

На правах рукописи

НАУМОВ
Андрей Донатович

**PORTLANDIA ARCTICA (GRAY) КАК ВЕДУЩАЯ ФОРМА
АРКТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНИЗМОВ
В БЕЛОМ МОРЕ**

03.00.08 — ЗООЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ЛЕНИНГРАД
1976

Работа выполнена в Зоологическом институте АН СССР.

Научный руководитель —
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник В. В. ХЛЕБОВИЧ

Официальные аппоненты:
профессор, доктор биологических наук З. А. ФИЛАТОВА,
старший научный сотрудник, доктор биологических наук
Я. И. СТАРОБОГАТОВ

Ведущее учреждение: кафедра ихтиологии и гидробиологии Биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова.

Защита диссертации состоится «—»———— 1976 г. в _____ часов
на заседании Ученого совета Зоологического института АН СССР (Ленин-
град, Университетская наб., 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического
института АН СССР.

Автореферат разослан «—»———— 1976 г.

Ученый секретарь Зоологического института АН СССР
В. Н. НИКОЛЬСКАЯ

ВВЕДЕНИЕ

Portlandia arctica (Gray, 1824) — один из самых обычных высокоарктических моллюсков. Этот вид распространен почти по всему шельфу арктических морей, зачастую он доминирует в донных биоценозах. Портландии в большом количестве встречаются в ископаемом состоянии. Неудивительно, что этому моллюску посвящена обширная литература. Исключительная важность портландии как ведущей формы донных сообществ и как руководящего ископаемого привела к тому, что она изучается и биологами и геологами.

Казалось бы, этот вид должен быть всесторонне хорошо изучен. Тем не менее, несмотря на обилие литературы, в экологии, морфологии и внутривидовой систематике *P. arctica* остается еще много неясного. Это относится в частности и к беломорским портландиям. Одни авторы (Мосевич, 1928; Гурьянова, 1948) считают, что в Белом море имеется два варьетета *P. arctica*, обладающих разной экологией и хорошо различающихся морфологически, другие (Книпович, 1906; Зенкевич, 1963) не придерживаются этого мнения. Между тем выяснение внутривидовой систематики беломорских *P. arctica* имеет принципиальное значение, так как от этого зависит ответ на многие вопросы четвертичной истории Белого моря, Северо-Запада Европы и, в какой-то степени, всей Арктики.

Таким образом, основной задачей настоящей работы явилось изучение экологических условий, в которых встречается портландия в Белом море, выяснение вопроса о двух ее варьететах и на основании полученных результатов — попытка проанализировать историю Белого моря.

Г Л А В А I

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили гидробиологические сборы автора в Кандалакшском заливе Белого моря 1973-1975 гг., результаты экспериментов, поставленных в 1973 и 1974 гг. и коллекции, хранящиеся в фондах Зоологического института АН СССР.

Материал для гидробиологических исследований собирался по стандартной схеме (траление, четыре дночерпательные пробы, измерение температуры воды на различных горизонтах и две пробы воды на соленость - придонная и поверхностная).

Для морфометрического анализа раковины портландии было использовано 1692 экземпляра. Из них 1038 экземпляры из сборов автора, 409 из сборов Е.А.Нинбурга (Белое море), 235 экз. из коллекционных фондов ЗИН АН СССР (моря Карское и Лаптевых).

Для опытов использовано 7100 экз. портландий.

Была разработана методика содержания *P. arctica* в лаборатории и проведены этологические наблюдения в аквариумах. Все данные измерений и опытов подвергались статистической обработке.

Г Л А В А II

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ *PORTLANDIA ARCTICA* В БЕЛОМ МОРЕ

Так как предполагаемые варьеты *P. arctica* обитают один в центральной части моря - Бассейне, а другой - в мелководных губах, то для исследования были избраны пролив Глубокая салма, которая, по своим условиям приближается к Бассейну, и небольшая мелководная губа Дов. Кроме того несколько станций было взято на границе Кандалакшского залива и Бассейна для того чтобы полу-

чить материал из самых глубоких частей моря.

Несмотря на то, что формально Бассейн и Кандалакский залив принадлежат к разным частям моря, фаунистически и геоморфологически они представляют собой одно целое (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948). Глубины Бассейна достигают 300 м. Слои воды глубже 100 м имеют температуру -1.4° и соленость около 30‰ в течение круглого года. Весь желоб заселен однообразной фауной преимущественно арктического происхождения.

Пролив Глубокая сама находится в Керетском архипелаге Кандалакского залива. Гидрологический режим ее сходен с режимом Бассейна. Глубина - 180 м, грунт - такой же, как и в Бассейне - ил и ил с коричневым ил.

