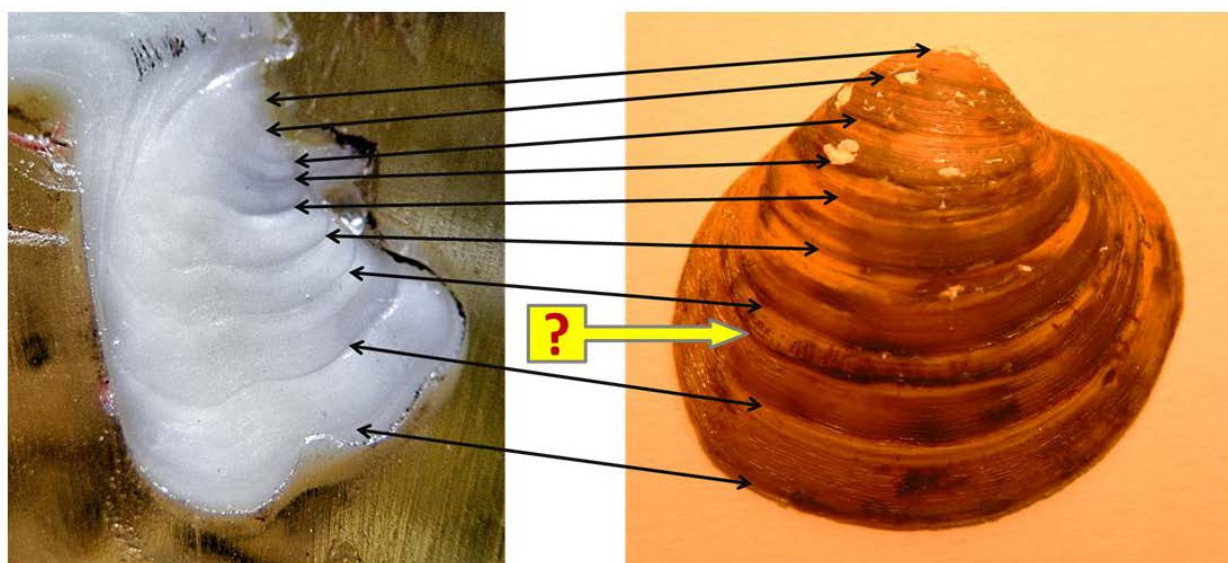


Рис. 17. Сравнение определения возраста *Arctica islandica* по внутренним и наружным меткам -внутренние метки роста в целом надежнее наружных колец: особь в возрасте 9 лет имеет лишнее кольцо на раковине.



Год сбора материала	Возраст, год
1984	15
1989	20
1991	22

Рис. 18. Спилы раковин моллюсков, собранных в 1984-1991 гг.

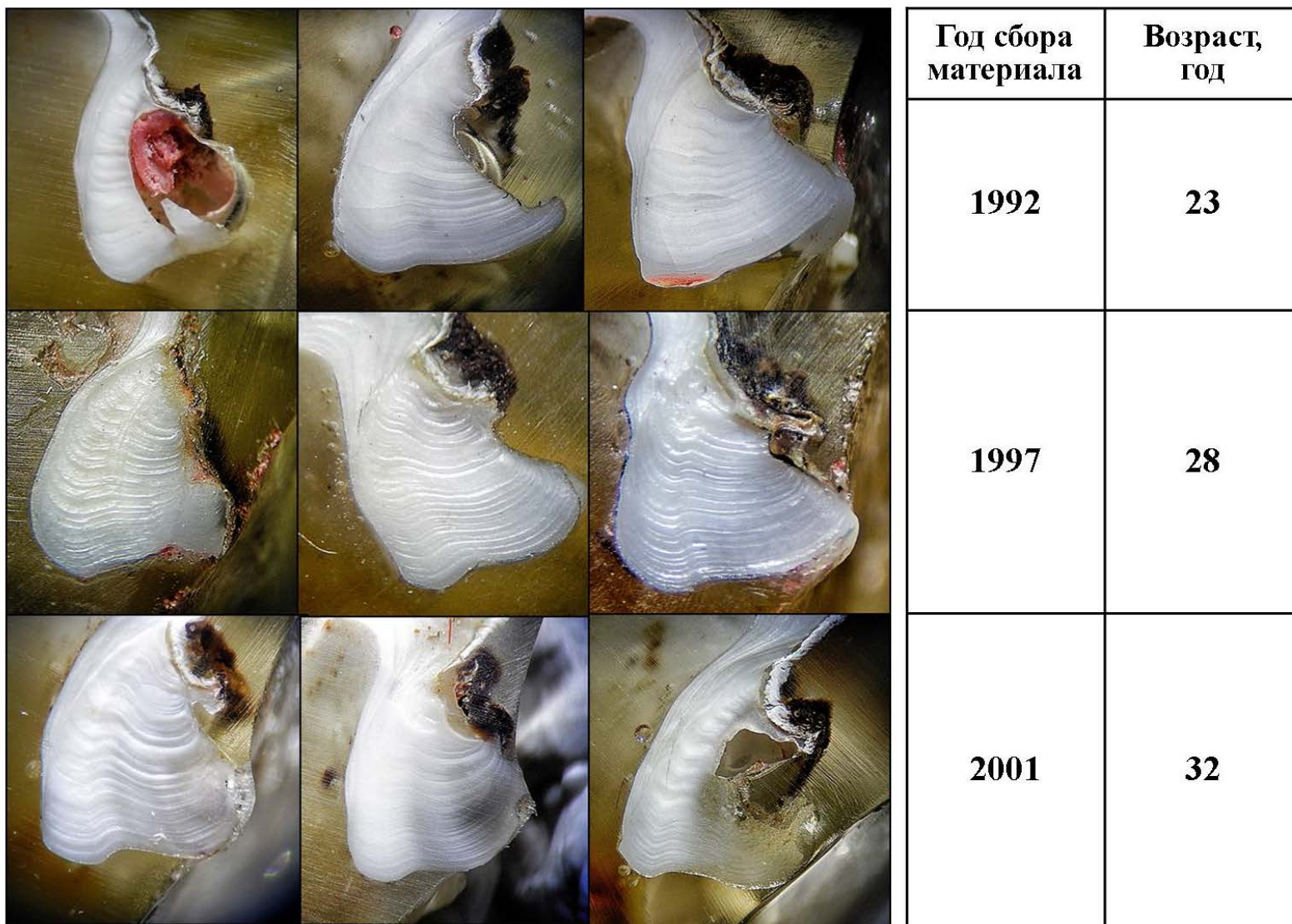


Рис. 19. Спилы раковин моллюсков, собранных в 1992-2001 гг.

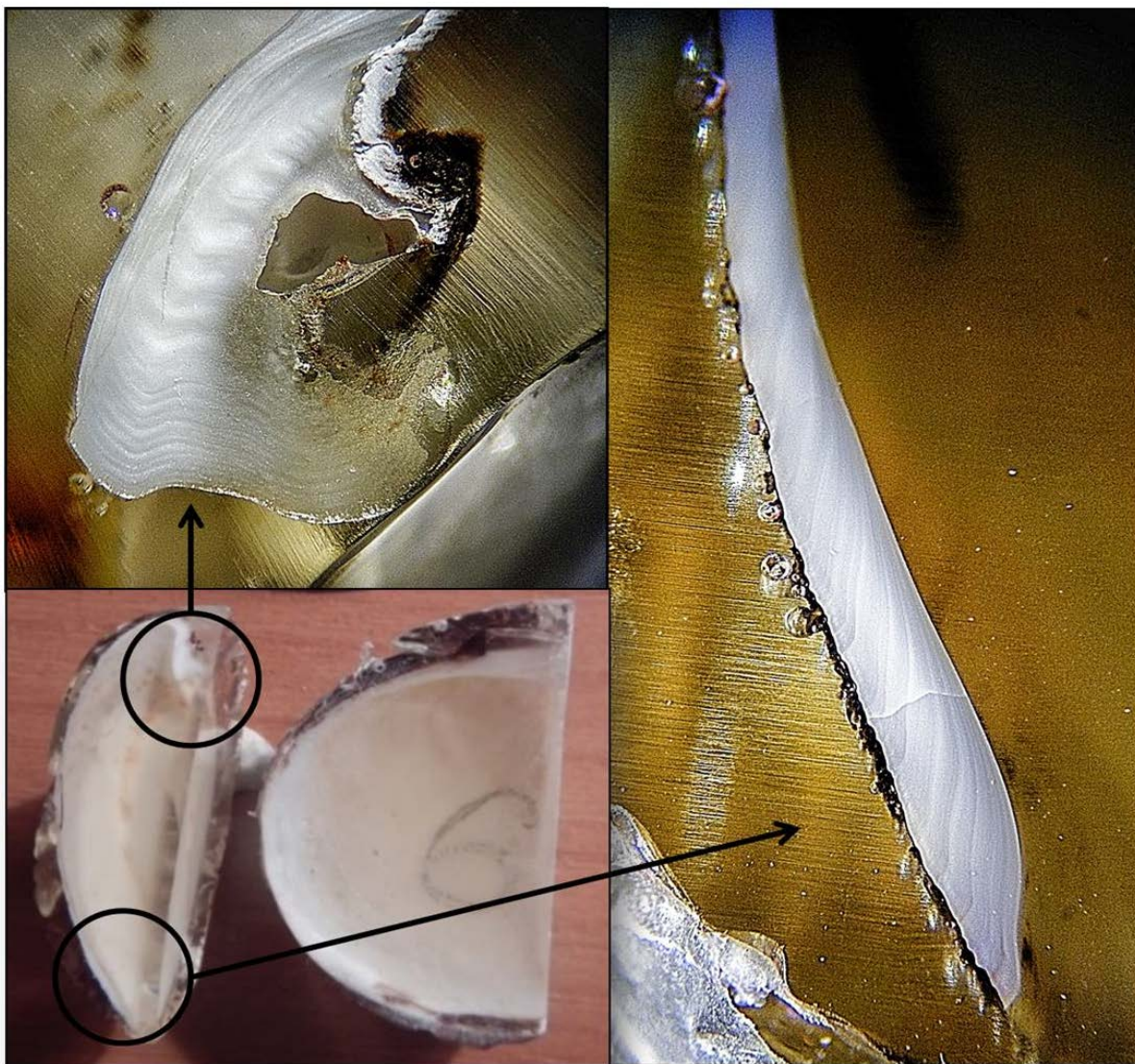


Рис. 20. Спил раковины моллюска сбора 2001 года, возраст 32 года, длина раковины 36,2 мм.

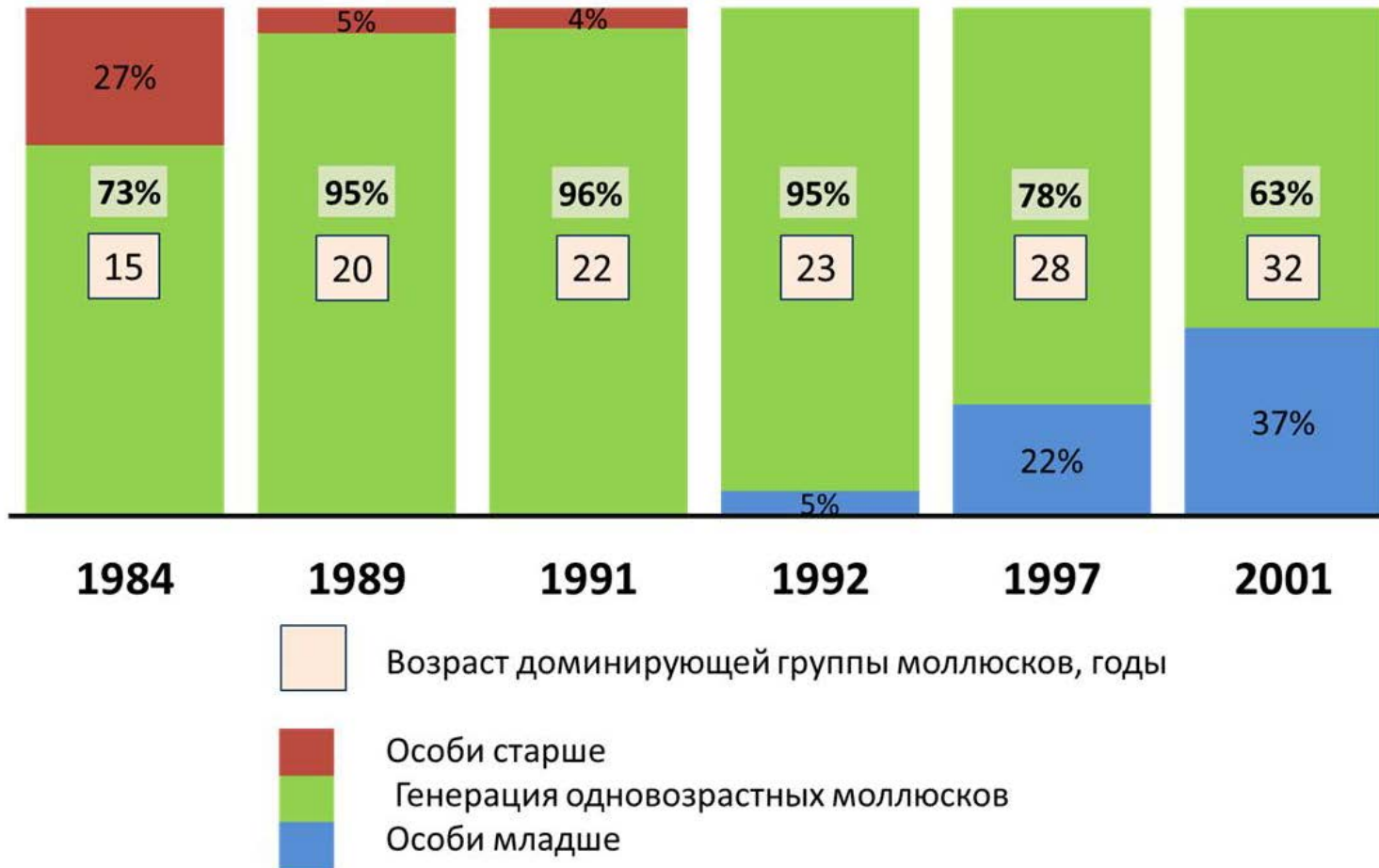


Рис. 21 Возрастная структура поселения *Arctica islandica* в 1984-2003 годах (глубины 10-15 м)

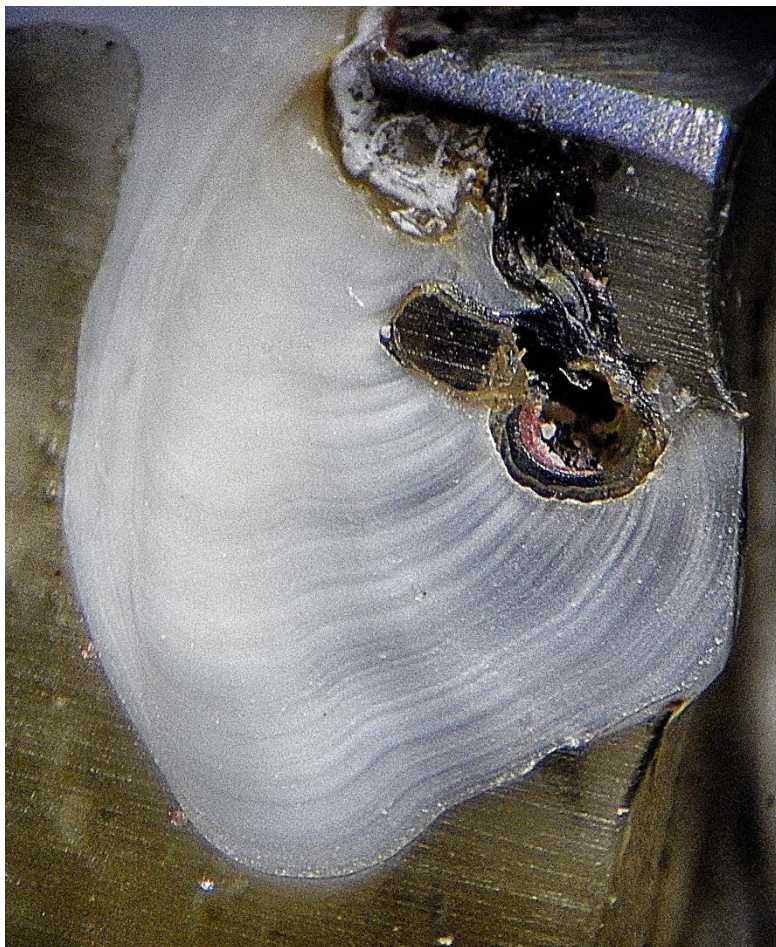


Рис. 22. Спил раковины моллюска сбора 2017 года, приблизительный возраст 48 лет, длина раковины 41,2

