

УДК [594.3-152.6:57.045/.047](268.46)

## ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE) В БЕЛОМ МОРЕ

© 2024 г. **Е. В. Козминский**

Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Поступила в редакцию 25.03.2024; после доработки 07.05.2024;  
принята к публикации 10.09.2024; опубликована онлайн 19.11.2024.

Изучение факторов, влияющих на изменения численности популяций, необходимо для понимания функционирования природных экосистем и планирования мероприятий по охране и менеджменту окружающей среды. Важным компонентом литоральных экосистем морей Северного полушария являются моллюски рода *Littorina*, однако факторы, определяющие динамику их численности, исследованы недостаточно. В настоящей работе представлены данные, полученные в ходе наблюдений за популяционной динамикой *Littorina obtusata* с 2001 по 2020 г. В этот период отмечены квазициклические изменения плотности популяции литторин вокруг среднего уровня, составляющего около 2,6 тыс. экз.·м<sup>-2</sup>. Проанализировано 67 переменных, характеризующих состояние изученной популяции моллюсков и воздействие на неё ключевых биотических и экологических факторов. Показано, что изменения плотности популяции на 83 % обусловлены флуктуациями численности сеголеток. Множественный регрессионный анализ продемонстрировал, что уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* на 78 % определялся флуктуациями четырёх переменных — плотности особей в возрасте двух лет и старше, биомассы водорослей *Fucus vesiculosus*, количества осадков в июле и биомассы двустворок *Mytilus edulis*. Первая переменная отражает уровень внутривидовой конкуренции, вторая — способность данного местообитания к поддержанию популяции моллюсков определённой численности, а третья — воздействие факторов окружающей среды. Наличие связи между уровнем воспроизводства популяции литторин и биомассой двустворок может быть объяснено либо существованием некоего общего фактора, с которым коррелированы обе переменные, либо наличием межвидовых взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata*.

**Ключевые слова:** *Littorina obtusata*, численность популяции, флуктуации численности, биотические и абиотические факторы, внутривидовая конкуренция, межвидовая конкуренция, ёмкость местообитания

Колебания численности популяций выявлены у широкого круга животных — млекопитающих, птиц, насекомых, моллюсков [Максимович, Герасимова, 2004; Bachelet, 1986; Baltensweiler, 1964; Elton, 1942; Lack, 1966; MacLulich, 1937]. Установлено, что они могут быть вызваны изменениями в обилии пищи, воздействием хищников и паразитов, внутривидовой конкуренцией, а также генетической неоднородностью популяции [Козминский, 2017, 2020; Максимович, Герасимова, 2004; Hudson et al., 1998; Högstädt et al., 2005; Kozminsky, 2013; Sinclair et al., 2003]. Тем не менее причины флуктуаций численности популяций установлены не во всех известных случаях, и лежащие в их основе механизмы далеки от окончательного понимания.

Изучение факторов, вызывающих изменения численности популяции, необходимо для более глубокого понимания функционирования природных экосистем и планирования мероприятий по охране и менеджменту окружающей среды. В связи с этим важно, чтобы соответствующие исследования охватывали как можно более широкий круг животных.

Брюхоногие моллюски рода *Littorina* A. Féruccas, 1822 — важный компонент литоральных экосистем морей Северного полушария. С одной стороны, они являются потребителями микрообращаний и литоральных макрофитов, с другой — служат пищей для прибрежных рыб и водоплавающих птиц. Литторины — это первый промежуточный хозяин для ряда видов трематод [Галактионов, Добровольский, 1984; Granovitch et al., 2000; Sergievsky, 1985], вызывающих эпизоотии у водоплавающих птиц, в частности у обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758) [Кулачкова, 1960, 1979]. Будучи массовыми литоральными видами, эти моллюски также являются перспективным объектом для оценки состояния окружающей среды.

Факторы, определяющие динамику численности литторин, и соответствующие им механизмы изучены слабо. Лишь в отдельных случаях удалось не только выявить такие факторы, но и оценить их вклад в динамику численности популяций. В частности, в ходе долговременных наблюдений [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013] было установлено: одним из факторов, вызывающих изменения плотности популяции *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758), является внутривидовая конкуренция за ресурс, в качестве которого выступают бурые водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753, в условиях ограниченной ёмкости местообитания. Внутривидовая конкуренция за пищевые ресурсы с увеличением уровня смертности и снижением темпов роста моллюсков выявлена также у некоторых других видов рода *Littorina* — *L. unifasciata*, *L. plena* и *L. littorea* [Branch, Branch, 1981; Chow, 1989; Petraitis, 2002]. В ряде исследований показана возможность влияния на численность литторин таких факторов, как температура [Козминский и др., 2008; Chow, 1989] и солёность морской воды [Русанова, Хлебович, 1967; Соколова, 1997; Sokolova, 2000], хотя оценка их вклада в долговременную динамику численности популяций не была проведена. Имеются указания на межвидовую конкуренцию между совместно обитающими видами литторин как на возможную причину флуктуаций их численности [Козминский, 2020]. В некоторых случаях продемонстрировано, что паразитарный пресс со стороны дигенетических сосальщиков может приводить к значительному снижению уровня воспроизводства популяции [Brown et al., 1988; Kohler, Wiley, 1992], однако в долговременных исследованиях влияние заражения на уровень воспроизводства популяций *Littorina* не выявлено [Козминский, 2020; Granovitch, Maximovich, 2013; Sergievsky et al., 1997].