Губа Лов расположена на Кандалакском берегу Белого моря. Протяженность губы - 9 км, площадь - около 8 км². В губу впадает речка со стоком 3.5 м³/сек. Губа имеет две котловины, разделенные мелководным порогом, и носит характер котла. Глубина входной котловины до 40 м, кутовой - до 20 м. Грунт в котловинах - ил. Поверхностные слои воды прогреваются и опреснены, глубинные имеют температуру, близкую к 0° и соленость около 29‰.

В губе Лов было обнаружено около 100 видов беспозвоночных вместе с литоральными и пелагическими. Сравнение списков видов, полученных в результате обработки гидробиологических сборов, показывает, что фауна глубоких частей обеих котловин губы Лов представляет собой обедненную фауну глубин Бассейна. Среднее число видов на станцию в Бассейне - 5.25, во входной котловине губы Лов - 4.38, в кутовой - 3.75. Таким образом фауна входной котловины качественно разнообразнее таковой кутовой практически настолько же, насколько фауна Бассейна разнообразнее фауны входной котловины.

Воды губы Лов могут быть разделены на два горизонта - верхний, прогреваемый и опресненный и нижний - холодный и осолоненный. Граница между этими горизонтами в кустовой котловине приходится на глубину 10 м, а во входной - на 20 м.

Количество видов зообентоса сублиторали распределено между верхним и нижним горизонтами приблизительно поровну. Так в кустовой котловине - в верхнем горизонте - 45% видов, в нижнем 50%; 5% видов не приурочены ни к одному из горизонтов. Распределение видов с разной зоогеографической характеристикой по горизонтам приведено в таблице I.

Ведущей формой как на глубинах Бассейна, так и обеих котловин губы Лов является *P. arctica*. Ее биомасса превышает биомассу всех остальных моллюсков вместе взятых почти в пять раз. Сравнение биомассы и плотности поселения этого моллюска в названных местах с помощью t -критерия Стьюдента не обнаруживает достоверных различий. Биоценоз глубин Бассейна и обеих котловин губы Лов можно назвать биоценозом *P. arctica*. В губе этот биоценоз несколько обеднен по сравнению с Бассейном. Биоценоз *P. arctica* в Бассейне начинается с глубин около 120 м, в губе Лов он поднят на не свойственную ему глубину. Подобное явление наблюдается и в других беломорских ковшевых и лагунных губах - в Долгой (Книпович, 1893; Ливанов, 1911 и др.) и в Бабьем море (Гурвич, 1934 и др.). Поднятие глубоководной фауны в мелководные губы наблюдается не только в Белом море, но и в ряде других морских Бассейнов (Gislén, 1930; Thorson, 1934; Милославская, 1964 и др.). Очевидно, что поднятие глубоководной холодолюбивой фауны объясняется своеобразием гидрологического режима мелководных губ. Это привело к необходимости сравнения гидрологии губы Лов

Таблица I

Количественное распределение видов с разной зоогеографической характеристикой, встречающихся на различных горизонтах сублиторали кутовой котловины губы Лов.

Виды	Горизонты	Зоогеографическая характеристика	Обнаружено		
			только на данном горизонте в %	преимущественно на данном горизонте в %	всего на данном горизонте в %
Стенобатные	верхний	A + BA	46	46	46
		AB	30	24	27
		B	24	24	23
		III	0	6	4
	нижний	A + BA	83	81	82
		AB	17	13	15
		B	0	0	0
		III	0	6	3
	эврибатные	A + BA	-	-	0
		AB	-	-	33
		B	-	-	67
		III	-	-	0

A - арктические виды; BA - высокоарктические виды; AB - арктическо-бореальные и бореоарктические виды; B - бореальные виды; III - виды с широким распространением.

и Кандалакшского залива.

Воды губы Лов значительно отличаются от вод Кандалакшского залива. Летом на глубине 20 м в губе Лов температура близка к 0° , а соленость - не ниже $28^{\circ}/\text{‰}$. В то же время и на той же глубине в Кандалакшском заливе температура равна 8° , а соленость - $25^{\circ}/\text{‰}$. Н.М.Книпович (1893) объяснял особенности гидрологического режима ковшевых губ застроем холодной и соленой воды, который возникает за счет отсутствия перемешивания вод глубже высоты порога. Однако в таком случае в глубинах губ развивались бы застойные явления и возникала бы зона сероводородного отравления. Такие явления не наблюдаются ни в губе Лов и в большинстве других ковшевых и лагунных губ. С другой стороны по гипотезе Н.М.Книповича любая ковшевая губа в Белом море должна была бы обладать арктическим режимом и арктической фауной. Это, однако, не так. Рядом с губой Лов расположена Пильская губа, которая чрезвычайно напоминает Лов двумя котловинами, мелководными порогами и рядом других особенностей. Тем не менее она не обладает ни арктическим режимом, ни арктической фауной. Не исключено, что различия между этими губами обусловлены различием пресного стока. Относительный сток в Пильскую губу вдвое меньше, чем в Лов. Роль пресного стока в сохранении холодных вод на глубине ковшей рисуется следующим образом.