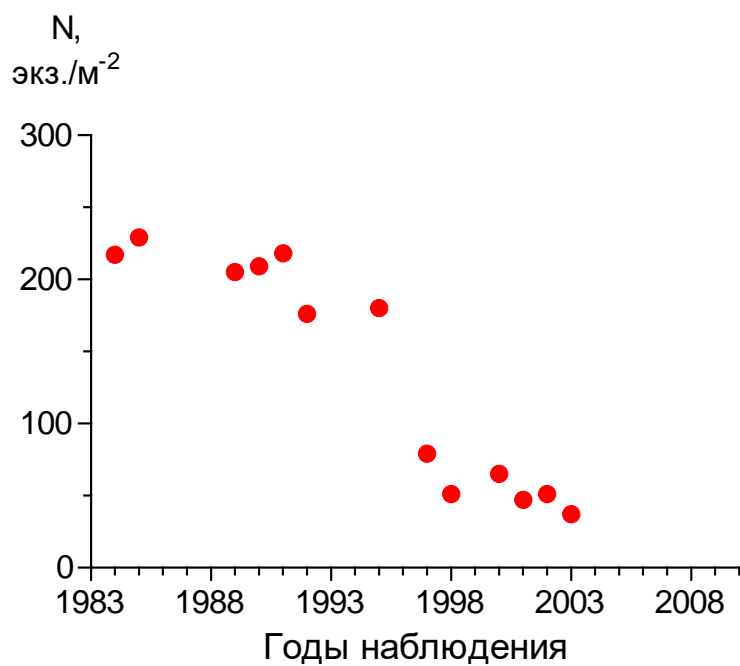


Рис. 23. Динамика численности *Arctica islandica* генерации 1969 года в 1984-2003 гг.

Табл. 12. Оценка численности *Arctica islandica* генерации 1969 года в 1984-2003 гг.

Года наблюдений	A	Доля генерации 1969 года	Численность генерации 1969 года, экз./м ²
1984	297	0,73	217
1985	313	0,73	229
1989	216	0,95	205
1990	220	0,95	209
1991	227	0,96	218
1992	185	0,95	176
1993	-	-	-
1994	-	-	-
1995	194	0,93	180
1996	-	-	-
1997	101	0,78	79
1998	68	0,76	51
1999	-	-	-
2000	93	0,70	65
2001	74	0,64	47
2002	79	0,64	51
2003	58	0,64	37

Примечание: A - численность (экз./м²) того же размерного диапазона, что и в выборке для резки раковин, в определенную дату наблюдения; серым выделены выборки, в которых

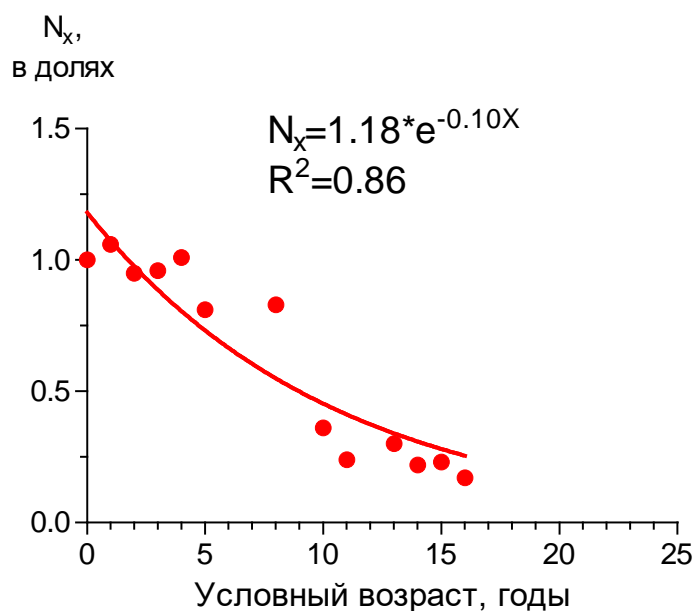


Рис. 24. Выживаемость *Arctica islandica* генерации 1969 года на глубинах 10-15 м на участке наблюдений в 1984-2003 годах

3.3.ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ *ARCTICA ISLANDICA*

Максимальный размер *Arctica islandica* в изученном местообитании достигал 53 мм (Герасимова, Максимович, 2001), однако раковина была утрачена и не было возможности оценить возраст данного животного. Самые старые особи в возрасте 48 лет (размеры около 40 мм) были пойманы в 2017 году и принадлежали генерации 1969 года, доминирующей в этом поселении в 1984-2003 гг.

При объединении информации о характере роста моллюсков в первые 9 лет жизни, полученной в результате анализа внешней морфологии раковины (данные Герасимовой А.В), с ростовыми показателями *Arctica islandica*, определенными по внутренним меткам роста, оказалось, что эти сведения неплохо дополняют друг друга (**Рис. 25**). В итоге удалось построить онтогенетическую модель роста *Arctica islandica* для изученного местообитания (см. **Рис. 25**).

В первые 8 лет жизни скорость линейного роста *Arctica islandica* менялась не значительно, достигая в среднем около 4 мм/год при вариациях от 2,8 мм/год до 5 мм/год (**Табл. 13**). Среднегодовая скорость роста у особей старше 10, 11 лет, по-видимому, менее 1 мм (см. **Рис. 25**). В результате моллюски из анализируемого местообитания размерами 30-40 мм могли быть в возрасте как менее 10 лет, так и более 30 лет.

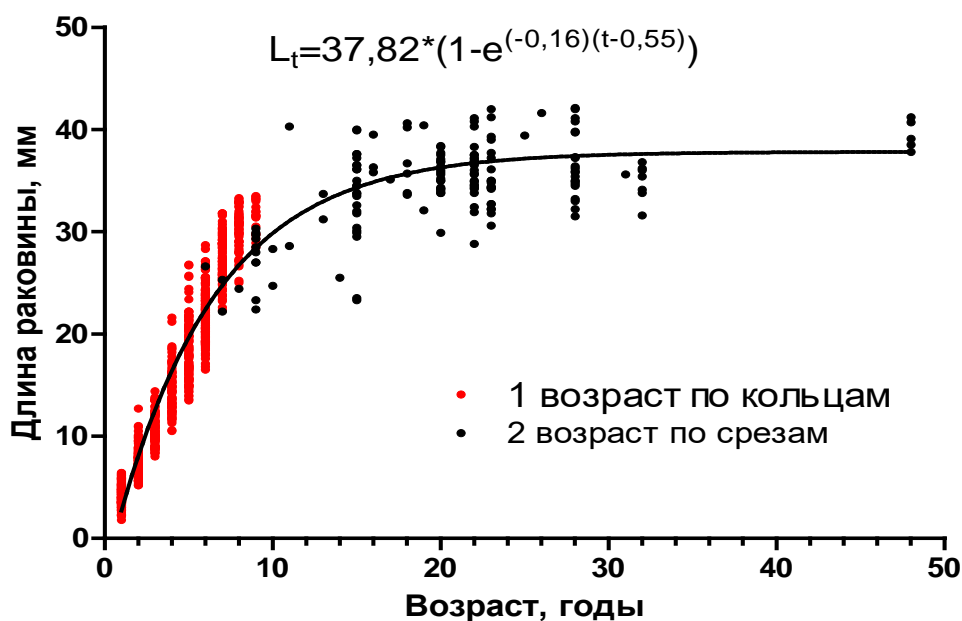


Рис. 25. Реконструкция онтогенетического роста *Arctica islandica* на участке многолетних наблюдений. Точки – размеры моллюсков разного возраста. Данные аппроксимированы линейной модификацией уравнения Берталанфи (приведено на графике).

Табл. 13. Характеристики линейного роста *Arctica islandica* на участке многолетних наблюдений, полученные в результате анализа наружной морфологии раковин и внутренних меток роста

Возраст	Средняя длина раковины, мм	Доверительный интервал (погрешность)	Объемы выборок
1	4,3	0,2	127
2	7,5	0,2	123
3	10,7	0,3	89
4	14,6	0,5	80
5	18,4	0,6	107
6	22,2	0,5	115
7	27,3	0,5	76
8	30,1	0,5	61
9	31,4	1,0	28
11	34,5		2
13	32,5		2
15	33,6	1,7	24
16	37,2	2,3	3
17	35,1		1
18	36,8	2,4	6
19	36,3		2
20	35,5	0,8	21
22	35,9	1,1	25
23	35,3	1,4	20
25	39,4		1
26	41,6		1
28	36,6	1,4	21
31	35,6		1
32	34,8	1,3	7
48	39,5	1,3	5

3.4. ОСОБЕННОСТИ ЦИКЛА ГАМЕТОГЕНЕЗА ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ *ARCTICA ISLANDICA* ЛЕТОМ 2015, 2017 ГГ. В РАЙОНЕ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА.

Как уже было отмечено в Главе 2. Материал и методы исследования, изучение цикла гаметогенеза *Arctica islandica* в исследованном районе проведено летом 2015, 2017 гг. с привлечением материалов магистерской диссертации Диамант А.А. (Диамант, 2012), в которой анализировался цикл гаметогенеза половозрелых особей данного вида в 1983, 1984, 2011 гг. Собственно летом 2015 года сбор проб только в конце июля и середине августа (см. **Табл. 5.**) был связан с необходимостью уточнения состояния гонад моллюсков в конце летнего периода, поскольку ранее данных для этого времени года оказалось очень мало. Однако летний сезон 2015 года оказался весьма холодным (см. далее), и полученные результаты по гаметогенезу арктик значительно отличались от ранее полученных данных. Поэтому было принято решение продолжить исследование цикла гаметогенеза арктик в 2017 году.

3.4.1. 2015 год

В конце июля 2015 года вода на глубинах 10-15 м прогрелась лишь до 7⁰С (**Рис. 26., Табл. 14**). Гонады большинства пойманных особей находились в состоянии перехода к третьей стадии зрелости, и не было обнаружено ни одной особи в состоянии частичного вымета гамет (**Рис. 27, 28, Табл. 14, 15**). Лишь половина измеренных ооцитов достигала размеров более 60 мкм (**Рис. 29**). Максимальный размер ооцитов достигал 91 мкм, а средний размер 59,5 мкм. Моллюски в состоянии частичного вымета гамет были обнаружены только в середине августа по достижению температуры придонной воды 10⁰С, однако их количество уступало числу арктик с гонадами на третьей стадии зрелости (40 и 60 % соответственно) (см. **Рис. 27, 30.**). Всего одна особь была в посленерестовом состоянии (см. **Рис. 30**). Ооциты с размерами 60 и более мкм составили 70 % от числа измеренных. Максимальный и средний размеры ооцитов в эту дату были 78 и 61,5 мкм соответственно.

3.4.2. 2017 год

Первая съемка по изучению гаметогенеза *Arctica islandica* в 2017 году состоялась лишь в конце июня, когда температура воды в районе исследования на глубинах 10-15 м достигла 8-9⁰С (см. **Рис. 26, Табл. 16**) Ни в эту дату, ни в последующие нам не удалось поймать ни одной особи, состояние гонад которой соответствовало бы I стадии зрелости гонад (ранняя активная) (см. **Рис. 31, Табл. 16, 17**). В конце июня преобладали особи

Таблица 14. Соотношение самцов и самок на разных стадиях зрелости гонад в июле-августе 2015 года и характеристики условий пробоотбора

Стадия зрелости	Даты наблюдений			
	21.07.2015		11.08.2015	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
1	-	-	-	-
2	1	-	-	-
3	6	2	7	10
4	-	-	7	3
5	-	-	1	-
Всего, экз.	7	2	15	13
Глубина, м	10-15		10-15	
Температура воды, °С	7,2		10,4	

Таблица 15. Процентное соотношение особей *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости гонад в июле-августе 2015 года

Стадии зрелости	Даты наблюдений	
	21.07.2015	11.08.2015
1	0	0
2	11,1	0
3	88,9	60,7
4	0	35,7
5	0	3,6
Всего, экз.	9	28

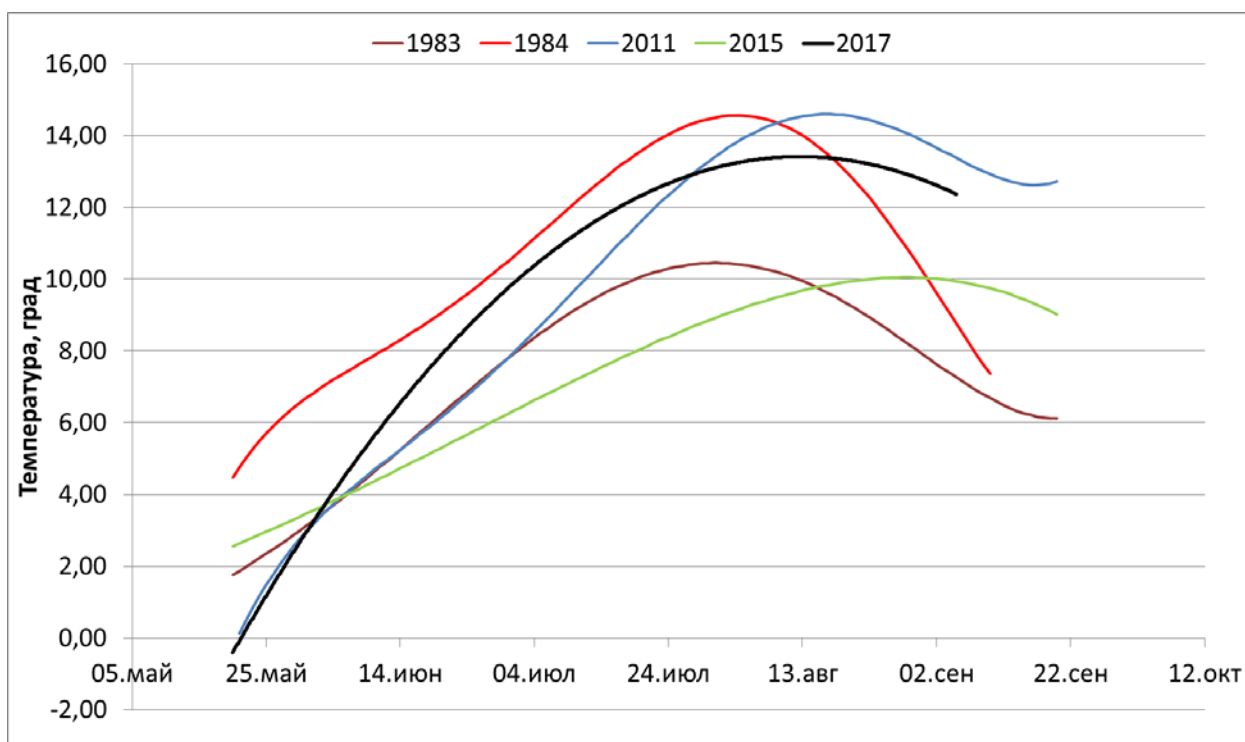


Рис. 26. Изменения температуры воды на глубинах 10-15 м в мае-сентябре 1983, 1984, 2011, 2015 и 2017 гг. в устье губы Чуца

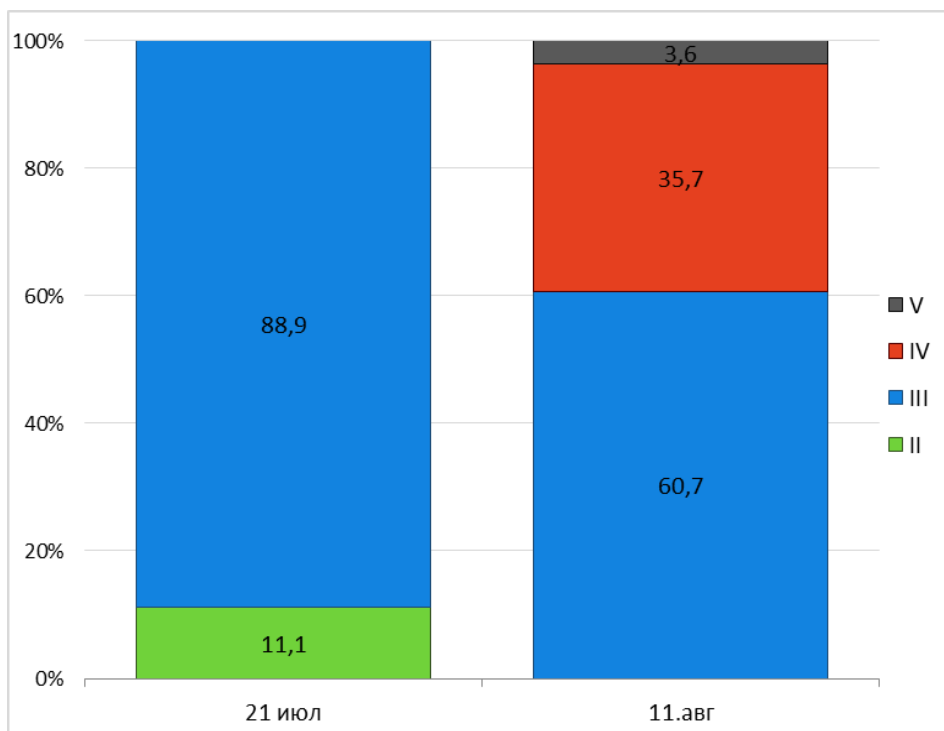


Рис. 27. Ход гаметогебеза *Arctica islandica* в конце июля-августе 2015 года.