В настоящей работе представлены данные, полученные в ходе многолетних (2001–2020 гг.) наблюдений за популяционной динамикой *Littorina obtusata*. В этот период отмечены квазипериодические изменения численности популяции литторин вокруг среднего уровня, составляющего около 2,6 тыс. экз.·м<sup>-2</sup>. Целью нашего исследования было выявить факторы, отвечающие за обнаруженные изменения численности популяции этих беломорских моллюсков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала для проведения исследований производили на западной косе Южной губы острова Ряжков (67°00'N, 32°34'E; Кандалакшский государственный природный заповедник), расположенного в куту Кандалакшского залива Белого моря. Южная губа ориентирована в направлении выхода из залива и защищена со стороны открытого моря рядом островов, благодаря чему для неё характерен умеренный уровень волнового воздействия.

Обследованный участок литорали ограничен снизу нулём глубин, а сверху — литоральной ванной, высланной мелким песком и усыпанной небольшими камнями. Грунт на участке представлен преимущественно мелким и средним гравием с примесью умеренно заиленного песка.

Литораль покрыта различного размера камнями, вплоть до валунов величиной около 1,5 м. Большую часть биотопа, примерно до уровня 20 м от нуля глубин, занимает зона произрастания водорослей *F. vesiculosus*. В районе нуля глубин фукусы образуют смешанные заросли с водорослями *Ascophyllum nodosum*. Фауна беспозвоночных в обследованном местообитании типична для каменистой литорали Белого моря [Наумов, Оленев, 1981]. Также в небольших количествах встречаются местами виды, характерные для заиленной литорали (моллюски *Peringia ulvae* и *Macoma balthica*, голотурии *Chiridota laevis*).

Материал собирали раз в год, между 10 августа и 6 сентября, в период с 2001 по 2020 г. Использовали количественные сборы с площадок в 1/40 м<sup>2</sup>, расположенные сериями по три вдоль трансекты на уровнях 0, 5, 10, 15, 20 и 25 м. В процессе отбора проб с площадок изымали макрофиты (при их наличии) и верхний слой грунта. Пробы транспортировали в лабораторию, где их промывали пресной водой с помощью сита с диаметром ячеек 0,6 мм и проводили их количественную разборку. Для каждой пробы определяли влажный вес бурых водорослей *F. vesiculosus* и *A. nodosum* (по видам, с точностью ±0,5 г), нитчатых водорослей\* (с точностью ±0,1 г) и обнаруженных видов моллюсков — *Littorina saxatilis* (±1 мг), *L. obtusata* (±1 мг), *Mytilus edulis* (±0,5 г) и *P. ulvae* (±1 мг). В случае литторин подсчитывали также общее количество найденных особей.

Общую биомассу *L. obtusata* в возрасте одного года и старше определяли взвешиванием моллюсков. В случае сеголеток (0+), ввиду их малого размера, сначала построили зависимость диаметр раковины — вес и в последующем использовали её для расчёта индивидуального веса отдельных особей и уточнения общей биомассы. Следует отметить, что биомасса сеголеток мала (в среднем 0,7 %) по сравнению с общей биомассой литторин в возрасте одного года и старше.

Для каждого моллюска *L. obtusata* определяли максимальный диаметр раковины (±0,1 мм) и возраст по годовым кольцам на раковине [Козминский, 2006]. При указании возраста использовали следующие обозначения: сеголетки (особи, родившиеся в ходе текущего года) — 0+; моллюски в возрасте одного года (родившиеся в предыдущем году) — 1+; моллюски в возрасте двух лет (родившиеся в предпоследний год) — 2+ и т. д.

По вскрытию моллюсков определяли их пол, состояние половой системы (зачаточная, недоразвитая, нормальная, редуцированная) и заражение партенитами трематод.

Беломорские *L. obtusata* служат первым промежуточным хозяином для ряда видов трематод [Галактионов, Добровольский, 1984; Granovitch et al., 2000; Sergievsky, 1985]. Все обнаруженные виды сосальщиков вызывают полную паразитарную кастрацию [Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008; Гранович, Сергиевский, 1990] и в той или иной степени влияют на воспроизводство популяции хозяина. Так как для целей данного исследования требовалось оценить только суммарный паразитарный пресс на воспроизводство популяции литторин, в качестве соответствующего показателя использована общая заражённость моллюсков всеми видами трематод.

Метеорологические данные о состоянии окружающей среды в период исследований (температура воздуха, количество осадков и продолжительность солнечного сияния) с расположенной поблизости метеостанции Кандалакша (№ 22217) взяты с сайта Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации (<http://meteo.ru/data>). Значения индекса североатлантического колебания (North Atlantic Oscillation index, NAO) (ежегодного, сезонного и ежемесячного) получены на сайте Национального центра атмосферных исследований США (<https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>).

В ходе исследования проанализированы четыре группы переменных, которые характеризуют состояние изученной популяции *L. obtusata* и условия обитания литторин.