Летом, когда сток наиболее велик, опресненный слой оказывает настолько мощным, что препятствует водообмену с заливом. Зимой же, со снижением стока, водообмен становится возможным. Это, с одной стороны, объясняет отсутствие зоны сероводородного заражения, а с другой - низкую температуру глубинных слоев воды. Наличие опресненного слоя препятствует также конвекции вод губы. Даже глубокой осенью, перед замерзанием, воды поверхностного слоя сохра-

няют меньшую плотность, чем воды более глубоких слоев и поэтому не опускаются на дно. Таким образом поддерживается высокая соленость на глубинах губы. Это очень напоминает характер водообмена между Белым и Баренцевым морями (Тимонов, 1947). В Пильской губе водообмен с Кандалакшским заливом происходит в течение всего года.

В литературе встречаются многочисленные указания, на то, что портландия в своем распространении приурочена к районам с интенсивным пресным стоком (Бялинский-Бируля, 1900; Книпович, 1901; Горбунов, 1941). В то же время большинство авторов отмечает, что она встречается по большей части при соленостях от 28 до 34‰ (Месяцев, 1931; Филатова, 1951). На основании анализа гидрологического режима губы Лов можно сделать вывод, что эти, казалось бы, противоположные точки зрения вполне совместимы. Значительный пресный сток может способствовать сохранению высоких соленостей и низких температур у дна. З.А. Филатова (1951) отмечает, что портландия обычна у Шпицбергена около выхода ледников и ледниковых речек при солености 33-34‰.

Гидрологические условия губы Лов и других подобных губ почти в точности соответствуют условиям на глубинах Бассейна. Они даже могут зависеть от сходных причин. Грунты в губах и на глубинах Бассейна - или. Таким образом ковшевые и лагунные губы представляют собой как бы миниатюрные модели Белого моря и относятся к нему, как само Белое море - к Баренцову. Таким образом можно рассматривать Белое море как огромный лагунный залив Баренцова.

Температуры, солености и грунты глубин Бассейна и глубин ковшевых губ, то есть тех мест, где встречается *P. arctica*, оказываются чрезвычайно сходными. Очевидно, что для нормальной жизне-

деятельности этих моллюсков необходимо сочетание трех условий - низкой температуры, высокой солености и илистых грунтов. Так как в Бассейне и в губах портландии встречаются в одинаковых условиях и в составе того же самого фаунистического комплекса, то очевидно, что в Белом море нет экологических условий для разделения вида *P. arctica* на две формы.

Г Л А В А И I I I

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ *PORTLANDIA ARCTICA* ИЗ БЕЛОГО МОРЕЯ

Несмотря на отсутствие экологических предпосылок для дивергенции беломорских *P. arctica* в Белом море описаны две формы этого вида. Для проверки реальности их существования был проведен морфометрический анализ раковины.

Основным критерием для разделения форм портландий принято отношение высоты раковины к ее длине (индекс h/l). В Белом море на основании этого индекса выделяют две формы - *portlandica*, обитающую на глубинах Бассейна и *typica*, обитающую в мелководных губах. Анализ литературного материала показывает, что форма *portlandica* выделена ошибочно.

Сравнение шести беломорских популяций по трем габитуальным индексам (отношение высоты к длине - h/l ; отношение толщины к длине b/l ; отношение толщины к высоте - b/h) показывает, что разделение, проведенное по одному из этих признаков не совпадает с разделением, проведенным по другим. В каждой выборке можно встретить экземпляры, относящиеся к обеим формам (табл. 2). Суммарное распределение в шести популяциях всех трех признаков близко к нормальному и не имеет даже следов отрицательного эксцесса. Таким образом наличие в Белом море двух варьететов *P. arctica*

Таблица 2

Распределение портландий из разных популяций по формам *typica* и *portlandica*.

популяция	глубина, м.	<i>portlandica</i>	промежуточные экз.	<i>typica</i>
кутовая котловина				
губы Лов	10-20	II	52	37
входная котловина				
губы Лов	20-40	13	43	44
Воронья губа	11-12	6	17	77
район о. Ряшкова	9-12	4	40	56
Глубокая сальма	180	4	36	60
Бассейн	290	17	61	22

Число моллюсков приведено в процентах; граничные значения индекса $b/1$ приняты по Н.А.Мосевичу (1928).

са не получает подтверждения.

И.И.Месяцев (1931), пытаясь выяснить вопрос о том, не может ли возрастная динамика габитуальных индексов маскировать географическую, разделял портландий на размерные группы, в которых и определял значения индексов $b/1$ и $b/1$, при этом существенных различий не было обнаружено. Н.А.Мосевич (1928), наоборот, отмечает, что возрастная динамика имеется. Он указывает, что молодые экземпляры относительно короче, и что для них разделение на формы *typica* и *portlandica* невозможно.