По оси абсцисс - даты взятия проб, по оси ординат - относительное (к общему числу исследованных особей) количество моллюсков на данной стадии зрелости гонад, в %; II-V – стадии зрелости гонад.

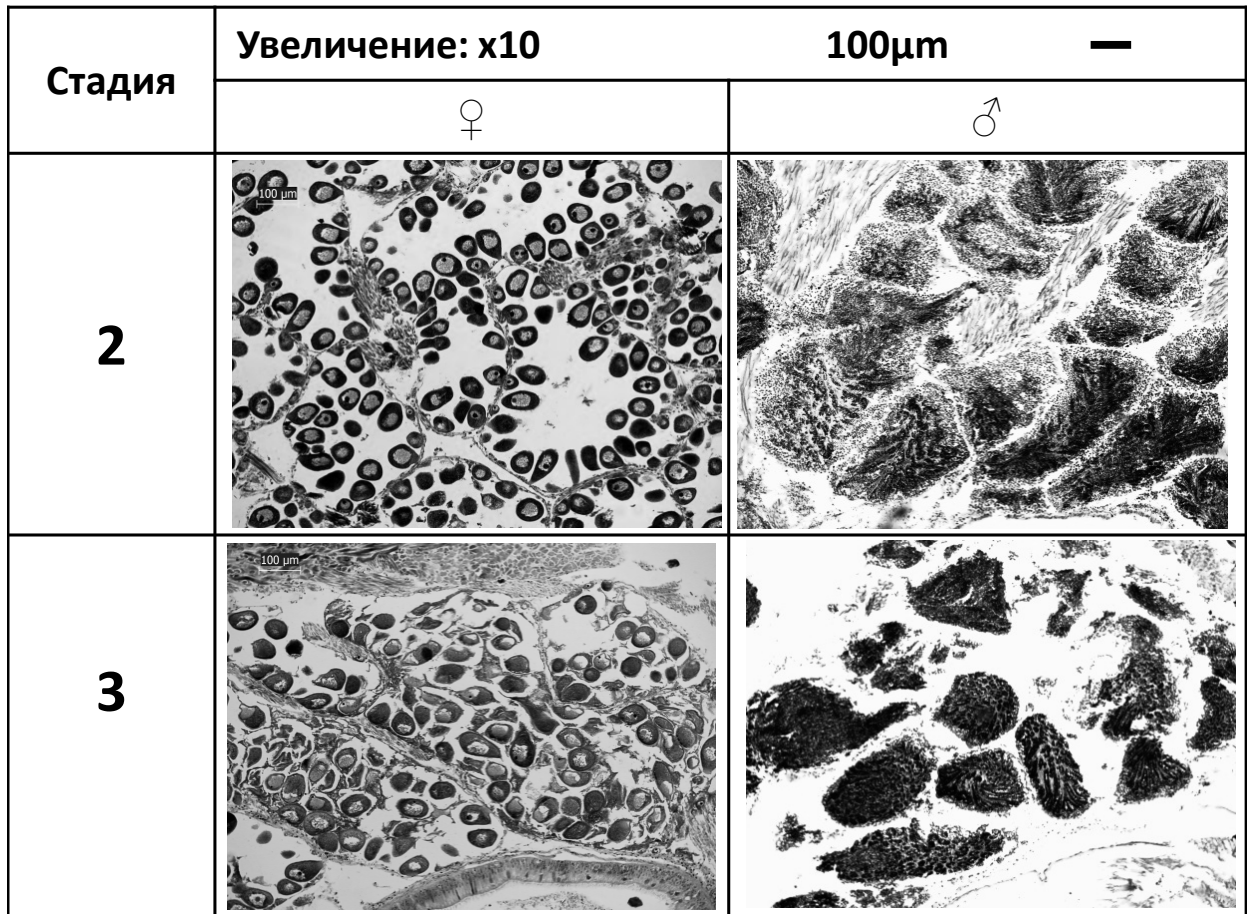


Рис. 28. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (21.07.2015)

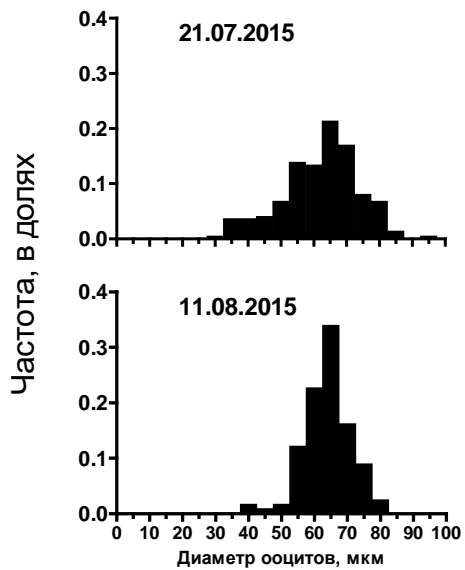


Рис. 29. Размерное распределение ооцитов в конце июля-августе 2015 года
По оси абсцисс - диаметр ооцитов, мкм; по оси ординат - частота, в долях

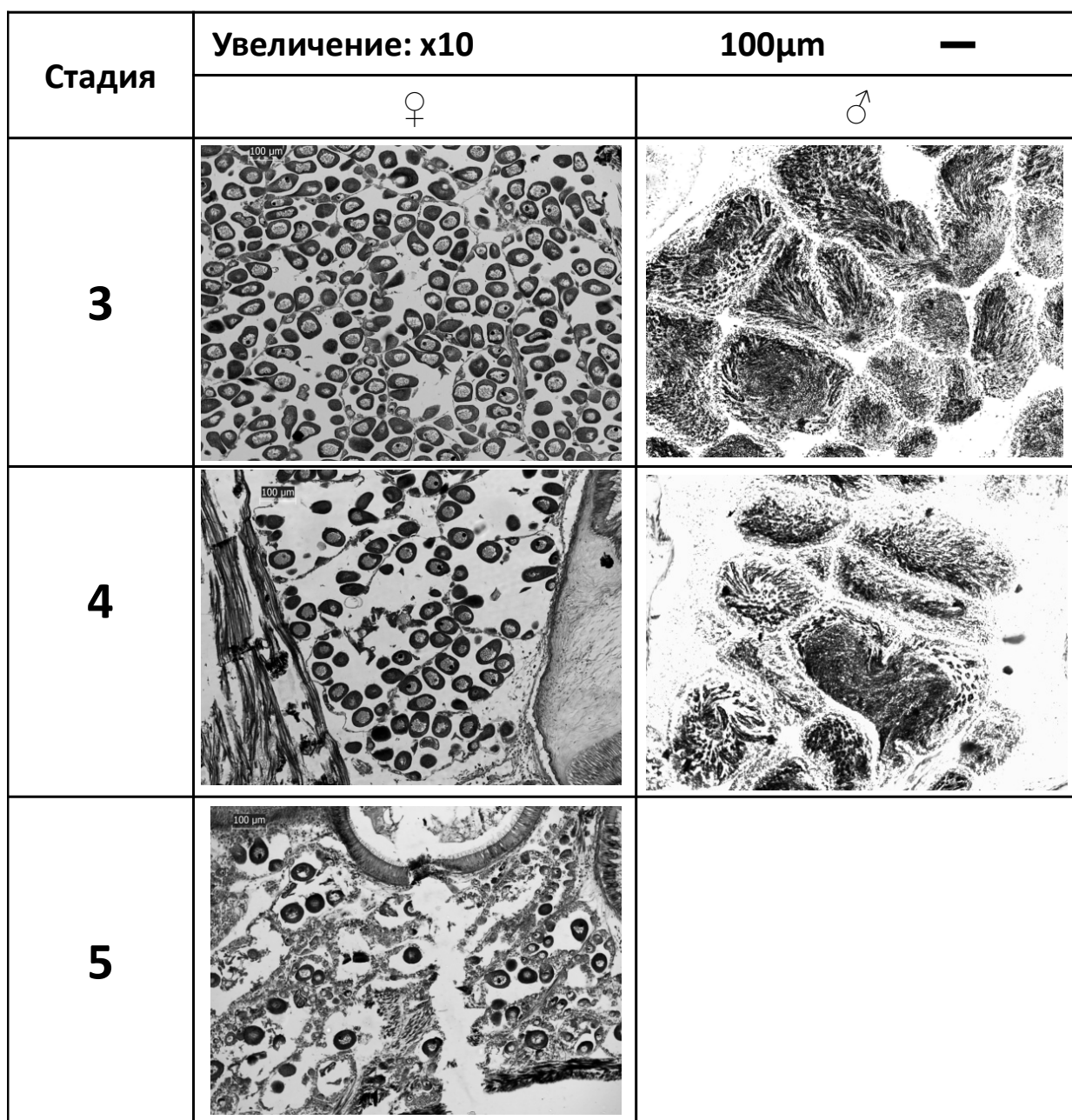


Рис. 30. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (11.08.2015)

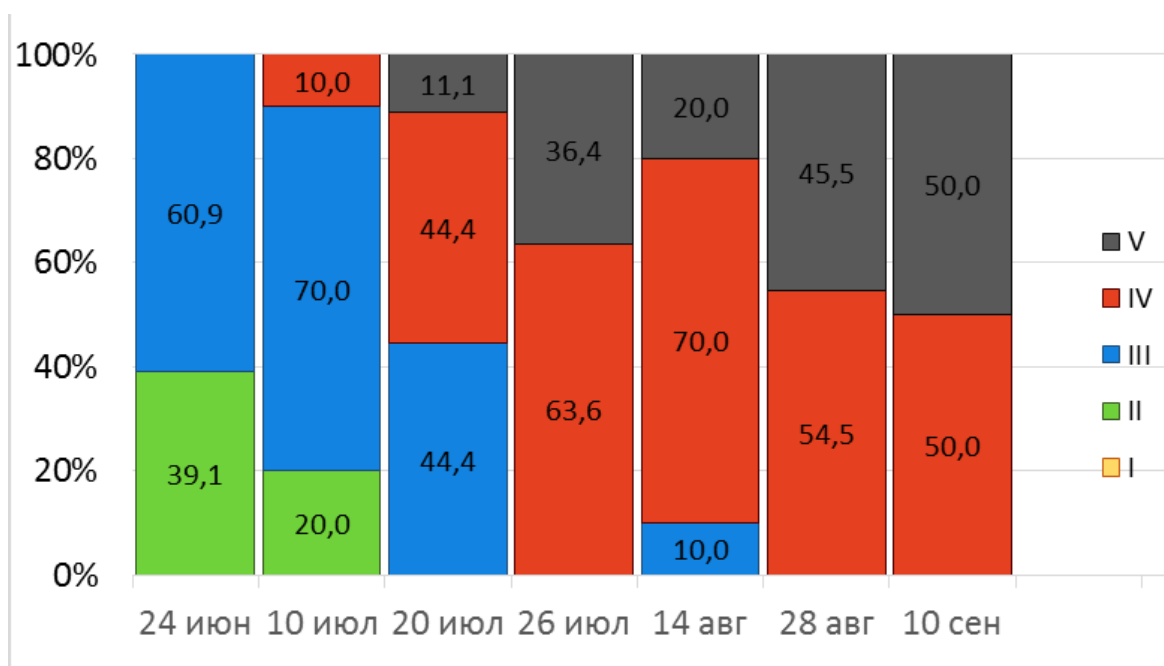


Рис. 39. Ход гаметогенеза *Arctica islandica* в конце июня-начале сентября 2017 года.

По оси абсцисс - даты взятия проб, по оси ординат - относительное (к общему числу исследованных особей) количество моллюсков на данной стадии зрелости гонад, в %; II-V – стадии зрелости гонад.

Таблица.16. Соотношение самцов и самок на разных стадиях зрелости гонад в конце июня -начале сентября 2017 года

Стадия зрелости	Даты наблюдений													
	23.06.2017-29.06.2017		10.07.2017		20.07.2017		31.07.2017		16.08.2017		28.08.2017		10.09.2017	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
1														
2	3	6	1	1										
3	11	3	1	6	1	3				1				
4				1	1	3	2	5	3	4	1	5	1	4
5					1		2	2	2		2	3	4	1
Всего	23		10		9		11		10		11		10	
Глубина, м	10-15													
Температура воды	7,7 9,2		10,5		13,8		13,4		13,4		13		12	

Таблица. 17. Процентное соотношение особей *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости гонад в конце июня-начале сентября 2017 года

Стадии зрелости	Даты наблюдений						
	23.06.2017-29.06.2017	10.07.2017	20.07.2017	31.07.2017	16.08.2017	28.08.2017	10.09.2017
1							
2	39,1	20,0					
3	60,9	70,0	44,4		10,0		
4		10,0	44,4	63,6	70,0	54,5	50
5			11,1	36,4	20,0	45,5	50
Всего экземпляров	23	10	9	11	10	11	10

(около 60%) с гонадами, состояние которых соответствовало преднерестовому (III стадия) (**Рис. 32**). Почти 40% пойманных особей были с гонадами на II стадии зрелости.

Первая особь в состоянии частичного нереста была поймана 10 июля по достижению температуры вод $10,5^{\circ}\text{C}$ (см. **Рис. 31, 33, Табл. 16, 17**). При этом начиная со второй половины июля и до последней съемки (10 сентября) такие моллюски (**Рис. 34-37**) преобладали среди пойманных животных, составляя от 44 до 70 % в разные даты наблюдения.

Первая особь в посленерестовом состоянии была поймана во второй половине июля (см. **Рис. 31,34 Табл. 16,17**). В самом конце июля и первой половине августа такие моллюски (см. **Рис. 34-35**) составили уже около 30-40 % от исследованных. В конце августа и первой декаде сентября их доля уже почти достигала 50 %.