\*Примерно  $\frac{3}{4}$  приходится на *Cladophora* sp. и  $\frac{1}{4}$  — на *Stictyosiphon* sp.

К первой группе относятся показатели, характеризующие состояние популяции *L. obtusata* (10 шт.): биомасса ( $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$ ) ( $W_{LO}$ ); плотность (экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ ) сеголеток (0+), моллюсков в возрасте одного года (1+), двух лет (2+), двух лет (2+) и старше, трёх лет (3+) и старше ( $D_{LO0+}$ ,  $D_{LO1+}$ ,  $D_{LO2+}$ ,  $D_{LO\geq 2+}$ ,  $D_{LO\geq 3+}$  соответственно); плотность самцов с нормально развитым пенисом ( $D_{PN}$ ) и половозрелых незаражённых самок ( $D_{FRT}$ ); отношение количества самцов к числу самок среди половозрелых незаражённых особей ( $R_{ML/FML}$ ); средний диаметр раковины половозрелых незаражённых самок (мм) ( $X_D$ ).

Ко второй группе относятся показатели, которые характеризуют состояние популяции совместно обитающего вида *L. saxatilis* (5 шт.): биомасса ( $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$ ) ( $W_{LS}$ ); плотность (экз. $\cdot\text{м}^{-2}$ ) сеголеток (0+), моллюсков в возрасте одного года (1+), двух лет (2+), трёх лет (3+) и старше ( $D_{LS0+}$ ,  $D_{LS1+}$ ,  $D_{LS2+}$ ,  $D_{LS\geq 3+}$  соответственно).

К третьей группе относятся показатели, характеризующие биотические условия обитания моллюсков (6 шт.): биомасса ( $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$ ) бурых водорослей *F. vesiculosus* ( $W_{FV}$ ) и *A. nodosum* ( $W_{AN}$ ), нитчатых водорослей ( $W_{FA}$ ), моллюсков *M. edulis* ( $W_{ME}$ ) и *P. ulvae* ( $W_{PU}$ ); общая заражённость партенитами трематод (%) (PI).

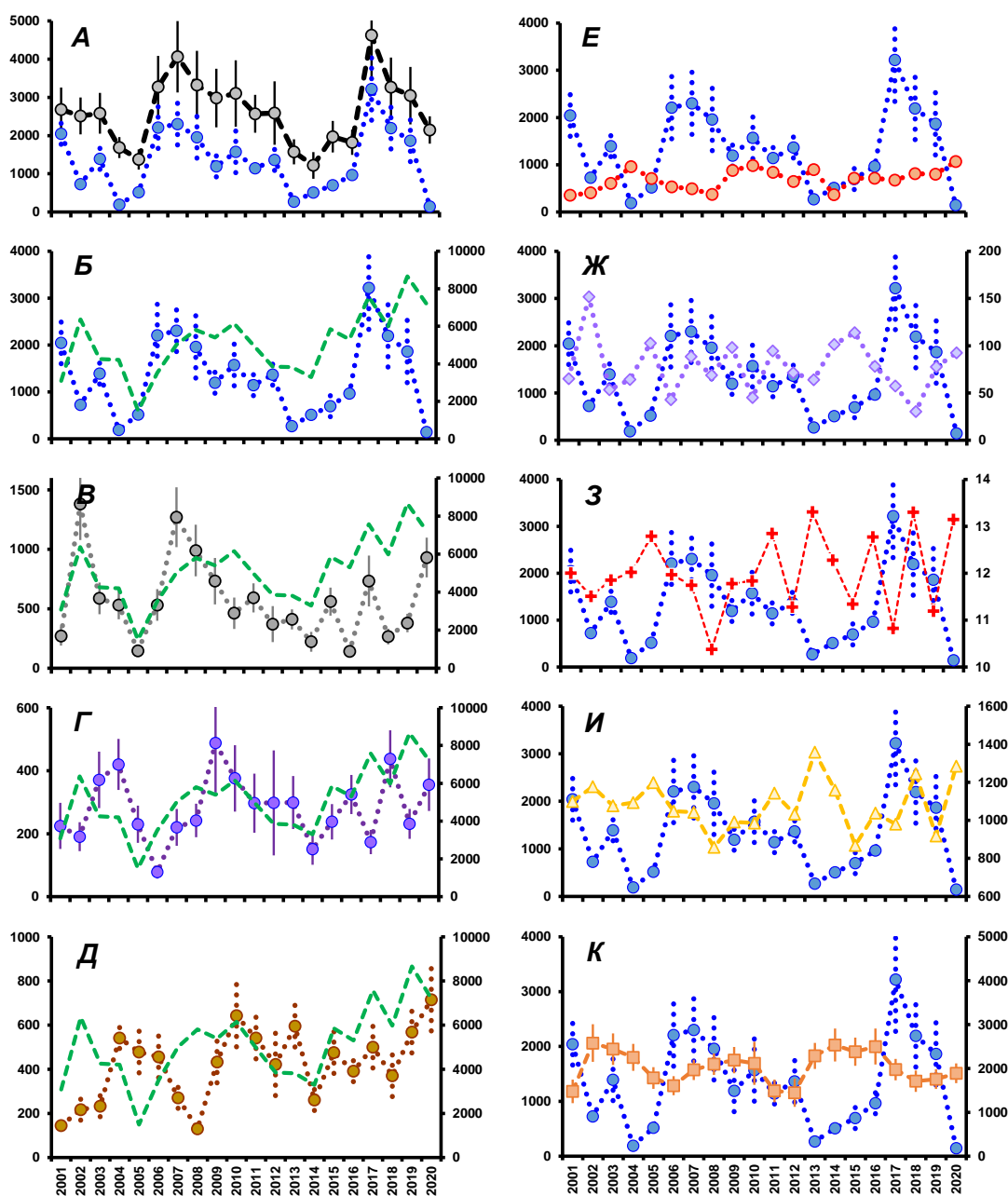
К четвёртой группе относятся показатели, характеризующие условия окружающей среды в период проведения исследований (45 шт.): значения индекса североатлантического колебания за год, по сезонам, за месяц ( $NAO_{AN}$ ,  $NAO_{JJA}$ ,  $NAO_{JAS}$ ,  $NAO_{ASO}$ ,  $NAO_{JUN}$ ,  $NAO_{JUL}$ ,  $NAO_{AUG}$ ,  $NAO_{SEP}$ ); температура воздуха ( $^{\circ}\text{C}$ ) средняя за год, за период в несколько месяцев, за месяц ( $T_{AN}$ ,  $T_{V-IX}$ ,  $T_{V-X}$ ,  $T_{VI-IX}$ ,  $T_{VI-X}$ ,  $T_{XI-IV}$ ,  $T_{XI-V}$ ,  $T_V$ ,  $T_{VI}$ ,  $T_{VII}$ ,  $T_{VIII}$ ,  $T_{IX}$ ,  $T_X$ ); количество осадков (мм) за год, в холодный и тёплый период, за месяц ( $H_{AN}$ ,  $H_{V-IX}$ ,  $H_{V-X}$ ,  $H_{VI-IX}$ ,  $H_{VI-X}$ ,  $H_{XI-IV}$ ,  $H_{XI-V}$ ,  $H_V$ ,  $H_{VI}$ ,  $H_{VII}$ ,  $H_{VIII}$ ,  $H_{IX}$ ,  $H_X$ ); продолжительность солнечного сияния (ч) за год, за период в несколько месяцев, за месяц ( $DS_{AN}$ ,  $DS_{V-IX}$ ,  $DS_{V-X}$ ,  $DS_{VI-IX}$ ,  $DS_{VI-X}$ ,  $DS_V$ ,  $DS_{VI}$ ,  $DS_{VII}$ ,  $DS_{VIII}$ ,  $DS_{IX}$ ,  $DS_X$ ).