Для того, чтобы выяснить существует ли зависимость габитуальных индексов от размера раковины был проведен факторный анализ семи признаков: длины раковины (l), высоты раковины (h), толщины раковины (b), веса моллюска (P) и трех габитуальных

индексов - $h/l, b/l$ и b/h . Факторный анализ - методика, позволяющая путем перебора парных корреляций между всеми признаками установить, что изменчивость нескольких признаков зависит от некоторой не измеренной непосредственно переменной, которая и носит название фактора. Вычисляются коэффициенты корреляции между фактором и всеми признаками. Затем влияние первого фактора исключается и повторным перебором остаточных парных корреляций выделяется второй фактор и так далее. Анализ проводится таким образом, что последовательно выделенные факторы оказываются максимально независимыми друг от друга. ^{х)}

Первые три фактора исчерпали 98.6% дисперсии всех признаков. 97.5% изменчивости линейных размеров зависит от I фактора. С этим же фактором связано 86.9% дисперсии веса. Это позволяет трактовать I фактор как возраст. С возрастом связано 65.1% изменчивости индекса h/l и 43.8% изменчивости индекса b/l . Изменчивость индекса b/h связана с возрастом всего на 4%. Основная часть изменчивости (86.2%) этого признака связана со II фактором. Так как индекс b/h непосредственно связан с кривизной фронтального сечения створки раковины (Кафанов, 1975), а последняя у двустворчатых моллюсков в большинстве случаев является видовым признаком, (Догвиненко и Старобогатов, 1971) то II фактор представляется возможным трактовать как видоспецифичность. На III фактор приходится 9.4% дисперсии веса, 34.3% - индекса h/l , 11.0% - индекса b/l

х) Обработка материалов по факторному анализу (метод главных компонент) проводилась по программам С.Ф. Колодяжного для ЭВМ М-222, разработанным в группе биометрии факультета прикладной математики ЛГУ под руководством к.ф.-м.н. ст. научного сотрудника О.М. Калинина.

и 9.8% - индекса b/h . Трактовка III фактора затруднительна. Возможно, он имеет экологическое содержание. Коэффициенты корреляции между признаками и факторами приведены в таблице 3.

Таблица 3.

Коэффициенты корреляции признаков с факторами.

фактор	t	h	b	P	h/l	b/l	b/h
I	0.99	0.98	0.97	0.94	-0.62	-0.61	-0.09
II	0.02	0.02	0.16	0.11	0.04	0.64	0.83
III	0.01	0.04	0.04	0.25	0.30	0.20	-0.11

Корреляция индекса h/l с возрастом весьма значительна, в то же время со II фактором (видоспецифичность) этот индекс практически не связан. Индекс b/h , наоборот, не коррелирует с I фактором и тесно связан со вторым. Таким образом очевидно, что индекс h/l не может быть использован в качестве критерия для выделения внутривидовых таксонов. То же можно сказать и об индексе b/l . В качестве таксономического критерия может быть использован только индекс b/h (см. рисунок).

Г Л А В А IV

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА PORTLANDIA

В литературе описано множество подвидов, варьететов и других внутривидовых таксонов *P. arctica*. Внутривидовая систематика портландий, предложенная И.А. Мосевичем (1928) не совпадает с систематикой, предложенной И.И. Месяцевым (1931). Ревизии этих систем Г.П. Горбунова (1941) и З.А. Филатовой (1951) не совпадают