В первых двух июльских сборах самок *Arctica islandica* попало очень мало, при этом они были то в состоянии частичного нереста, то уже в посленерестовом. Поэтому не удалось померить нужное количество ооцитов для построения размерного распределения. Для остальных дат (кроме двух последних, когда гонады моллюсков уже были в значительной степени опустошены) такая процедура была проведена (**Рис. 38**). В конце июня ооциты с размерами 60 и более мкм составили всего 34 % от числа измеренных. Максимальный и средний размеры ооцитов в эту дату были 82 и 52 мкм соответственно. При этом только 34 % ооцитов от числа измеренных были размерами 60 и более мкм. К середине августа их доля составила уже 60 % (см. **Рис. 38**)

Таким образом, итоги анализа цикла гаметогенеза *Arctica islandica* в июне-сентябре 2017 года оказались близки к результатам, полученным Анной Александровной Диамант (**Рис. 39**). Нам не удалось выявить существенных межгодовых смещений в цикле гаметогенеза *A. islandica* не смотря на некоторые различия температурных условий разных лет (см. **Рис.26.**). Во все четыре года наблюдений моллюски в состоянии частичного нереста были обнаружены в основном со второй половины июля и до сентября (данные 2017 года), октября (данные 1983 г.) при температурах придонной воды $9-15^{\circ}\text{C}$. В посленерестовом состоянии особи были пойманы, как правило, начиная со второй половины июля и преобладали в осенних сборах. Однако результаты наблюдений за ходом гаметогенеза арктик в 2015 году показали, что суровые температурные условия могут привести к значительным межгодовым изменениям в сроках нерестовой активности моллюсков, которая летом 2015 года оказалась смещена к середине августа.

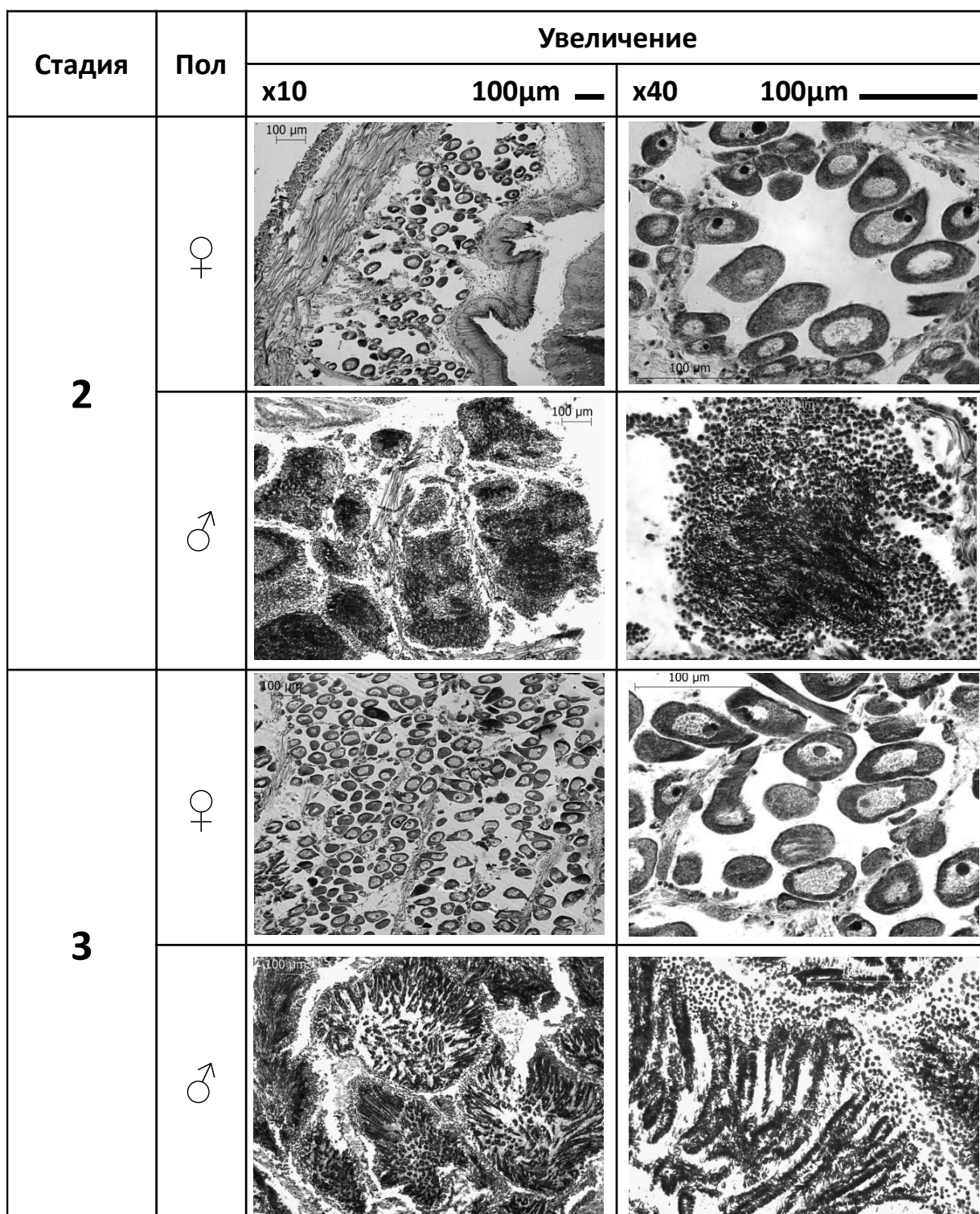


Рис. 32. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (29.06.2017).

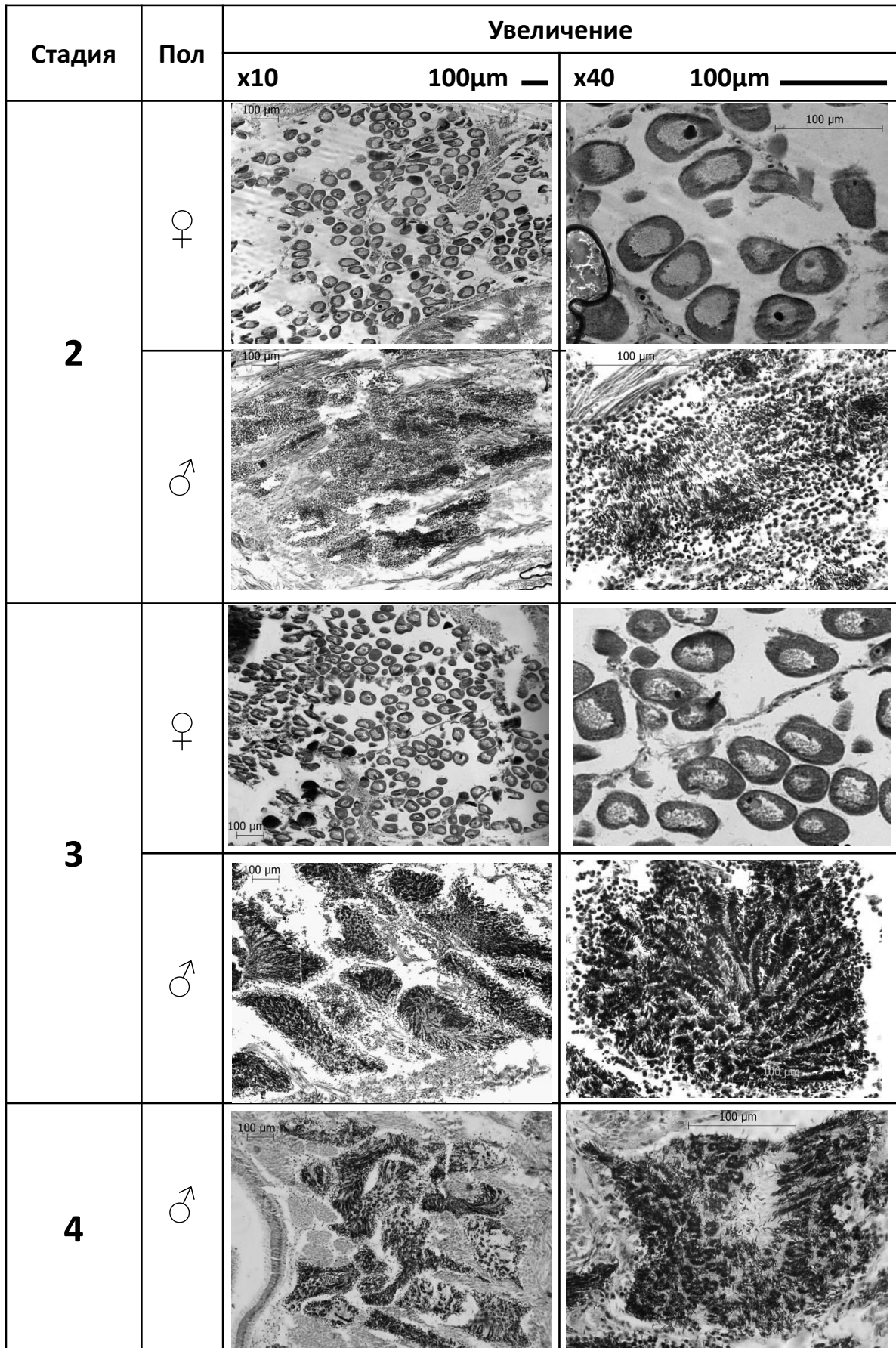


Рис. 33. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (10.07.2017).

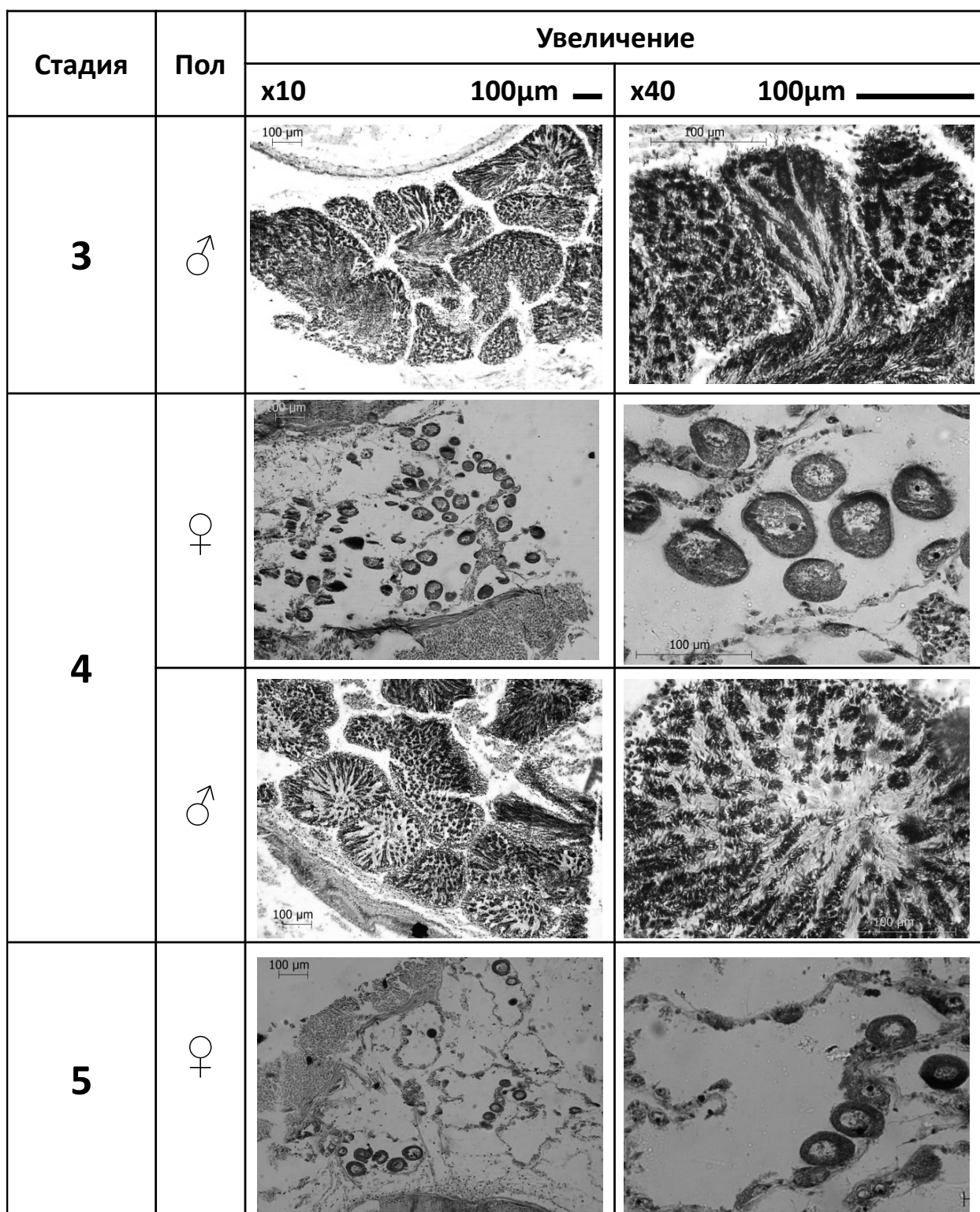


Рис. 34. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (20.07.2017).

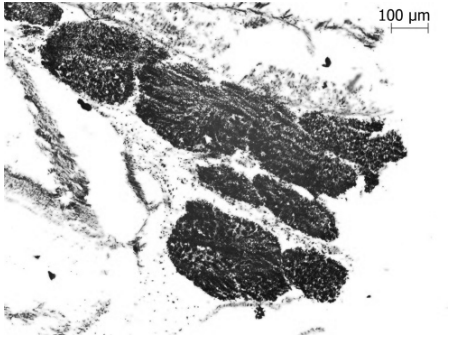
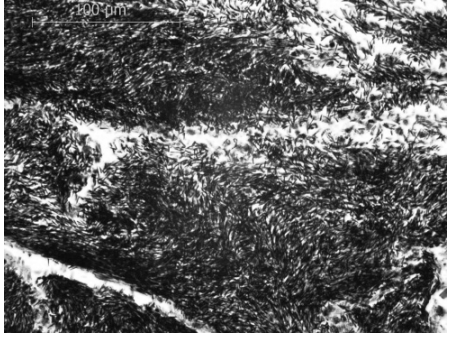
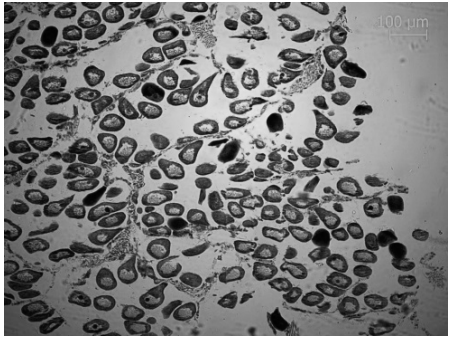
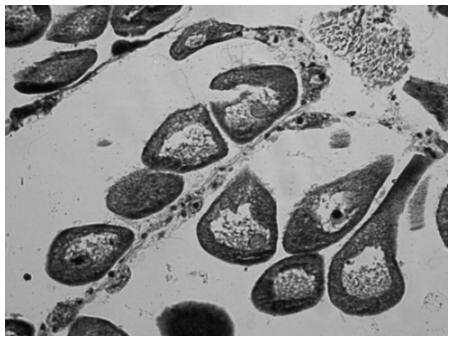

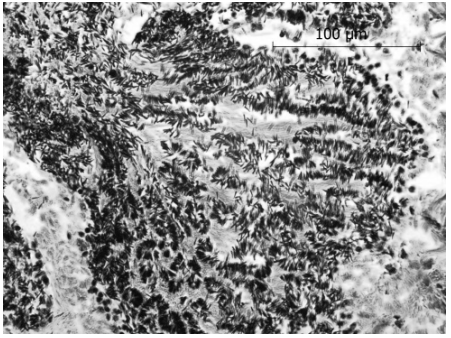
Стадия	Пол	Увеличение	
		х10 100µm	х40 100µm
3	♂		
	♀		
4	♂		

Рис. 35. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (16.08.2017).