В работе применены общепринятые статистические методы. При проверке на нормальность использованы критерий Колмогорова — Смирнова (рассчитаны вероятности Лиллиефорса [Lilliefors, 1967], так как параметры нормального распределения оценены на основе выборочных данных) и тест Шапиро — Уилка. При предварительном отборе (фильтрации) данных для множественного регрессионного анализа применён корреляционный анализ. Поскольку практически все рассмотренные в работе показатели (за редким исключением) были нормально распределёнными, для оценки степени связи между ними использован коэффициент корреляции Пирсона ( $R$ ). Для оценки корреляции ненормально распределённых переменных с численностью сеголеток применён коэффициент ранговой корреляции Спирмена ( $R_S$ ). При выявлении факторов, влияющих на воспроизводство популяции *L. obtusata*, использован множественный регрессионный анализ. Все расчёты выполнены в программе Statistica 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В период проведения исследований отмечены квазициклические изменения плотности популяции *L. obtusata* вокруг среднего уровня, составляющего 2620 экз. $\cdot\text{м}^{-2}$  (рис. 1А). Изменения численности популяции на 82,5 % ( $R = 0,908$ ;  $\alpha \ll 0,001$ ) были обусловлены флуктуациями численности сеголеток. Плотности улиток в возрасте одного года и двух лет, а также половозрелых моллюсков ( $\geq 3+$ ) в целом следовали за ними с соответствующим смещением (рис. 1Б–Д). Таким образом, выявление факторов, которые отвечают за изменения численности популяции литторин, сводится к анализу причин, вызывающих флуктуации численности сеголеток ( $D_{LO0+}$ ).

**Проверка на нормальность.** Распределение подавляющего большинства переменных соответствовало нормальному. Исключение составили три показателя — плотность сеголеток *L. saxatilis* ( $D_{LS0+}$ ), биомасса *A. nodosum* ( $W_{AN}$ ) и продолжительность солнечного сияния в сентябре ( $DS_{IX}$ ).