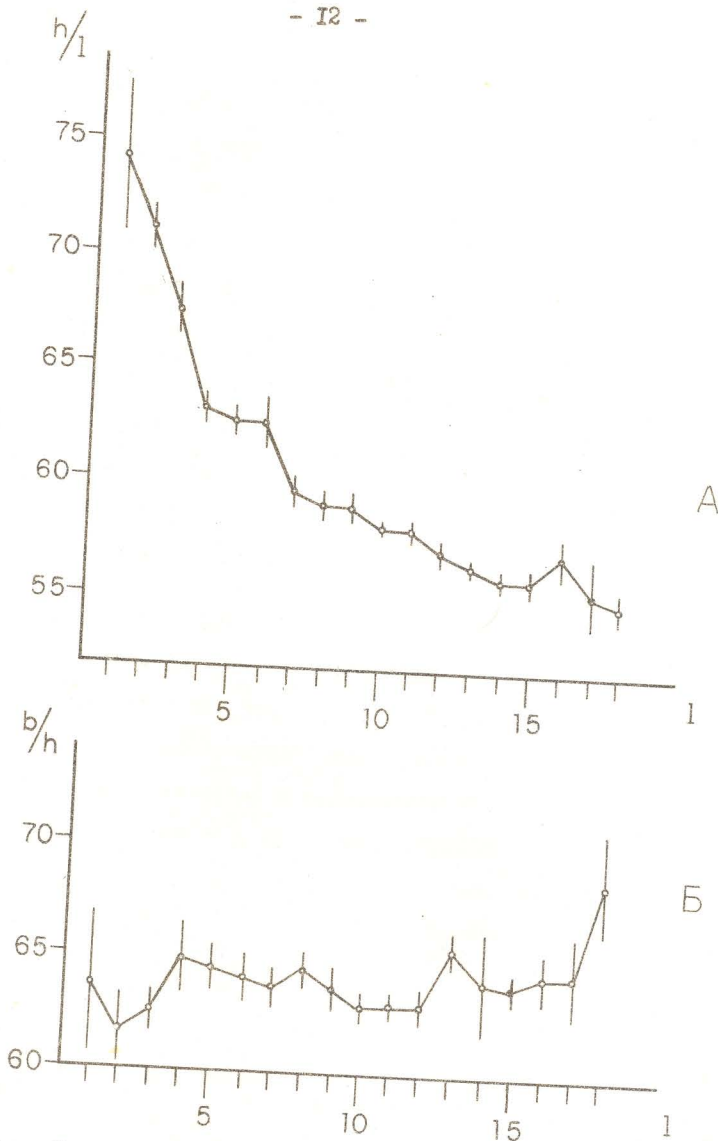


Рис. Зависимость индексов h/l (А) и b/h (Б) от длины раковины. По осям абсцисс - длина раковины в мм, по осям ординат - значения индексов в %. Вертикальными штрихами отмечена статистическая ошибка.

ни между собой, ни с системами прежних авторов. Очевидно, что внутривидовая систематика вида требует дополнительного исследования.

На основании литературного материала был проведен таксономический анализ форм *typica*, *portlandica*, *pseudoportlandica*, *sibirica*, *siliqua* и *aestuariorum* по методу Е.С.Смирнова (1969). Для этих форм удалось найти 18 признаков, относящихся к 12-ти свойствам. Было установлено, что формы *typica*, *portlandica*, *pseudoportlandica* и *sibirica* объединены континуумом положительных связей. Как было показано выше, формы *portlandica* не существует. Существование форм *pseudoportlandica* и *sibirica* подвергается сомнению большинством авторов. Таким образом все четыре формы, связанные континуумом положительных связей можно объединить вместе под названием *arctica*. Формы *siliqua* и *aestuariorum* имеют с формами ядра и между собой только отрицательные связи. Форма *aestuariorum* была выделена З.А.Филатовой (1951) в самостоятельный вид. Так как форма *siliqua* имеет и с ней и с формами ядра сходные по величине отрицательные связи, то она скорее всего должна быть выделена в самостоятельный вид.

Для проверки выводов, полученных на основании таксономического анализа, были просмотрены портландии из морей Каспского и Лаптевых. Были построены распределения индексов h/l и b/h . Портландии сравнивались и по кривизне фронтального сечения створок раковины. Было установлено, что с помощью индекса h/l не удастся разделить виды *P.arctica*, *P.siliqua* и *P.aestuariorum*, однако это может быть сделано с помощью индекса b/h . Распределение индекса b/h в некоторых популяциях *P.siliqua* имеет отрицательный эксцесс. Наиболее уплощенной раковиной обладает *P.aestu-*

ariolum. Раковина *P. arctica* несколько более вздута. Самой вздутой раковиной обладает *P. siliqua*. В пределах *P. siliqua* наблюдается два типа раковин - более плоский и менее плоский. Эти выводы подтверждает и сравнение портландий по кривизне фронтального сечения створок раковины. Таким образом не исключено, что вид *P. siliqua* гетерогенен.

Географическое распространение *P. arctica*, *P. siliqua* и *P. aestuariolum* также свидетельствует о том, что рассматриваемые формы представляют собой самостоятельные виды. *P. arctica* встречается в Карском и Белом морях, а также в тех частях Баренцова, где не сказывается воздействие теплых атлантических вод. *P. siliqua* обитает в Восточно-Сибирском и Чукотском морях. Возле Берингова пролива, там где в Полярный бассейн входят теплые воды Пацифики, *P. siliqua* не встречается. В море Лаптевых оба вида обитают вместе. Оба они могут считаться индикаторами арктических шельфовых вод (а не пресного материкового стока, как это считал Г.П. Горбунов). Ареал *P. aestuariolum* разорван, так как этот вид приурочен к устьям рек.

Г Л А В А У

ЭЛЕМЕНТЫ ЭТОЛОГИИ *PORTLANDIA ARCTICA*

До сих пор еще никто не проводил наблюдений за поведением портландий, между тем характер передвижения, этих моллюсков и их положение на грунте представляют интерес для решения ряда вопросов, связанных со стратиграфией. Различий в поведении глубоководных и мелководных моллюсков не было обнаружено. Световой режим на поведение портландий не влияет.