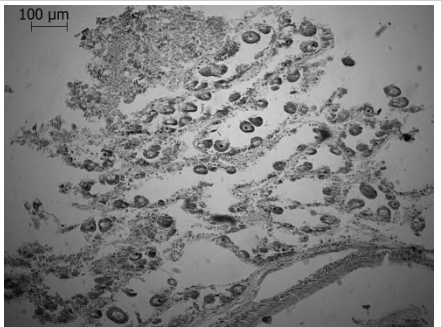
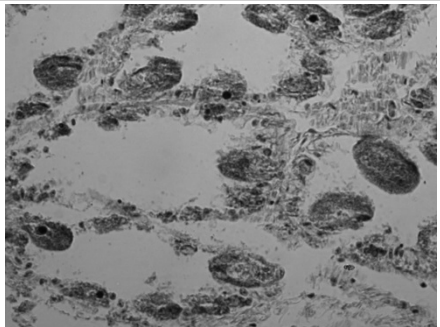
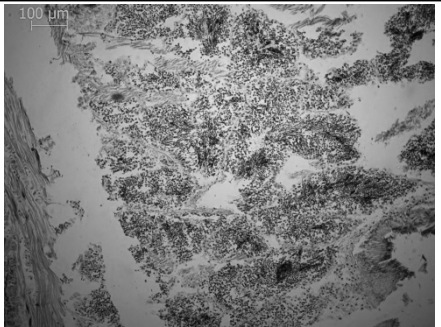
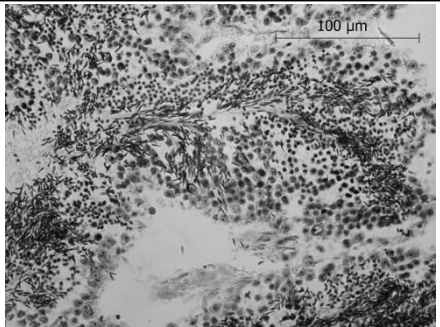
Стадия	Пол	Увеличение	
		x10 100µm —	x40 100µm —————
5	♀		
	♂		

Рис. 36. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (28.08.2017)


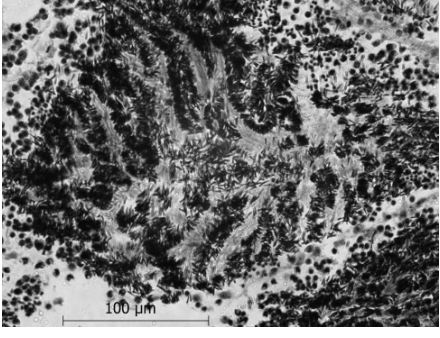
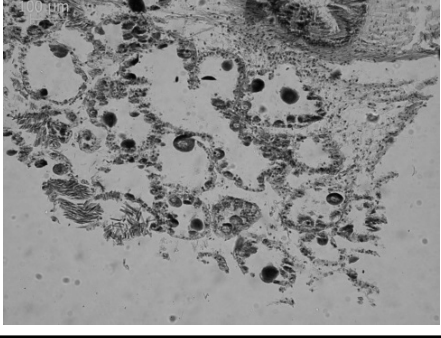
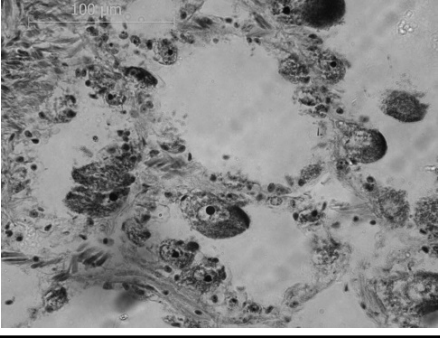

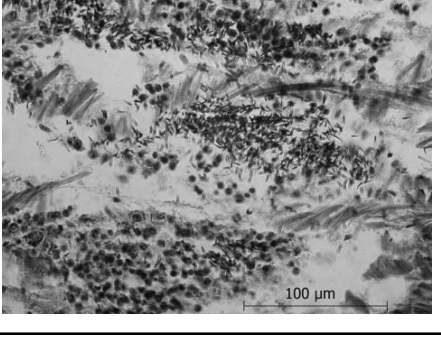
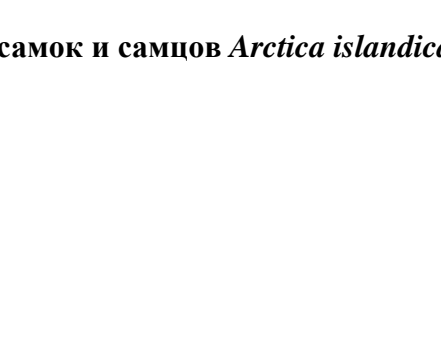
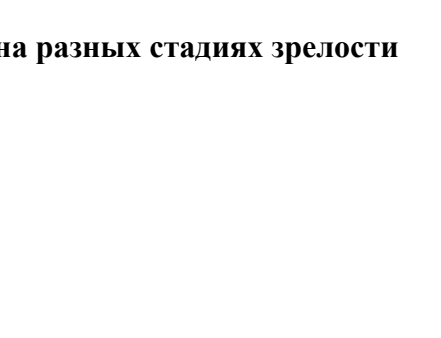
Стадия	Пол	Увеличение	
		х10 100µm	х40 100µm
4	♂		
	♀		
5	♂		
	♀		

Рис. 37. Срезы гонад самок и самцов *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости (10.09.2017)

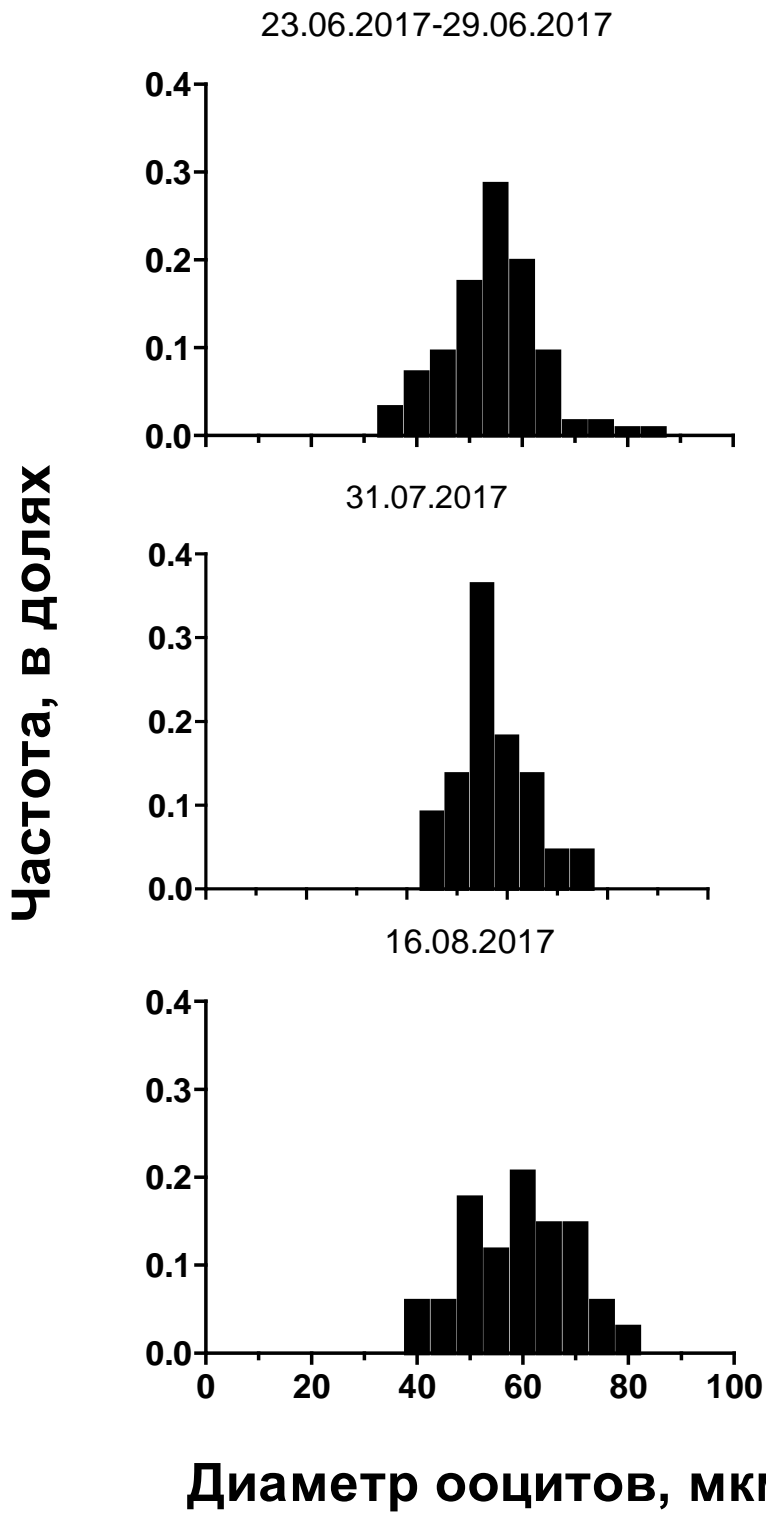


Рис. 38. Размерное распределение ооцитов в конце июне-сентябре 2017 года

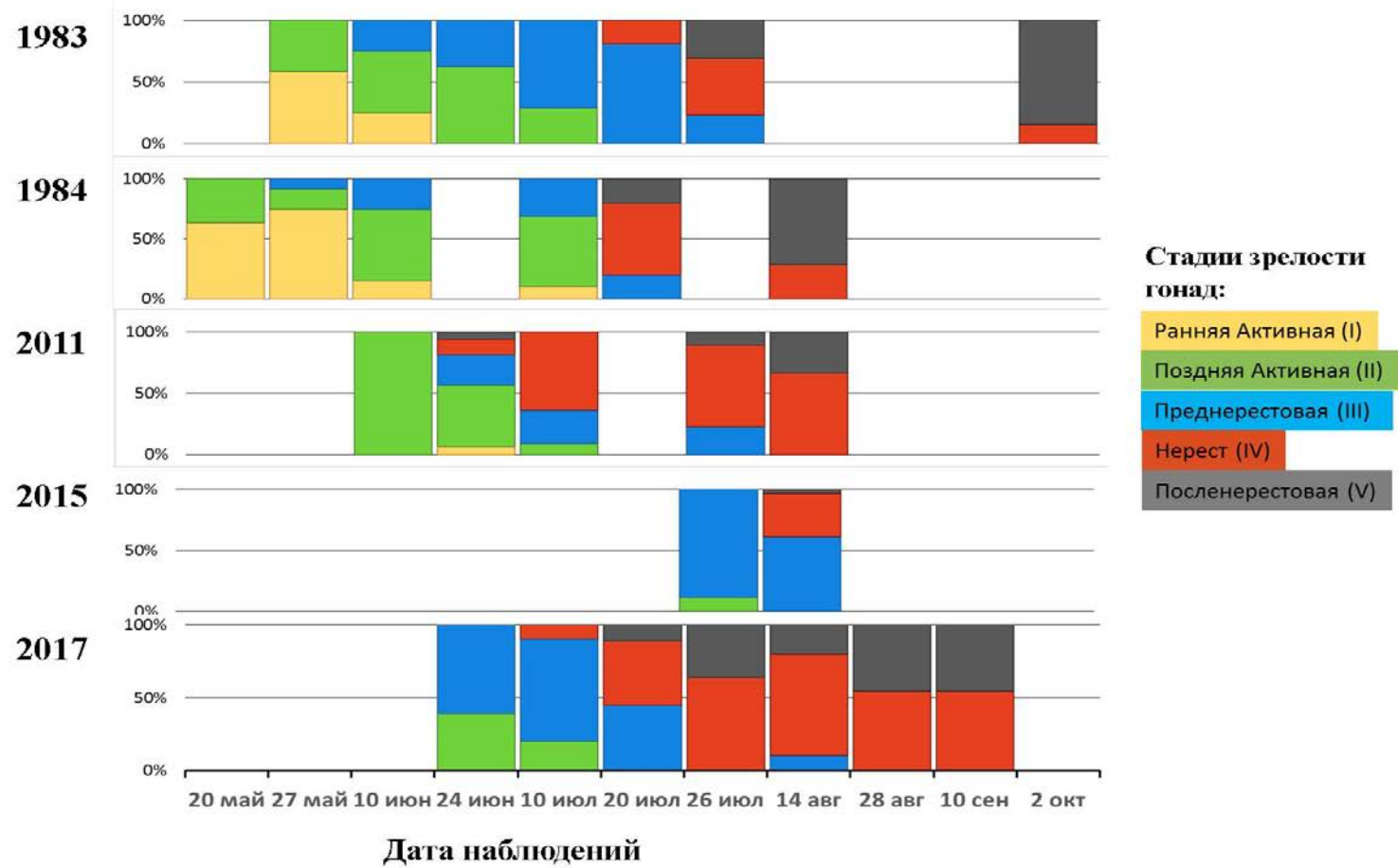


Рис. 39. Процентное соотношение особей *Arctica islandica* на разных стадиях зрелости гонад в 1983, 1984, 2011, 2015 и 2017 гг.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

Изучаемое на протяжении более чем 30 лет поселение *Arctica islandica* в районе Керетского архипелага Кандалакшского залива занимало типичное для данного вида местообитание в Белом море. Не смотря на то, что показатели обилия арктик на исследованном участке были необычно высоки, близкие по плотности скопления моллюсков отмечены и в других районах Белого моря – в Онежском заливе (Наумов и др., 1982; Бабков, Голиков, 1984; Наумов, 2006), в кутовой части Кандалакшского залива (Исаченко, 2013).

Отмеченные особенности структуры изученного поселения *Arctica islandica* – смещение размерно-возрастного состава на протяжении многих лет в сторону преобладания особей старших возрастов и почти полное отсутствие молодых моллюсков – по-видимому, вполне обычное явление в популяциях вида в разных частях ареала. Как уже было показано в разделе «Обзор литературы», такая ситуация наблюдалась в поселениях атлантического побережья Северной Америки (Murawski et al., 1982; Lewis et al., 2001; Powell, Mann, 2005), на северо-западном побережье Исландии (Steingrímsson, Thorarinsdóttir, 1995; Thorarinsdóttir, Einarsson, 1996), в Северном море (Witbaard et al., 1997), в куту Кандалакшского залива Белого моря (Исаченко, 2013). В последнем случае (Белое море) аналогично нашим данным в поселении *Arctica islandica* на протяжении почти 10 лет преобладали моллюски размерами всего 30-40 мм. Однако нам удалось выяснить (и это основной результат работы), что такие агрегации вполне могут состоять преимущественно из особей одного возраста, т.е. для *Arctica islandica* возможно формирование и поддержание на протяжении многих лет практически моновозрастных поселений. До сих пор аналогичная ситуация описана только для другого беломорского представителя *Bivalvia* – песчаных ракушек *Mya arenaria* (Gerasimova, Maximovich, 2013), развитие поселений которых на протяжении более 10 лет происходило практически как динамика одной генерации. Доминирование в течение длительного периода представителей отдельных генераций может быть обусловлено отсутствием регулярности в успешном пополнении поселений данного вида, что, впрочем, отмечали и другие исследователи, пытаясь объяснить смещение размерно-возрастного состава поселений *Arctica islandica* в сторону преобладания особей старших возрастов (Murawski et al., 1982; Lewis et al., 2001). При этом было показано, что успешное пополнение поселений *Arctica islandica* в определенные годы могло привести к превращению мономодального размерного распределения в бимодальное (Lewis et al., 2001; Witbaard, Bergman, 2003). Отсутствие успешного пополнения поселений *Arctica*

islandica на протяжении десятилетий известно для атлантических популяций данного вида (Murawski et al., 1982; Steingrímsson, Thorarinsdóttir, 1995; Powell, Mann, 2005).