**Рис. 1.** Динамика изменения плотности поселения различных возрастных групп *Littorina obtusata* (А–Е) и факторов окружающей среды (Ж–К) в период исследований. Пунктирными линиями (маркер ○) обозначены различные возрастные группы моллюсков: чёрной — вся популяция; синей — 0+; серой — 1+; фиолетовой — 2+; красной —  $\geq 2+$ ; коричневой —  $\geq 3+$ . Штриховыми линиями обозначены переменные: сиреневой —  $H_{VII}$  (◆); красной —  $T_{VI-IX}$  (+); жёлтой —  $DS_{V-IX}$  (▲); оранжевой —  $W_{ME}$  (■); зелёной —  $W_{FV}$  (без маркера). Обозначения переменных и возрастных групп приведены в тексте. На оси абсцисс указаны годы. На левой оси ординат — плотность особей (экз.·м<sup>-2</sup>). На правой оси ординат — значения факторов окружающей среды: биомассы (г·м<sup>-2</sup>), количества осадков (мм), температуры (°С) и продолжительности солнечного сияния (ч). Показаны стандартные ошибки среднего

**Fig. 1.** Dynamics of changes in density of different age groups of *Littorina obtusata* (A–E) and environmental factors (Ж–К) during the study period. The dotted lines (○ marker) denote different age groups of molluscs: black, the entire population; blue, 0+; gray, 1+; purple, 2+; red,  $\geq 2+$ ; and brown,  $\geq 3+$ . The dashed lines denote the variables: lilac,  $H_{VII}$  (◆); red,  $T_{VI-IX}$  (+); yellow,  $DS_{V-IX}$  (▲); orange,  $W_{ME}$  (■); and green,  $W_{FV}$  (no marker). Variables and age groups are explained in the text. On the abscissa axis, years are shown. On the left ordinate axis, the density of individuals is shown (ind.·m<sup>-2</sup>). On the right ordinate axis, the values of environmental factors are shown: biomass (g·m<sup>-2</sup>), precipitation (mm), temperature (°C), and sunshine duration (h). The standard errors of the mean are indicated

**Фильтрация данных.** На первом этапе с помощью корреляционного анализа были отобраны релевантные, то есть заметно коррелированные с анализируемой переменной ( $D_{LO0+}$ ), показатели. Для определённости мы считали существенными значения коэффициентов корреляции, большие или равные по модулю 0,30, что соответствует вкладу анализируемых показателей в изменчивость зависимой переменной около 10 % (следует отметить, что статистически достоверными на 5%-ном уровне значимости были значения коэффициентов корреляции, большие или равные по модулю 0,45). Корреляция  $NAO_{ASO}$  с плотностью сеголеток *L. obtusata* формально была несколько меньше принятого критического уровня ( $R = +0,27$ ), однако мы сохранили эту переменную в анализе как интегральный показатель, характеризующий погодные условия во второй половине тёплого периода. Проверка уровня корреляции между численностью сеголеток *L. obtusata* и тремя ненормально распределёнными переменными ( $D_{LS0+}$ ,  $W_{AN}$  и  $DS_{IX}$ ) с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена показала, что он был ниже принятой критической величины, 10,30. В результате к числу релевантных было отнесено 18 переменных:  $W_{LO}$ ,  $D_{LO\geq 2+}$ ,  $D_{LO\geq 3+}$ ,  $D_{PN}$ ,  $W_{FV}$ ,  $W_{ME}$ ,  $H_{VII}$ ,  $H_{IX}$ ,  $NAO_{JUL}$ ,  $NAO_{ASO}$ ,  $DS_{V-IX}$ ,  $DS_{V-X}$ ,  $T_{VI}$ ,  $T_{IX}$ ,  $T_{VI-IX}$ ,  $T_{VI-X}$ ,  $T_{V-IX}$  и  $T_{V-X}$ .

Далее релевантные показатели были проверены на избыточность, и из их числа были исключены признаки, достоверно ( $\alpha < 0,05$ ) связанные с другими отобранными для анализа переменными, если они были слабее коррелированы с зависимой переменной ( $D_{LO0+}$ ) или — при сходной силе связи — менее предпочтительны с точки зрения использования в анализе.  $T_{VI}$ ,  $T_{IX}$ ,  $T_{VI-X}$ ,  $T_{V-IX}$  и  $T_{V-X}$  были исключены из дальнейшего анализа, так как были достоверно коррелированы с переменной  $T_{VI-IX}$ . Последняя, в свою очередь, была исключена из анализа, поскольку была достоверно коррелирована с плотностью *L. obtusata* в возрасте двух лет и старше ( $R = 0,45$ ;  $\alpha = 0,049$ ). Из четырёх переменных, характеризующих состояние популяции *L. obtusata* ( $D_{LO\geq 2+}$ ,  $D_{LO\geq 3+}$ ,  $W_{LO}$  и  $D_{PN}$ ), наиболее сильно с плотностью сеголеток вида была связана численность моллюсков в возрасте двух лет и старше ( $R = 0,35$ ;  $\alpha = 0,133$ ). Три другие были достоверно коррелированы с этим показателем ( $R \geq 0,80$ ;  $\alpha \ll 0,001$ ) и были исключены из анализа. Продолжительность солнечного сияния в период с мая по октябрь ( $DS_{V-X}$ ) была исключена из анализа, так как она была достоверно связана с переменной  $DS_{V-IX}$  ( $R = 0,99$ ;  $\alpha \ll 0,001$ ), которая более точно соответствует понятию «тёплый период». Наконец, количество осадков в сентябре ( $H_{IX}$ ) было достоверно коррелировано с биомассой *F. vesiculosus* ( $R = 0,46$ ;  $\alpha < 0,044$ ). В итоге для дальнейшего анализа было отобрано 7 показателей ( $D_{LO\geq 2+}$ ,  $W_{FV}$ ,  $W_{ME}$ ,  $H_{VII}$ ,  $DS_{V-IX}$ ,  $NAO_{JUL}$  и  $NAO_{ASO}$ ), достоверная связь между которыми отсутствовала (табл. 1).