Портландии зарываются не очень глубоко. Обычно дорзальная поверхность роострума находится на одном уровне с поверхностью грунта.

Задняя часть раковины не входит в соприкосновение с грунтом и обрастает колонией *Perigonimus yoldiae arcticae* (у мелководных) или покрывается железисто-марганцевыми отложениями (у глубоководных). Иногда моллюски зарываются глубже. В таком случае при передвижении портландии борозда на поверхности не образуется.

Положенная на поверхность грунта портландия выдвигает ногу и вводит ее в грунт. Затем встает на вентральную поверхность раковины и, подтягиваясь на ноге, зарывается. Вся операция занимает несколько секунд.

Способ передвижения *P. arctica* сходен со способом передвижения *Solenopha* и *Yoldia* (Drew, 1900), а также *Nuculana* (Наумов, 1974). Среднесуточная скорость передвижения - 0.6 см/час, однако в отдельных случаях портландии могут проходить за час 10-15 см.

Г Л А В А У I

ОТНОШЕНИЕ *PORTLANDIA ARCTICA* К ИЗМЕНЕНИЮ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

В литературе существуют указания на то, что *P. arctica* из мелководных беломорских губ способна выдерживать значительное прогревание и опреснение. Для того что бы выяснить не представлены ли эти портландии разными физиологическими расами, а также для того чтобы установить границы температур и соленостей, при которых может встречаться этот вид, было поставлено несколько опытов по выживаемости портландий в различных условиях. Перед началом опытов моллюски акклиматизировались к условиям в лаборатории в течение двух недель.

Отношение *P. arctica* к постепенному повышению температуры.

Контрольные моллюски содержались при 0° , температура, при которой содержались подопытные животные ежедневно повышалась на 1° , причем ее удалось довести до 16° . В опыте использовано 200 экз. моллюсков.

Мелководные моллюски (материал из губы Лов) менее чувствительны к повышению температуры, чем глубоководные (материал из Глубокой салмы). Тем не менее полученные различия не достаточны для выделения физиологических рас, тем более, что массовая гибель и мелководных и глубоководных моллюсков пришлась на одну и ту же температуру - 16° . При этой температуре погибло одинаковое количество порتلандий (в пределах ошибки) - около 40% от оставшихся к этому времени в живых.

По нашим данным *P. arctica* в Белом море не встречается при температуре выше $+3^{\circ}$, что хорошо согласуется с большинством литературных данных. Можно, однако, допустить, что в некоторых случаях она способна переживать кратковременное повышение температуры до $+5$ или даже до $+10^{\circ}$.

Отношение *P. arctica* к изменению солености воды.

Было поставлено два опыта. Первый - выживание порتلандий в воде различной солености без предварительной акклимации к этим соленостям. Были избраны солености 10, 20, 30, 40 и $50^{\circ}/\text{оо}$. В опыте использовано 500 экз. моллюсков. Второй опыт - адаптация к воде высокой и низкой солености проводился следующим образом. У порتلандий из губы Лов и из Глубокой салмы определялось отношение к воде различной солености (от 2 до $60^{\circ}/\text{оо}$). В качестве критериев физиологической активности использовалось число моллюсков с откры-

тими раковинами, число моллюсков с выдвинутыми сифонами и число моллюсков с высунутой ногой. Акклимация проводилась ступенчато в сторону низких соленостей к 22, 18, 16, 14 и 10°/оо; в сторону высоких - к 36 и 40°/оо. В опыте использовано 6100 экз. моллюсков.

Выживание портландий в воде различной солености. Достоверные отличия в выживаемости между глубоководными и мелководными моллюсками были обнаружены только в воде с соленостью 20°/оо. Между выживаемостью портландий в этой солености и в контроле достоверных отличий нет. Это значит, что портландии могут адаптироваться к такой солености. Солености 10, 40 и 50°/оо не пригодны для жизни портландий. Очевидно, нижняя граница солености, к которой может адаптировать портландия несколько ниже 20°/оо, а верхняя - несколько выше 30°/оо. Характер гибели портландий в высоких и в низких соленостях различается. В воде низкой солености гибель в первые дни опыта очень высока, а затем снижается. Однако на 9-й и 10-й день гибель снова возрастает. Очевидно моллюскам удастся в какой-то степени приспособиться к повреждающему воздействию воды низкой солености, однако в конце концов они не справляются с удалением поступающей в организм воды, что и приводит к возрастанию гибели. В воде высокой солености гибель в начале опыта незначительна, но затем увеличивается и растет с каждым днем. Очевидно, что несмотря на то что портландии плотно смыкают створки раковины в воде высокой солености, потеря воды из организма идет постоянно, что и приводит к увеличению гибели.