Межгодовые флуктуации в уровне пополнения поселений разных видов *Bivalvia* неоднократно описаны в литературе: *Mya arenaria* (Садыхова, 1982; Glude, 1955; Commito, 1982; Brousseau, Baglivo, 1984; Flach, 2003; Strasser et al., 2003; Bowen, Hunt, 2009), *Macoma balthica* (Segerstrale, 1960; Beukema, 1982; Beukema et al., 1998; Honkoop et al., 1998; Beukema et al., 2001; Flach, 2003; Strasser et al., 2003; Beukema, Dekker, 2005), *Mytilus edulis* (Луканин и др., 1986; Луканин, 1990). В некоторых случаях, например, для песчаных ракушек *Mya arenaria* длительность перерывов в успешном пополнении могла превышать 10 лет.

Причины вариаций в разные годы в уровне пополнения поселений двустворчатых моллюсков обсуждались неоднократно (Луканин и др., 1990; Шкляревич, Щербакова, 2004; Segerstrale, 1960; Josefson, 1982; Moller, Rosenberg, 1983; Moller, 1986; Brousseau, Baglivo, 1988; Olafsson, 1989; Gunther, 1992; Strasser et al., 2003; Beukema, Dekker, 2005; LeBlanc, Miron, 2006; Bowen, Hunt, 2009). Как правило, в редких случаях межгодовые колебания уровня пополнения в поселениях *Bivalvia* определены межгодовыми вариациями в репродуктивном успехе популяций. Для видов с пелагической стадией развития практически нет информации, что отсутствие в течение ряда лет успешного пополнения поселений моллюсков молодью может быть связано с малочисленностью личинок в планктоне (Луканин и др., 1990; Honkoop et al., 1998; LeBlanc, Miron, 2006). Для *Macoma balthica* в Ваттовом море показано, что 37 % межгодовых вариаций уровня пополнения могло быть объяснено межгодовыми вариациями зимних температур, однако только 7 процентов из них, по-видимому, было обусловлено межгодовыми вариациями плодовитости моллюсков – описана отрицательная корреляция плодовитости маком и зимней температуры воды (Honkoop et al., 1998; Flach, 2003).

Однако наши исследования в течение пяти летних сезонов цикла гаметогенеза половозрелых особей *Arctica islandica* в Белом море показали, климатические условия могут привести к значительным межгодовым смещениям в сроках нерестовой активности моллюсков, что, в свою очередь вполне могло повлиять на успешность пополнения. Диапазон значений температуры воды, при котором осуществлялась основная нерестовая активность представителей данного вида в Белом море, оказался сравнительно широк (9–15⁰С) и в целом соответствовал таковому для популяций *A. islandica* в водах Северной Атлантики (Loosanoff, 1953; Thorarinsdóttir, 2000). Размеры зрелых ооцитов (как средние, так и максимальные) у беломорских арктик также соответствовали аналогичным данным северо-атлантических популяций. Максимальный диаметр ооцитов по нашим материалам

составил 92-95 мкм, в основной массе зрелые ооциты имели размеры 60-70 мкм. Близкие результаты приведены для *Arctica islandica* из прибрежных вод Исландии (Thorarinsdottir, 2000) – средний диаметр зрелых ооцитов 64 мкм – и Род Айленда (Атлантическое побережье Северной Америки - Loosanoff, 1953) – диаметр зрелых ооцитов около 75 мкм (по максимуму до 90 мкм). Все выше сказанное противоречит мнению З.С. Кауфмана (Кауфман, 1977), что беломорская популяция *A.islandica* представляет особую репродуктивную физиологическую расу, приспособившуюся к местным суровым условиям. Однако итоги анализа цикла гаметогенеза арктик в 2015 году заслуживают специального рассмотрения, поскольку из-за холодного летнего сезона первые отнерестившиеся особи были пойманы лишь в августе. Как уже было отмечено в «Обзоре литературы» развитие *Arctica islandica* происходит с метаморфозом, через планктонную личиночную стадию, длительность которой зависит от температуры воды (Landers, 1976; Lutz et al., 1982). Манн и Вольф (Mann, Wolf, 1983) указывали, оптимальными для выживания личинок в районе Северной Атлантики являются температуры воды между 13 и 15°C. По данным Ландерса (Landers, 1976), развитие велигеров арктик в лабораторных условиях быстрее всего происходило при температуре воды от 10 до 15°C. Для успешного завершения метаморфоза личинки также нуждались в температуре воды выше 10°C. В природных условиях (атлантические воды Северной Америки, штат Массачусетс) максимальная численность личинок наблюдалась при температурах воды от 14 до 18°C с августа по сентябрь (Mann, 1985). Длительность личиночного развития по данным лабораторных исследований 32-55 дней при температурах воды 8,5-13 °C (Lutz et al., 1981; Lutz et al., 1982). В Белом море исследование личиночного развития *Arctica islandica* в Белом море было предпринято в работе Диамант А.А. (2012), в которой длительность пелагической стадии естественных условиях оценивалась примерно в 40 дней. Таким образом, если начало нереста арктик в 2015 году оказалось смещено на вторую половину августа, неизвестно смогли ли личинки завершить метаморфоз в условиях уже наступившего осеннего похолодания. На данном этапе исследований мы можем только гадать, какие последствия для формирования новой генерации *A.islandica* (т.е. пополнения) может иметь столь поздний нерест, не приводит ли это к почти полной утрате пополнения, и насколько часто наблюдаются подобные ситуации.

Флуктуации в уровне пополнения изученного поселения *Arctica islandica* также могли быть отражением известных для двустворчатых моллюсков конкурентных отношений взрослых особей и молоди (Woodin, 1976; Williams, 1980; Griffiths, 1981; Josefson, 1982; Moller, Rosenberg, 1983; Moller, 1986; Woodin, 1986; Olafsson, 1989; Gunther, 1991; Woodin, 1991; Gunther, 1992; Gerasimova, Maximovich, 2013). Механизмы

этого явления точно не ясны. Из литературы известно, что отсутствие молодежи в поселениях *Bivalvia* могло быть вызвано непосредственно фильтрационной деятельностью взрослых организмов (Andre, Rosenberg, 1991; Gunther, 1992; Porri et al., 2008). Есть информация, что выделяемые взрослыми особями репелленты способны регулировать оседание (Hadfield, 1986). Существует достаточно много примеров, что массовое пополнение поселений *Bivalvia* наблюдалось на фоне существенной к этому моменту элиминации представителей прежде доминирующих поколений (Gerasimova, Maximovich, 2013). Для беломорских песчаных ракушек *Mya arenaria* описан крайний вариант развития конкурентных отношений взрослых и молодежи – развитие одного поселения (в осушенной зоне губы Лебяжья) на протяжении 12 лет как динамики одной популяции (1988 года). В пользу значимости внутривидовых отношений для успешного пополнения анализируемого поселения *Arctica islandica*, возможно, свидетельствует то обстоятельство, что молодые моллюски (с длиной раковины, не превышающей 20 мм) в значительном количестве оккупировали анализируемое местообитание только после существенного снижения численности прежде доминирующей размерной группы.

Таким образом, в течение 20 лет мы, по-видимому, изучали многолетнюю динамику преимущественно одной популяции *Arctica islandica* (в данном случае 1969 года), время жизни большинства представителей которой к 2005 году практически истекло. Соответственно, стабильность структуры поселения *Arctica islandica* на участке на глубинах 10-15 м в 1984-2003 годах не результат устойчивого воспроизводства ее показателей, а скорее отражение экологических свойств представителей данного вида на определенных этапах жизненного цикла: медленная скорость роста особей старше 10 лет и относительно низкий уровень смертности таких моллюсков. И действительно, среднегодовой уровень смертности особей популяции 1969 года в 1984-2003 годах составил всего 10 % в год. Для сравнения - для песчаных ракушек *Mya arenaria*, чей жизненный цикл в Белом море весьма велик - около 25 лет - среднегодовая скорость элиминации около 20 % (Gerasimova et al., 2015). Следует отметить, что по отношению ко всему жизненному циклу *Arctica islandica* указанный уровень элиминации может быть несколько занижен, поскольку с одной стороны мы не располагали информацией о скорости элиминации арктик на ранних этапах онтогенеза (например, в первые 10 лет жизни), а с другой – в анализ были вовлечены моллюски, уже явно вышедшие из под возможного пресса хищников. Однако данные об уровне элиминации *Arctica islandica* в атлантических популяциях вполне соответствовали нашему показателю (Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010).

В отношении ростовых показателей *Arctica islandica* в Белом море следует отметить, что по сравнению с другими районами распространения беломорские представители вида отличались наименьшими максимальными размерами и продолжительностью жизни – около 50 мм и около 50 лет соответственно (Кузнецов, 1960; Thompson et al., 1980; Murawski et al., 1982; NEFSC, 1995; Witbaard et al., 1999; Lewis et al., 2001; Zettler et al., 2001; Thorarinsdottir, Jacobson, 2005; Kilada et al., 2007; Strahl et al., 2007; Begum et al., 2010). Последнее могло быть обусловлено комплексным воздействием пониженной солености и сурового температурного режима в Белом море (почти пять месяцев в году температура воды ниже 0⁰С, амплитуда ее сезонных колебаний превышает 10⁰С), создающего для арктик наиболее стрессовую ситуацию (Brey et al., 1990; Begum et al., 2010; Strahl, 2011; Basova et al., 2017). Как уже было упомянуто в Главе «Обзор литературы», известно, что факторы окружающей среды могут влиять на скорость старения и продолжительность жизни у морских организмов. Влияние окружающей среды (в частности пониженной солености и ее резких сезонных изменений) проявляется посредством ускорения темпов клеточного старения в популяциях из более стрессовых условий. Для морских двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* опресненные условия в таких внутренних морях, как Западная Балтика и Белое море, создают достаточно сильный стресс, чтобы сократить продолжительность жизни. Вместо усиления физиологической защиты для подавления стресса и запуска «антивозрастной программы» в более динамичных условиях, двустворчатые моллюски корректируют историю жизни (рост, развитие и воспроизводство) для удовлетворения экологических требований в разных регионах. И действительно, как и Белом море, *Arctica islandica* из Балтийского моря отличались сравнительно непродолжительным жизненным циклом - около 40 лет (Basova et al., 2017).

Характеристики группового роста *Arctica islandica* в начале жизненного цикла (первые 4-5 лет) в Белом море были сравнимы аналогичными показателями вида в других акваториях, однако период относительно быстрого роста у беломорских арктик заканчивался на 10-15 лет раньше (**Рис. 40**). Среднегодовая скорость роста у особей размерами более 30 мм, по-видимому, менее 1 мм.

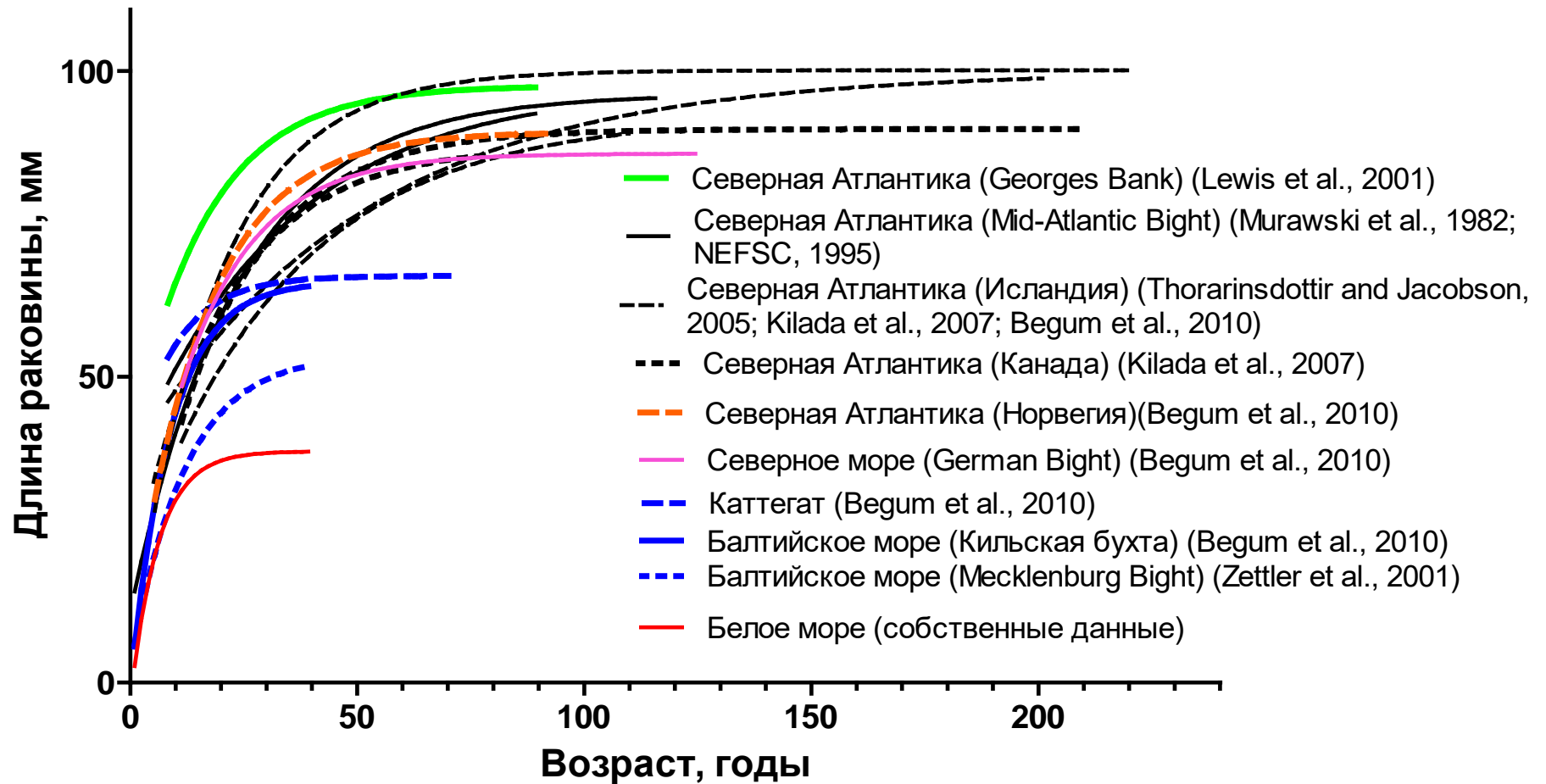


Рис. 40. Реконструкция онтогенетического роста *Arctica islandica* в разных частях их ареала. Эмпирические данные были аппроксимированы линейной модификацией уравнения Берталанфи.

ВЫВОДЫ

1. Как следствие многолетних перерывов в успешном пополнении поселений *Arctica islandica* в Белом море способны формировать практически моновозрастные скопления с относительно слабыми флуктуациями структуры на протяжении многих лет.

2. Многолетняя стабильность структуры таких поселений, по видимому, не результат устойчивого воспроизводства ее показателей, а отражение экологических свойств представителей данного вида на определенных этапах жизненного цикла: медленная скорость роста особей старше 10 лет и относительно низкий уровень смертности таких моллюсков. В частности отмечено:

А) Среднегодовая скорость роста у особей размерами более 30 мм менее 1 мм;

Б) Скорость смертности таких моллюсков в среднем около 10 % в год;

3. По сравнению с другими районами распространения беломорские *Arctica islandica* отличались наименьшими максимальными размерами и, вероятно, наименьшей продолжительностью жизни – около 50 мм и около 50 лет соответственно.

4. В целом особенности репродуктивного цикла *Arctica islandica* в Белом море оказались близки таковым в других районах распространения данного вида. В частности:

А) Моллюски в состоянии нереста обнаружены в основном со второй половины июля и до октября при температуре придонной воды 9-15⁰С.

Б) Отмечены межгодовые смещения нерестовой активности *Arctica islandica* как отражение межгодовых смещений гидрологических характеристик.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую признательность за чуткое руководство, помощью в процессе подготовки дипломной работы и предоставленные материалы моему научному руководителю – Александре Владимировне Герасимовой.

Благодарю: Олега Владимировича Зеленникова за оказанную помощь в гистологической обработке материала, сотрудников и студентов кафедры за помощь в сборе материала.

Крайняя признательность руководству Учебно-научной базы «Беломорская» за предоставленную возможность прохождения полевой практики и сбора материала для магистерской диссертации

Огромная благодарность сотрудникам Беломорской Биологической Станции Зоологического института РАН за предоставленные материалы по гидрологическому режиму Губы Чупа.