**Таблица 1.** Коэффициенты корреляции Пирсона между переменными, отобранными для множественного регрессионного анализа

**Table 1.** Pearson correlation coefficients between the variables selected for multiple regression analysis

$D_{LO0+}$	—							
$H_{VII}$	<b>-0,50</b>	—						
$DS_{V-IX}$	<b>-0,46</b>	0,04	—					
$NAO_{JUL}$	0,35	-0,23	0,19	—				
$NAO_{ASO}$	0,27	-0,24	-0,01	0,06	—			
$D_{LO\geq 2+}$	-0,35	-0,20	0,24	-0,12	0,15	—		
$W_{ME}$	-0,41	0,37	-0,03	-0,03	-0,15	-0,07	—	
$W_{FV}$	0,30	0,03	-0,33	0,25	0,23	0,30	0,10	—
	$D_{LO0+}$	$H_{VII}$	$DS_{V-IX}$	$NAO_{JUL}$	$NAO_{ASO}$	$D_{LO\geq 2+}$	$W_{ME}$	$W_{FV}$

**Примечание:** полужирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверные на 5%-ном уровне значимости. Обозначения переменных приведены в тексте.

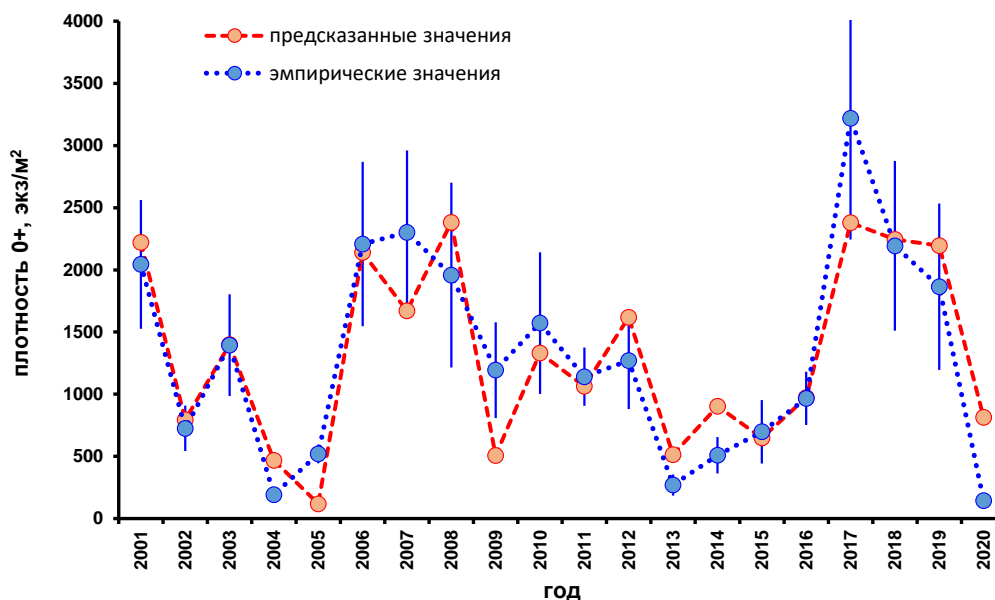
**Note:** the coefficients at 5% confidence level are highlighted in bold. Variables are explained in the text.

**Выбор регрессионной модели.** Поскольку корреляция между независимыми переменными была низкой, варианты множественного регрессионного анализа, использующие процедуру регуляризации для повышения устойчивости модели (гребневая регрессия, LASSO-регрессия и «эластичная сеть»), не использовались. Нами проанализированы модели как с ненулевым свободным членом, так и без него. В обоих случаях использованы различные методы отбора переменных — пошаговое включение, пошаговое исключение и принудительное включение всех переменных. Модели с нулевым свободным членом исключены из рассмотрения ввиду плохого качества — высокой стандартной ошибки оценки ( $SEE$ , standard error of the estimate), низкой толерантности переменных, а также сильной корреляции между некоторыми коэффициентами регрессии и между остатками и независимыми переменными.