Адаптация портландий к воде высокой и низкой солености. В большинстве случаев между глубоководными и мелководными моллюсками не было обнаружено достоверных различий по всем трем избранным

критериям. Между опытами разных лет различия почти всегда оказываются достоверными по всем трем критериям. Иными словами, моллюски из одного места в разные годы различаются сильнее, чем моллюски из разных мест в один год. В процессе ступенчатой акклимации различия между глубоководными и мелководными моллюсками не выявились.

Для того чтобы определить диапазон соленостей, при которых может существовать *P. arctica*, удобнее всего воспользоваться зависимостью числа моллюсков с выдвинутыми сифонами от солености воды. Распределение этого критерия близко к нормальному, модальный класс приходится на соленость акклимации. Около трех четвертей моллюсков с выдвинутыми сифонами заключено между соленостями 22 и 36‰. Эти солености, по-видимому и следует считать теоретически возможными. В природе, однако, португалии обычно не встречаются при соленостях ниже 28 и выше 35‰.

Г Л А В А У П

ИСТОРИЯ БЕЛОГО МОРЯ И ЕГО ЗАСЕЛЕНИЕ АРКТИЧЕСКОЙ ФАУНОЙ

Проблема вселения в Белое море арктической фауны представляет собой особый интерес. В настоящее время арктические организмы Белого моря изолированы от основных своих ареалов относительно теплыми баренцовоморскими водами Воронки и своеобразным режимом Горла. Выяснение путей, которыми шло заселение Белого моря арктической фауной, неизбежно проливает свет на историю всего Северо-Запада Европы.

История Белого моря как морского водоема начинается 14000 лет назад, когда отступавший ледник освободил Горло. 13000 лет

назад была морская трансгрессия, носящая в Белом море название трансгрессии Портландия. Ряд авторов считает, что в это время Белое море соединялось с Балтикой морскими проливами. Однако скорее всего этого соединения не было (Нурра, 1963; Квасов, 1967, 1974; Арманд и др., 1969 и др.). Наличие проливов не подтверждается и биогеографическими данными (Кудерский, 1963). Вопрос о наличии соединения Белого и Баренцова морей по линии Имандра-Кола до сих пор не решен окончательно. Но даже если такое соединение и имело место, то проток должен был быть заполнен тальными водами и не мог служить каналом по которому шел обмен фаунами между этими морями. Таким образом Белое море всегда соединялось только с Баренцовым и только через Горло.

С самого начала своего существования Белое море имело очертания очень сходные с современными, а так как общий характер рельефа его дна тоже не менялся, то и основные черты гидрологического режима моря должны были установиться почти сразу же после освобождения котловины моря ото льда. В современном Белом море за год обменивается $2/3$ глубинных вод. Если считать, что в Портландиевое время скорость водообмена была не ниже чем сейчас, то Белое море должно было осолоняться в процессе отступления ледника и ко времени освобождения котловины моря, она была заполнена морскими водами высокой солености. (Поверхностный слой воды скорее всего был опреснен значительно сильнее, чем сейчас).

После трансгрессии Портландия 12000 лет назад наступила Литториновая регрессия (не имеет отношения к Литториновой трансгрессии в Балтике).

11000 лет назад Литториновая регрессия сменилась трансгрессией Фолас. К концу этой трансгрессии окончательно сформировался гидро-

логический режим Белого моря.

9000 лет назад началась атлантическая климатическая фаза - самое теплое время за всю послеледниковую историю Северо-Запада. Во время этой фазы в Белом море сменилось две трансгрессии - Тапес I и Тапес II. 6000 лет назад с концом атлантической фазы Белое море вступает в последний этап своего развития, который длится до настоящего времени.

Необходимо отметить, что уровень воды в Горле зависел практически только от трансгрессий и регрессий моря, так как в этом районе не было ни поднятия, ни опускания суши. Поэтому во времена Портландия и Фолас уровень воды в Горле был сильно выше современного, во времена Литториновой регрессии - значительно ниже, а после окончания трансгрессии Фолас существенно не менялся.

Своеобразный режим Горла является практически непреодолимым препятствием для распространения многих организмов (Дерюгин, 1928; Зенкевич, 1963). Заселение Белого моря арктическими видами могло произойти только при условии, что в Горле отсутствовал "речной" режим. Этот режим мог отсутствовать только во время значительных трансгрессий за счет поднятия уровня воды. Такие условия были во времена Портландия и Фолас. Однако во времена Фолас в районе Воронки и Горла арктической фауны уже не было: начавшееся потепление заставило ее отступить в сторону Карского моря. Следовательно - максимум трансгрессии Портландия следует считать временем заселения Белого моря арктической фауной с *P. arctica* во главе. Со времени минимума Литториновой регрессии эта фауна оторвана от своего основного ареала. Арктическая фауна в Белом море сохраняется так же как в ковшевых и лагунных губах - благодаря гидрологическому режиму, поддерживающему определенную старитификацию вод.