Литература

1. Алимов, А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Ленинград: Наука, 1981. 248 с.
2. Бабков, А.И. Изменчивость гидрологического режима губы Чупа Белого моря // Морфология, систематика и эволюция животных. Тезисы докладов, 1978. С. 44.
3. Бабков, А.И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Ленинград: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 3-17.
4. Бабков, А.И. О принципах выделения гидрологических сезонов (на примере губы Чупа Белого моря) // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Ленинград: Наука, 1985. С. 84-88. (Исследования фауны морей. Т. 31(39)).
5. Бабков, А.И., Голиков, А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Ленинград: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. 104 с.
6. Бабков, А.И., Прыгункова, Р.В. Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана, 1974. С. 99–100
7. Басова, Л.А. Продолжительность жизни *Arctica islandica* L. (Bivalvia): экологические аспекты // Материалы X научного семинара «Чтения памяти К.М.Дерюгина». Санкт-Петербург, 2008. С. 50-66.
8. Безруков, Н.Л., Лисицын, А.Н. Классификация осадков современных морских водоемов // Труды Института Океанологии АН СССР. 1960. Т.32. С. 2-13.
9. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования в 2 томах / Бергер, В.Я. ред. СПб., 1995. Часть I. 250 с. (Исследование фауны морей. Вып. 42 (50)).
10. Герасимова, А.В., Кузнецова, Е.К. О многолетней стабильности пространственного распределения макробентоса на участке верхней сублиторали в районе Керетского архипелага (Белое Море) // Материалы XXVIII Международной Конференции «Биологические ресурсы Белого Моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Сборник статей. Петрозаводск, 2009. С. 145-148.
11. 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 XI научной конференции Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. М.: Изд. «Гриф и К», 2008. С. 55-59.
12. Герасимова, А.В., Максимович, Н.В. Структура и продукционные характеристики поселения и биоценоза *Arctica islandica* в губе Чупа (Белое море) // Вестник Ленинградского университета. Серия 3. 1988. Вып. 2. № 10. С. 3-10.
 13. Герасимова, А.В., Максимович, Н.В. К экологии *Arctica islandica* L. и *Serripes groenlandicus* Brigiure Белого моря // Вестник Санкт-Петербургского Государственного Университета. Сер.3. 2001. Вып. 4. № 27. С. 87 - 91.
 14. Герасимова, А.В., Филиппова, Н.А., Кузнецова, Е.К. О соленостной устойчивости *Arctica islandica* L. (Mollusca, Bivalvia) в Белом море // X Научная Сессия Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного Университета. Тезисы докладов. СПб, 2009. С. 15-17.
 15. Голиков, А.Н., Скарлато, О.А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа // Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Л. 1977. С. 313-390. (Исследования фауны морей. Т. 14(22)).
 16. Григорьева, А.С., Герасимова, А.В., Флячинская, Л.П., Диамант, А.А., Максимович, Н.В. Репродуктивная экология двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* L. в Белом море // XIII Всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря». Сборник материалов / Пугачев, О.Н., ред. Санкт-Петербург, 2017. 50-53.
 17. Гуревич, В.И. Методические рекомендации по гранулометрическому классифицированию осадков. Л.: Наука, 1986. 18 с.
 18. Диамант, А.А. Репродуктивная экология двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* L. в Белом море: Магистерская диссертация. Санкт-Петербург, 2012. 89 с.
 19. Добровольский, А.Д., Залогин, Б.С. Моря СССР. Москва: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
 20. Исаченко, А.И. Структура поселения морского двустворчатого моллюска *Arctica islandica* (Linnaeus, 1967) в пространстве и времени: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2013. 21 с.
 21. Кауфман, З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука, 1977. 265 с.
 22. Кузнецов, В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.

23. Луканин, В.В. Сезонные и многолетние изменения размерной структуры мидиевых популяций в Белом море // Вид в ареале: биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск 1990. С. 189-193.
24. Луканин, В.В., Наумов, А.Д., Федяков, В.В. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. 1986. С. 50-63.
25. Луканин, В.В., Наумов, А.Д., Федяков, В.В. Поселения мидий: постоянное непостоянство // Природа. 1990. №11. С. 56-62.
26. Максимович, Н.В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского университета. Серия 3. 1989. Вып. 4. № 24. С. 18-25.
27. Марфенин, Н.Н., Белорусцева, С.А. Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря. Путеводитель по фауне массовых видов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 312 с.
28. Методы изучения двустворчатых моллюсков / Методы... ed. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. 208 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219).
29. Моллюски Белого моря / Моллюски.... ed. Л.: Наука, 1987. 328 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. Т. 151).
30. Наумов, А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2006. 367 с.
31. Наумов, А.Д., Луканин, В.В., Ошурков, В.В., Федяков, В.В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Тезисы докладов. Ленинград: Наука, 1982. С. 65-66.
32. Петелин, В.П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М.: Наука, 1967. 128 с.
33. Примаков, И.М. Гидрологический режим и первичная продукция в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря // Материалы VI научного семинара «Чтения памяти К.М.Дерюгина». Санкт-Петербург, 2004. С. 52-60.
34. Садыхова, И.А. Изменение численности и размерного состава популяции *Mya arenaria* L. в Белом море // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Материалы 1 координационного совещания. Л., 1982. С. 73-74.

35. Филиппов, А.А., Филиппова, Н.А. Зависимость соленостной толерантности от условий акклимации и определение потенциальной соленостной толерантности водных беспозвоночных // Вестник СПбГУ, Сер.3. 2006. Вып. 4. С. 25-32.
36. Шкляревич, Г.А., Щербакова, И.Б. Многолетние изменения поселений *Mya arenaria* на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции. Петрозаводск, 2004. С. 327-332.
37. Abbott, R.T. American Seashell: Van Nostrand, 1954. 541 p.
38. Abele, D., Puntarulo, S. Formation of reactive species and induction of antioxidant defence systems in polar and temperate marine invertebrates and fish // Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2004. Vol. 138. N 4. P. 405-415.
39. Abele, D., Strahl, J., Brey, T., Philipp, E.E.R. Imperceptible senescence: Ageing in the ocean quahog *Arctica islandica* // Free Radical Research. 2008. 42. 5. 474-480.
40. Allen, K.R. Relation between production and biomass // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1971. 28. P. 1537-1581.
41. Andre, C., Rosenberg, R. Adult larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* // Marine Ecology Progress Series. 1991. Vol. 71. P. 227-234.
42. Armonies, W. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography // Journal of Sea Research. 1996. Vol. 35. No 4. P. 323-334.
43. Armonies, W., Hellwig-Armonies, M. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles // Netherlands Journal of Sea Research. 1992. Vol. 29. No 4. P. 371-378.
44. Basova, L., Strahl, J., Philipp, E.E.R., Brey, T., Sukhotin, A., Abele, D. Lipofuscin accumulation in tissues of *Arctica islandica* indicates faster ageing in populations from brackish environments // Marine Biology. 2017. Vol. 164. N 4. 11 p.
45. Beal, B.F., Kraus, M.G. Effects of intraspecific density on the growth of *Arctica islandica* Linné inside field enclosures located in eastern Maine, USA // Journal of Shellfish Research. 1989. Vol. 8. P. 462.
46. Begum, S., Basova, L., Heilmayer, O., Philipp, E.E.R., Abele, D., Brey, T. Growth and Energy Budget Models of the Bivalve *Arctica islandica* at Six Different Sites in the Northeast Atlantic Realm // Journal of Shellfish Research. 2010. Vol. 29. N 1. P. 107-115.

47. Berger, V., Dahle, S., Galaktionov, K., Kosobokova, X., Naumov, A., Rat'kova, T., Savinov, V., T., S. White Sea. Ecology and Environment. St-Petersburg-Tromso, 2001. 157 p.
48. Berger, V.J., Naumov, A.D., Usov, N.V., Zubaha, M.A., Smolyar, I., Tatusko, R., Levitus, S. 36-Years Time-Series (1963-1998) of Zooplankton, Temperature and Salinity in the White Sea: St.Petersburg-Silver Spring, 2003. 362 p.
49. Bergman, M.J.N., Fonds, M., Hup, M., Lewis, W., Puyl, P., van der , Stam, A., Uyl, D., den. Direct effect of beam trawl fishing on benthic fauna in the North Sea—a pilot study // Effect of beamtrawl fishery on the bottom fauna of the North Sea. 1990. P. 33-57. (BEON-rapport. 8).
50. Beukema, J., Honkoop, P., Dekker, R. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation // Hydrobiologia. 1998. Vol. 375/376. P. 23-34.
51. Beukema, J.J. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea // Netherlands Journal of Sea Research. 1982. Vol. 16. P. 37-45.
52. Beukema, J.J., Dekker, R. 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. 2005. Vol. 287. P. 149-167.
53. Beukema, J.J., Dekker, R., Essink, K., Michaelis, H. Synchronized reproductive success in the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences // Marine Ecology Progress Series. 2001. Vol. 211. P.143-155.
54. Beukema, J.J., Vlas, J., de. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea // Marine Ecology Progress Series. 1989. Vol. 52. No 2. P. 193-200.
55. Bodnar, A.G. Marine invertebrates as models for aging research // Experimental Gerontology. 2009. Vol. 44. N 8. P. 477-484.
56. Bowen, J., Hunt, H. Settlement and Recruitment Patterns of the Soft-Shell Clam, *Mya arenaria*, on the Northern Shore of the Bay of Fundy, Canada // Estuaries and Coasts. 2009. Vol. 32. No 4. P. 758-772.
57. Brey, T. Growth Performance and Mortality in Aquatic Macrobenthic Invertebrates // Advances in Marine Biology / Southward, A.J., Tyler, P.A., Young, C.M., ed. Vol. 35.: Academic Press, 1999. P. 153-223.
58. Brey, T., Arntz, W.E., Pauly, D., Rumohr, H. *Arctica (Cyprina) islandica* in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1990. Vol. 136. N 3. P. 217-235.

59. Brousseau, D.J., Baglivo, J.A. Sensitivity of the population growth rate to changes in single life history parameters: its application to *Mya arenaria* (Mollusca: Pelecypoda) // Fishery Bulletin. 1984. Vol. 82. No 3. P. 537-540.
60. Brousseau, D.J., Baglivo, J.A. Life tables for two field populations of soft-shall clam, *Mya arenaria*, (Mollusca: Pelecypoda) from Long Island Sound // Fishery Bulletin. 1988. Vol. 86. P. 567-579.
61. Butler, P.G., Wanamaker, A.D., Scourse, J.D., Richardson, C.A., Reynolds, D.J. Variability of marine climate on the North Icelandic Shelf in a 1357-year proxy archive based on growth increments in the bivalve *Arctica islandica* // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2013. 373. 141-151.
62. Butman, C.A. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamic processes // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 1987. Vol. 25. P. 113-165.
63. Cargnelli, L.M., Griesbach, S.J., Packer, D.B., Weissberger, E. Ocean Quahog, *Arctica islandica*, Life History and Habitat Characteristics, 1999. 12 p. (NOAA Technical Memorandum NMFS-NE Series. Vol. 148).
64. Commito, J.A. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA // Marine Biology. 1982. Vol. 69. No 2. P. 187-193.
65. Dahlgren, T.G., Weinberg, J.R., Halanych, K.M. Phylogeography of the ocean quahog (*Arctica islandica*): influences of paleoclimate on genetic diversity and species range // Marine Biology. 2000. 137. 3. 487-495.
66. Eiriksson, H. Stock assessment and fishing of ocean quahog (*Arctica islandica*) in Breidafjörður, Faxaflói and off south-eastern Iceland // Mgrir. 1988. Vol. 2. P. 58-68.
67. Epplé, V.M., Brey, T., Witbaard, R., Kuhnert, H., Pätzold, J. Sclerochronological records of *Arctica islandica* from the inner German Bight // Holocene. 2006. 16. 5. 763-769.
68. Flach, E.C. 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. 2003. Vol. 49. No 1. P. 59-67.
69. Fleming, J.E., Leon, H.A., Miquel, J. Effects of ethidium bromide on development and aging of *Drosophila*: Implications for the free radical theory of aging // Experimental Gerontology. 1981. Vol. 16. N 3. P. 287-293.
70. Fogarty, M.J. Distribution and relative abundance of the ocean quahog *Arctica islandica* in Rhode-Island Sound and off Marthas Vineyard Massachusetts USA // Journal of Shellfish Research. 1981. Vol. 1. N 1. P. 33-40.

71. Forbes, E., Hanley, S. A history of British Mollusca and their shells // 1853. Vol. 1-4.
72. Forster, G.R. A note on the growth of *Arctica islandica* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1981. Vol. 61. P.817.
73. Garcia, E.G., Thorarinsdottir, G.G., Ragnarsson, S.A. Settlement of bivalve spat on artificial collectors in Eyjafjordur, North Iceland // Hydrobiologia. 2003. Vol. 503. No 1. P. 131-141.
74. Gerasimova, A., Maximovich, N. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. 2013. Vol. 706. No 1. P. 119-137.
75. Gerasimova, A., Maximovich, N., Filippova, N. Cohort life tables for a population of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in the White Sea // Helgoland Marine Research. 2015. Vol. 69. N 2. P. 141-158.
76. Glude, J.B. The Effects of Temperature and Predators on the Abundance of the Soft-Shell Clam, *Mya arenaria*, in New England // Transactions of the American Fisheries Society. 1955. Vol. 84. No 1. P. 13 - 26.
77. Griffiths, R.J. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1981. Vol. 12. No 1. P. 101-118.
78. Gunther, C.-P. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea // Marine Ecology Progress Series. 1991. Vol. 76. No 1. P. 73-79.
79. Gunther, C.-P. Dispersal of intertidal invertebrates: A strategy to react to disturbance of different scales? // Netherlands Journal of Sea Research. 1992. Vol. 30. P. 45-56.
80. Gunther, C.-P., Fedyakov, V. Seasonal changes in the bivalve larval plankton of the White Sea // Marine Biodiversity. 2000. Vol. 30. N 3. P. 141-151.
81. Hadfield, M.G. Settlement and recruitment of marine invertebrates: a perspective and some proposals // Bulletin of Marine Science. 1986. Vol. 39. P. 418-425.
82. Harding, J.M., King, S.E., Powell, E.N., Mann, R. Decadal Trends in Age Structure and Recruitment Patterns of Ocean Quahogs *Arctica islandica* from the Mid-atlantic Bight in Relation to Water Temperature // Journal of Shellfish Research. 2008. Vol. 27. N 4. P. 667-690.
83. Harman, M.D. Aging: A Theory Based on Free Radical and Radiation Chemistry // 1956. Vol.11 P. 298–300.
84. Hetwaterleven. 2018.[Электронный ресурс]. URL: <http://aphrodite.hetwaterleven.com> (дата обращения: 05.04.2018).