**Результаты регрессионного анализа: факторы, влияющие на воспроизводство популяции.** Анализ регрессионных моделей с ненулевым свободным членом и различным числом переменных показал, что в подавляющее большинство моделей входят две переменные —  $H_{VII}$  и  $D_{LO \geq 2+}$ . При добавлении к такой «базовой» модели переменных  $DS_{V-IX}$ ,  $NAO_{JUL}$  и  $NAO_{ASO}$  в различных сочетаниях соответствующие им коэффициенты регрессии недостоверно отличались от нуля. Наиболее высокие значения коэффициента множественной корреляции ( $R = 0,881$ ) и наименьшая стандартная ошибка оценки ( $SEE = 446,7$ ) получены для уравнения с участием четырёх переменных —  $D_{LO \geq 2+}$ ,  $W_{FV}$ ,  $H_{VII}$  и  $W_{ME}$ :

$$D_{LO0+} = -2,46 \times D_{LO \geq 2+} + 0,26 \times W_{FV} - 15,63 \times H_{VII} - 0,73 \times W_{ME} + 4363,37. \quad (1)$$

Соответствующий модели график представлен на рис. 2. Полученная зависимость позволяет объяснить 77,6 % изменчивости зависимой переменной. Значение  $F$ -критерия (критерия Фишера) свидетельствует о высокой достоверности аппроксимации ( $F(4,15) = 13,03$ ;  $\alpha \ll 0,001$ ).



**Рис. 2.** Эмпирические и предсказанные значения плотности сеголеток *Littorina obtusata*. Показаны стандартные ошибки среднего

**Fig. 2.** The observed and predicted densities of *Littorina obtusata* yearlings. The standard errors of the mean are indicated

Анализ параметров (табл. 2) свидетельствует о высоком качестве модели. Все основные статистики были достоверны не менее чем на 5%-ном уровне значимости. Толерантность всех независимых переменных достаточно высока, что свидетельствует о слабой корреляции между ними. На величину толерантности, по-видимому, влияет наличие слабых связей в двух парах переменных —  $D_{LO\geq 2+}$  и  $W_{FV}$  ( $R = +0,30$ ) и  $H_{VII}$  и  $W_{ME}$  ( $R = +0,37$ ). Между переменными разных пар корреляция существенно слабее. Частные и получастичные корреляции во всех случаях высоки, что подтверждает наличие сильной связи между независимыми и зависимой переменными. Корреляция между коэффициентами регрессии недостоверна и не превышает по модулю 0,35. Анализ остатков показал низкий уровень корреляции между ними и независимыми переменными ( $R$  порядка  $10^{-7}$ ). Остатки хорошо ложатся на прямую нормального вероятностного графика; анализ распределения стандартизованных остатков демонстрирует, что все они находятся в пределах  $\pm 2\sigma$ . Оба показателя свидетельствуют о нормальности распределения остатков. Показатель Кука умеренно значителен только для трёх точек (2005, 2017 и 2020 гг.), однако расстояния Махаланобиса и распределение стандартизованных остатков указывают: нет оснований считать, что эти точки являются выбросами.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют, что в период проведения исследований на уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* влияли четыре переменные —  $D_{LO\geq 2+}$ ,  $W_{FV}$ ,  $H_{VII}$  и  $W_{ME}$ .

**Таблица 2.** Основные параметры уравнения регрессии для плотности сеголеток *Littorina obtusata*

**Table 2.** The main parameters of the regression equation for the density of *Littorina obtusata* yearlings

	BETA	$SE_{BETA}$	B	$SE_B$	$R_{PART}$	$R_{SPART}$	T	$t(15)$	$\alpha$
Int			4363,37	706,18				6,18	0,0000
$D_{LO\geq 2+}$	-0,6376	0,1313	-2,46	0,51	-0,782	-0,593	0,864	-4,86	0,0002
$W_{FV}$	0,5369	0,1292	0,26	0,06	0,731	0,507	0,892	4,15	0,0008
$H_{VII}$	-0,5265	0,1338	-15,63	3,97	-0,713	-0,480	0,832	-3,93	0,0013
$W_{ME}$	-0,3200	0,1318	-0,73	0,30	-0,531	-0,296	0,858	-2,43	0,0283

**Примечание:** BETA — коэффициенты уравнения регрессии, рассчитанные по стандартизованным значениям переменных;  $SE_{BETA}$  — стандартные ошибки коэффициентов BETA; B — коэффициенты уравнения регрессии, рассчитанные по исходным значениям переменных;  $SE_B$  — стандартные ошибки коэффициентов B;  $R_{PART}$  — частные корреляции;  $R_{SPART}$  — получастичные корреляции; T — толерантность переменных;  $t$  — величина  $t$ -критерия, ассоциированная с рассчитанными статистиками;  $\alpha$  — соответствующие значения вероятности; Int — свободный член уравнения. Обозначения переменных приведены в тексте.

**Note:** BETA, regression equation coefficients calculated from standardized values of the variables;  $SE_{BETA}$ , standard errors of BETA; B, regression equation coefficients calculated from initial values of the variables;  $SE_B$ , standard errors of B;  $R_{PART}$ , partial correlations;  $R_{SPART}$ , semipartial correlations; T, tolerance;  $t$ ,  $t$ -test value associated with the calculated statistics;  $\alpha$ , corresponding probabilities; and Int, intercept. Variables are explained in the text.

**Анализ отдельных факторов.** Как показывает величина стандартизованного коэффициента регрессии ( $BETA = -0,6376$ ) (табл. 2), плотность особей в возрасте двух лет и старше в наибольшей степени влияет на изменения численности сеголеток *L. obtusata*. Эти переменные находятся в отношениях, близких к противофазным ( $R = -0,35$ ;  $\alpha = 0,133$ ) (рис. 1Е).