ВЫВОДЫ

1. Условия существования *P. arctica* в Белом море однородны и очевидно не могли вызвать дивергенцию этого вида на подвиды, варьеты или формы.

Морфометрический анализ подтверждает мономорфность беломорской *P. arctica*.

Отмеченные в опытах различия между глубоководными и мелководными портуландиями по отношению к изменению температуры и солености весьма невелики и в большинстве случаев не могут быть выявлены статистическими методами. Вопрос о разделении беломорских портуландий на физиологические расы на основании имеющегося материала должен быть решен отрицательно.

Выделение варьета *P. arctica* var. *portlandica* основано на недоразумении.

2. В результате проведенного факторного анализа установлено, что на форму раковины влияет как минимум три фактора. Это создает сложную картину изменчивости габитуальных индексов, которая не позволяет выделять какие бы то ни было подвидовые таксоны по одному формально взятому признаку. Для изучения внутривидовой структуры *P. arctica* следует рассматривать изменчивость возможно большего числа признаков и о структуре вида судить только их комплексу.

Возрастная изменчивость габитуальных индексов h/l и b/l очень велика и может маскировать географическую.

Из всех габитуальных индексов раковины *P. arctica* самый стабильный - b/h . Только он один не зависит от возраста. Поэтому только этот индекс может быть принят как диагностический для характеристики вида в целом.

3. В роде *Portlandia* имеется по крайней мере три вида: *P. arctica* (Gray), *P. siliqua* (Reevey) (ранг вида впервые придан в настоящей работе) и *P. aestuariorum* (Mossewitch) (ранг вида впервые придан З.А.Филиатовой, 1951). Виды *P. arctica* и *P. siliqua* встречается только в высокоарктических шельфовых водах и могут служить их индикаторами. Вид *P. aestuariorum* и только он один может служить индикатором пресного материкового стока.

4. *P. arctica* для своей жизнедеятельности нуждается в низкой температуре - в норме не выше $+3^{\circ}$, в высокой солености - $28-35\text{‰}$ и на мягких илистых грунтах. Она не встречается сейчас и не могла встречаться в геологическом прошлом в водоемах, где бы не сложились эти три условия.

5. По обрастанию портуландий колонией гидроидов *Perigonimus yoldiae arcticae* и по наличию железисто-марганцевых отложений на раковине можно судить о глубине, на которой обитали эти моллюски.

6. Вселение *P. arctica* в Белое море во время трансгрессии Портуландия указывает на то, что уже в то время глубинные воды моря имели соленость не ниже 28‰ и температуру, близкую к 0° .

Белое море почти с самого начала своего существования обладало всеми теми основными особенностями, которые характерны для него и до настоящего времени. Заселение Белого моря морской фауной шло только через Горло.

7. Особенности гидрологического режима некоторых губ ковшевого и лагунного типов, создающие в этих губах условия, чрезвычайно напоминающие условия в Белом море, обеспечивают сохранение в них арктических видов, в то время как в прилегающих участках в фауне

преобладают бореальные элементы. Очень близкие механизмы сохранили арктическую фауну Белого моря в целом.

Ковшевые и лагунные губы, заселенные арктической фауной представляют собой естественные модели Белого моря. Само Белое море может рассматриваться как лагунный залив Баренцова моря.

Работы, опубликованные по теме диссертации.

1. Наумов А.Д. 1974. Элементы поведения беломорских *Portlandia arctica* (Gray) и *Nisusula pinnula* (Müller) в аквариальных условиях. В сб. Отчетная научная сессия по итогам работ 1973. ЗИН АН СССР, Л., Наука : 22-23.
2. Наумов А.Д. 1974. Вертикальное распределение и распространение *Portlandia arctica* (Gray) в Белом море. В сб. Гидро-биол. и биогеогр. шельфов хол. и умер. вод Мирового океана. Л., Наука : 97.
3. Наумов А.Д. 1976. Адаптация беломорских *Portlandia arctica* (Gray) к воде низкой солености. Зоол. журн., 55, 3 : 449-453.
4. Наумов А.Д. 1976. Изменчивость *Portlandia arctica* (Gray) из Белого моря по комплексу признаков. В сб. Проблемы зоологии. Л., Наука :

Материалы диссертации докладывались на Отчетных сессиях ЗИН АН СССР 1974 и 1976 гг., на Симпозиуме по изучению шельфа холодных и умеренных вод Мирового океана (Ленинград, ноябрь 1974г.) и на Объединенном семинаре Беломорской биологической станции и Лаборатории морских исследований ЗИН АН СССР (Ленинград, декабрь 1975 г.).

Подписано к печати 01.04.76. Заказ 726. Тираж 200.

Формат бумаги 60x84. 1/16. 1,5 печ. л. Ротапринт тип. №2 "Ленуприздата"

192 Ю4, Ленинград, Литейный пр., дом 55.