85. Honkoop, P.J.C., van der Meer, J., Beukema, J.J., Kwast, D. Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? // Marine Ecology Progress Series. 1998. Vol. 164. P. 229-235.
86. John Gibson Rae, I. Reproduction in Two Sympatric Species of *Macoma* (Bivalvia) // Biological Bulletin. 1978. Vol. 155. No 1. P. 207-219.
87. Josefson, A., Jensen, J., Nielsen, T., Rasmussen, B. Growth parameters of a benthic suspension feeder along a depth gradient across the pycnocline in the southern Kattegat, Denmark // 1995. Vol. 125. P. 107-115.
88. Josefson, A.B. Regulation of population size, growth, and production of a deposit-feeding bivalve: A long-term field study of three deep-water populations off the Swedish west coast // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1982. Vol. 59. No 2-3. P. 125-150.
89. Kennish, M., Lutz, R., Dobarro, J., Fritz, L. In-situ growth rates of the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) in the Middle Atlantic Bight // Journal of Shellfish Research. 1994. Vol. 13. P. 473-478.
90. Kennish, M.J., Lutz, R.A. Assessment of the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) in the New Jersey fishery // Journal of Shellfish Research. 1995. Vol. 14. N 1. P. 45-52.
91. Kilada, R.W., Campana, S.E., Roddick, D. Validated age, growth, and mortality estimates of the ocean quahog (*Arctica islandica*) in the western Atlantic // ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil. 2007. Vol. 64. No 1. P. 31-38.
92. Kraus, M.G., Beal, B.F., Chapman, S.R., McMartin, L. A comparison of growth rates in *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) between field and laboratory populations // Journal of Shellfish Research (J. Shellfish Res.). 1992. Vol. 11. P. 289-294.
93. Landers, W.S. Early development in the ocean quahog, *Arctica islandica* (L.) // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1972. Vol. 63. P. 3.
94. Landers, W.S. Reproduction and early development of the Ocean Quahog, *Arctica islandica*, in the laboratory // Nautilus. 1976. Vol. 90. P. 88-92.
95. LeBlanc, S., Miron, G. Benthic-pelagic distribution of early stages of softshell clams (*Mya arenaria*) in tidally contrasted regimes // Canadian Journal of Zoology. 2006. Vol. 84. No 3. P. 459-472.
96. Lewis, C.V.W., Weinberg, J.R., Davis, C.S. Population structure and recruitment of the bivalve *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) on Georges Bank from 1980-1999 // Journal of Shellfish Research (J. Shellfish Res.). 2001. Vol. 20. N 3. P. 1135-1144.

97. Loosanoff, V.L. Reproductive Cycle in *Cyprina Islandica* // Biological Bulletin. 1953. Vol. 104. N 2. P. 146-155.
98. Lutz, R.A., Goodsell, J.G., Mann, R., Castagna, M. Experimental culture of the ocean quahog, *Arctica islandica* // J. World Maricult. 1981. Vol. 12. N 1. P. 196-205.
99. Lutz, R.A., Mann, R., Goodsell, J.G., Castagna, M. Larval and early post-larval development of *Arctica islandica* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1982. Vol. 62. N 1. P. 745-769.
100. Madsen, F.J. Marine Bivalvia // The Zoology of Iceland. 1949. Vol. 4, Part 63. P. 1–116.
101. Mann, R. The seasonal cycle of gonadal development in *Arctica islandica* from the Southern New England shelf // Fishery Bulletin. 1982. Vol. 80. P. 315-326.
102. Mann, R. Seasonal changes in the depth distribution of bivalve larvae on the southern New England shelf // Journal of Shellfish Research. 1985. Vol. 5. P. 57–64.
103. Mann, R., Wolf, C.C. Swimming behaviour of larvae of the ocean quahog *Arctica islandica* in response to pressure and temperature // Marine Ecology Progress Series. 1983. Vol. 13. N 2-3. P. 211-218.
104. Medcof, J.C., Caddy, J.F. Underwater observations on performance of clam dredges of three types // Vol. 3. 1971. P. 68.
105. Merrill, A.S., Ropes, J.W. The general distribution of the surf clam and ocean quahog // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1969. Vol.59. P. 40-45.
106. Moller, P. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas // Marine Ecology Progress Series. 1986. Vol. 30. P. 33-47.
107. Moller, P., Rosenberg, K. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine waters, Western Sweden // Ophelia. 1983. Vol. 22. No 1. P. 33-35.
108. Murawski, S.A., Ropes, J.W., Serchuk, F.M. Growth of the ocean quahog, *Arctica islandica*, in the Middle Atlantic Bight // Fishery Bulletin. 1982. Vol. 80. P. 21-34.
109. Murawski, S.A., Serchuk, F.M. Mechanized shellfish harvesting and its management: the offshore clam fishery of the eastern United States // *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management* / Caddy, J.F., ed. New York 1989. P. 479-506.
110. Muus, K. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund // Ophelia. 1973. Vol. 12. No 1-2. P. 79-116.
111. NEFSC. Report of the 19th Northeast Regional Stock Assessment Workshop (19th SAW): Stock Assessment Review Committee (SARC) consensus summary of assessments. Woods Hole, MA: NOAA/National Marine Fisheries Service, 1995. 221 p. (Northeast Fish Sci Cent Ref Doc. 95-08).

112. Nicol, D. Recent species of the veneroid pelecypod *Arctica* // Journal of the Washington Academy of Science. 1951. Vol. 41. P. 102–106.
113. Oertzen, J.A. Cycles and rates of reproduction of six bivalves of different zoogeographical origin // Marine Biology. 1972. Vol. 14. P. 143-149.
114. Oeschger, R. Long-term anaerobiosis in sublittoral marine invertebrates from the Western Baltic Sea: *Halicryptus spinulosus* (Priapulida), *Astarte borealis* and *Arctica islandica* (Bivalvia) // Marine Ecology Progress Series. 1990. Vol. 59. P. 133-143.
115. Oeschger, R., Storey, K.B. Impact of anoxia and hydrogen sulphide on the metabolism of *Arctica islandica* L. (Bivalvia) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1993. Vol. 170. N 2. P. 213-226.
116. Olafsson, E.B. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment // Marine Ecology Progress Series. 1989. Vol. 55. No 2. P. 171-179.
117. Porri, F., Jordaan, T., McQuaid, C.D. Does cannibalism of larvae by adults affect settlement and connectivity of mussel populations? // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2008. Vol. 79. N 4. P. 687-693.
118. Powell, E.N., Mann, R. Evidence of recent recruitment in the ocean quahog *Arctica islandica* in the Mid-Atlantic Bight // Journal of Shellfish Research. 2005. Vol. 24. P. 517–530.
119. Ragnarsson, S.A., Thorarinsdottir, G.G. Abundance of ocean quahog, *Arctica islandica*, assessed by underwater photography and hydraulic dredge // Journal of Shellfish Research. 2002. Vol. 21. N 2. P. 673-676.
120. Rees, E.I.S., Nicholaidou, A., Laskaridou, P. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations // Biology of benthic marine organisms: 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, 5-11 October, 1976 / Keegan, B.F., Ceidigh, P.O., Boaden, P.J.S., ed. New York: Pergamon Press, 1977. P. 465-474.
121. Rees, H.L., Dare, P.T. Sources of mortality and associated life-cycle traits of selected benthic species: a review // 1993. Vol. 33.
122. Riddle, D.L., Albert, P.S. Genetic and environmental regulation of dauer larva development, in *C. elegans* II // *C. elegans* II / Riddle, D.L., Blumenthal, B.J., ed. 1997.
123. Ridgway, I., Richardson, C. *Arctica islandica*: the longest lived non colonial animal known to science // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2010. P. 1-14.
124. Roddick, D. Assessment of the Ocean Quahog (*Arctica islandica*) Stock in Southwest New Brunswick, 2013. 33 p. (DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012.

125. Ropes, J.W. Reproductive cycle of the surf clam, *Spisula solidissima*, in offshore New Jersey // Biological Bulletin. 1968. Vol. 135. P. 349-365.
126. Ropes, J.W. Procedures for preparing acetate peels and evidence validating the annual periodicity of growth lines formed in the shells of ocean quahogs, *Arctica islandica* // Marine Fisheries Review. 1984. Vol. 46. N 2. P. 27-35.
127. Ropes, J.W., Murawski, S.A. Maximum shell length and longevity in ocean quahogs, *Arctica islandica* Linne // Shellfish Committee ICES C.M. 1983. K:32. 8 p.
128. Rowell, T.W., Chaisson, D.R., McLane, J.T. Size and age of sexual maturity and annual gametogenic cycle in the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), from coastal waters in Nova Scotia, Canada // Journal of Shellfish Research. 1990. Vol. 9. P. 195-203.
129. Rumohr, H., Krost, P. Experimental evidence of damage to benthos by bottom trawling with special reference to *Arctica islandica* // Meeresforschung. 1991. Vol. 33. N 4. P. 340-345.
130. Saleuddin, A.S.M. Observations on the habit and functional anatomy of *Cyprina islandica* (L.) // Journal of Molluscan Studies. 1964. Vol. 36. N 3. P. 149-162.
131. Schafer, W. Ecology and Palaeoecology of marine environments. Chicago: University of Chicago Press, 1972. 568 p.
132. Schone, B.R., Houk, S.D., Castro, A., D. Freyre, Fiebig, J., Oschmann, W., Kroncke, I., Dreyer, W., Gosselck, F. Daily Growth Rates in Shells of *Arctica islandica*: Assessing Sub-Seasonal Environmental Controls on a Long-Lived Bivalve Mollusk // PALAIOS. 2005. Vol. 20. No 1. P. 78-92.
133. SeaLifeBase. 2018.[Электронный ресурс]. URL: <http://www.sealifebase.org/summary/Arctica-islandica.html> (дата обращения: 10.05.2018).
134. Segerstrale, S.G. 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. Helsingfors, 1960. 72 p. (Societas Scientiarum Fennicae Commentationes Biologicae. Vol. 23, No 2).
135. Serchuk, F.M., Murawski, S.A., Ropes, J.W. Ocean quahog *Arctica islandica* // Fish distribution / Grosslein, M.D., Azarovitz, T.R., ed. 1982. P. 144-146.
136. Steingrimsson, S.A., Thorarinsdottir, G.G. Age structure, growth and size at sexual maturity in ocean quahog, *Arctica islandica* L. (Mollusca Bivalvia), off NW-Iceland // ICES Document, 1995. 17 pp.
137. Stott, K.J., Austin, W.E.N., Sayer, M.D.J., Weidman, C.R., Cage, A.G., Wilson, R.J.S. The potential of *Arctica islandica* growth records to reconstruct coastal climate in north west

- Scotland, UK: Climate Variability of the British Isles and Adjoining Seas // Quaternary Science Reviews. 2010. Vol. 29. No 13–14. P. 1602-1613.
138. Strahl, J. Life strategies in the long-lived bivalve *Arctica islandica* on a latitudinal climate gradient – Environmental constraints and evolutionary adaptations: Ph.D.Thesis. Bremen, 2011. 213 p.
139. Strahl, J., Brey, T., Philipp, E.E., Thorarinsdottir, G., Fischer, N., Wessels, W., Abele, D. Physiological responses to self-induced burrowing and metabolic rate depression in the ocean quahog *Arctica islandica* // J Exp Biol. 2011a. 214. Pt 24. 4223-33.
140. Strahl, J., Dringen, R., Schmidt, M.M., Hardenberg, S., Abele, D. Metabolic and physiological responses in tissues of the long-lived bivalve *Arctica islandica* to oxygen deficiency // Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. 2011b. 158. 4. 513-9.
141. Strahl, J., Philipp, E., Brey, T., Broeg, K., Abele, D. Physiological aging in the Icelandic population of the ocean quahog *Arctica islandica* // Aquatic biology. 2007. Vol. 1. P. 77-83.
142. Strasser, M., Dekker, R., Essink, K., Gunther, C.-P., Jaklin, S., Kroncke, I., Madsen, P.B., Michaelis, H., Vedel, G. How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? // Journal of Sea Research. 2003. Vol. 49. No 1. P. 47-57.
143. Taylor, A.C. Burrowing behavior and anaerobiosis in the bivalve *Arctica islandica* (L.) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1976. Vol. 56. P. 95–109.
144. Thompson, I., Jones, D.S., Dreibelbis, D. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca: Bivalvia) // Marine Biology. 1980. Vol. 57. No 1. P. 25-34.
145. Thorarinsdottir, G.G. Annual gametogenic cycle in ocean quahog, *Arctica islandica* from north-western Iceland // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2000. Vol. 80. P. 661-666.
146. Thorarinsdottir, G.G., Einarsson, S.T. Distribution, abundance, population structure and meat yield of the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) in Icelandic waters // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1996. Vol. 76. P. 1107-1114.
147. Thorarinsdottir, G.G., Jacobson, L.D. Fishery biology and biological reference points for management of ocean quahogs (*Arctica islandica*) off Iceland // Fisheries Research. 2005. Vol. 75. No 1-3. P. 97-106.

148. Thorarinsdottir, G.G., Steingrímsson, S.A. Size and age at sexual maturity and sex ratio in ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), off northwest Iceland // Journal of Shellfish Research. 2000. Vol. 19. N 2. P. 943-947.
149. Tschischka, K., Abele, D., Portner, H.O. Mitochondrial oxyconformity and cold adaptation in the polychaete *Nereis pelagica* and the bivalve *Arctica islandica* from the Baltic and White Seas // J Exp Biol. 2000. 203. Pt 21. P. 3355-3368.
150. Wanamaker, A., Kreutz, K., Schone, B., Maasch, K., Pershing, A., Borns, H., Introne, D., Feindel, S. A late Holocene paleo-productivity record in the western Gulf of Maine, USA, inferred from growth histories of the long-lived ocean quahog (*Arctica islandica*) // International Journal of Earth Sciences. 2009. Vol. 98. No 1. P. 19-29.
151. Wanamaker, A.D., Heinemeier, J., Scourse, J.D., Richardson, C.A., Butler, P.G., Eiriksson, J., Knudsen, K.L. Very long-lived molluscs confirm 17th century AD tephra-based radiocarbon reservoir ages for north Icelandic shelf waters // RADIOCARBON. 2008. Vol. 50. No 3. P. 399-412.
152. Weigelt, M. Short- and long-term changes in the benthic community of the deeper parts of Kiel Bay (Western Baltic) due to oxygen depletion and eutrophication // Meeresforschung. 1991. Vol. 33. N 2-3. P. 197-224.
153. Weinberg, J.R. Ocean quahog // Status of the fishery resources off the northeastern United States for 1994. Conservation and Utilization Division, Northeast Fisheries Science Center eds. 1995. P. 121-122. (NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-108).
154. Weinberg, J.R. Ocean quahog // Status of the fishery resources off the northeastern United States for 1998 / Clark, S.H., ed. 1998. P. 128-130. (NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-115).
155. Williams, J.G. The influence of adults on the settlement of spat of the clam, *Tapes japonica* // Journal of Marine Research. 1980. Vol. 38. No 4. P. 729-741.
156. Winter, J.E. Über den Einfluss der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* // Marine Biology. 1969. Vol. 4. N 2. P. 87-135.
157. Winter, J.E. Filter feeding and utilization in *Arctica islandica* and *Modiolus modiolus* at different food concentrations // 1970. P. 196-206.
158. Witbaard, R. Growth variations in *Arctica islandica* L. (Mollusca): a reflection of hydrography-related food supply // ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil. 1996. Vol. 53. No 6. P. 981-987.

159. Witbaard, R., Bergman, M.J.N. The distribution and population structure of the bivalve *Arctica islandica* L. in the North Sea: what possible factors are involved? // Journal of Sea Research. 2003. Vol. 50. N 1. P. 11-25.
160. Witbaard, R., Duineveld, G.C.A., Wilde, P., de. Geographical differences in growth rates of *Arctica islandica* (Mollusca; Bivalvia) from the North Sea and adjacent waters // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1999. Vol. 79. P. 907-915.
161. Witbaard, R., Franken, R., Visser, B. Growth of juvenile *Arctica islandica* under experimental conditions // Helgoland Marine Research. 1997. Vol. 51. No 4. P. 417-431.
162. Witbaard, R., Klein, R. Long-term trends on the effects of the southern North Sea beamtrawl fishery on the bivalve mollusc *Arctica islandica* L. (Mollusca, bivalvia) // ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil. 1994. Vol. 51. No 1. P. 99-105.
163. Woodin, S.A. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance // Journal of Marine Research. 1976. Vol. 34. No 1. P. 25-41.
164. Woodin, S.A. Settlement of infauna: larval choice? // Bulletin of Marine Science. 1986. Vol. 39. No 2. P. 401-407.
165. Woodin, S.A. Recruitment of Infauna: Positive or Negative Cues? // American Zoologist. 1991. Vol. 31. No 6. P. 797-807.
166. Zettler, M.L., Bonsch, R., Gosselck, F. Distribution, abundance and some population characteristics of the ocean quahog, *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767), in the Mecklenburg Bight (Baltic Sea) // Journal of Shellfish Research. 2001. Vol. 20. No 1. P. 161-169.