Вторым по значению фактором ( $BETA = +0,5369$ ), влияющим на численность сеголеток, является биомасса бурых водорослей *F. vesiculosus*. Хотя корреляция между биомассой этих водорослей и плотностью сеголеток *L. obtusata* недостоверна ( $R = +0,30$ ;  $\alpha = 0,203$ ), можно видеть, что численность сеголеток в целом следует за обилием фукусов (рис. 2Б), то есть выживает тем больше молоди, чем выше биомасса *F. vesiculosus*. На этом фоне отмечены многочисленные хаотические отклонения, обусловленные, по-видимому, тем, что на выживание сеголеток *L. obtusata* влияет большое количество факторов. Вышеупомянутая тенденция нарушается только в самом



конце периода исследований (в 2018–2020 гг.). Численность моллюсков в возрасте одного года тоже изменялась почти синхронно с биомассой *F. vesiculosus* ( $R = +0,40$ ;  $\alpha = 0,082$ ) (рис. 1В). Численности *L. obtusata* в возрастной группе 2+, а также 3+ и старше следовали за биомассой фукусов с некоторым запаздыванием (рис. 1Г, Д). Это свидетельствует о том, что при высоком обилии *F. vesiculosus* выживает больше молоди *L. obtusata*. В период с 2014 по 2020 г. на фоне быстрого увеличения биомассы *F. vesiculosus* плотность литторин в возрасте 1+, 2+, 3+ и старше также возрастала.

Третьим по значению фактором ( $\text{ВЕТА} = -0,5265$ ), сопоставимым по силе воздействия с биомассой *F. vesiculosus*, является количество осадков в июле ( $H_{\text{VII}}$ ). Эта переменная отражает воздействие абиотических факторов внешней среды на воспроизводство популяции моллюсков. Плотность сеголеток находится в противофазе с количеством осадков ( $R = -0,50$ ;  $\alpha = 0,026$ ) (рис. 1Ж). Следует также отметить, что численность сеголеток *L. obtusata* отрицательно коррелирована с температурой воздуха ( $T_{\text{VI-IX}}$ ) ( $R = -0,47$ ;  $\alpha = 0,036$ ) (рис. 1З) и с продолжительностью солнечного сияния ( $DS_{\text{VI-IX}}$ ) ( $R = -0,46$ ;  $\alpha = 0,043$ ) (рис. 1И) в тёплый период. Обе эти характеристики достоверно связаны между собой ( $R = 0,84$ ;  $\alpha \ll 0,001$ ), но не коррелированы с количеством осадков в июле.

Последним по силе связи с плотностью сеголеток *L. obtusata* фактором ( $\text{ВЕТА} = -0,3200$ ) является биомасса *M. edulis*. Как и количество осадков, эта переменная находится в отношениях, близких к противофазным (рис. 1К), с плотностью сеголеток ( $R = -0,42$ ;  $\alpha = 0,069$ ). Достоверных корреляций между биомассой *M. edulis* и большинством других рассмотренных переменных не обнаружено, за исключением трёх случаев. Первое исключение — положительная связь ( $R = +0,53$ ;  $\alpha = 0,017$ ) между обилием *M. edulis* и количеством осадков в тёплый период ( $H_{\text{VI-IX}}$ ). Второе — отрицательная корреляция между биомассой мидий и общей заражённостью литторин партенитами трематод ( $R = -0,59$ ;  $\alpha = 0,006$ ). Третье исключение — положительная связь между обилием *M. edulis* и биомассой *L. saxatilis* ( $R = +0,72$ ;  $\alpha < 0,001$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования выявили значительные межгодовые флуктуации плотности популяций литторин с выраженной цикличностью [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013; Sergievsky et al., 1997]. Анализируя колебания плотности популяции этих моллюсков, С. О. Сергиевский и соавторы [1997] пришли к выводу, что они обусловлены изменениями уровня воспроизводства популяции. Наши данные полностью согласуются с этим заключением: обнаруженные флуктуации на 82,5 % были обусловлены изменениями численности сеголеток.

Ранее нами было показано [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013], что квазициклические флуктуации численности обусловлены наличием внутривидовой конкуренции между сеголетками и особями *L. obtusata* в возрасте трёх лет и старше за ресурс, в качестве которого выступает *F. vesiculosus*, в условиях ограниченной ёмкости местообитания. Эти бурые водоросли — основной источник корма для литторин (и сами по себе, и за счёт микрообрастаний), а также субстрат для обитания и откладки яиц [Бескупская, 1963; Матвеева, 1974]. Численность *L. obtusata* младших возрастов (0+, 1+) следует за обилием *F. vesiculosus*, а значит, фукусы являются ключевым ресурсом, ограничивающим численность популяции литторин. О наличии внутривидовой конкуренции свидетельствует существование отношений, близких к противофазным, между количеством сеголеток, численностью и биомассой половозрелых *L. obtusata* [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013].

Полученные в ходе настоящего исследования данные хорошо согласуются с ранее сделанными наблюдениями. Ключевая роль *F. vesiculosus* как ресурса, ограничивающего плотность популяции моллюсков, подтверждается согласованными изменениями его обилия и численности

отдельных возрастных групп (рис. 1Б–Д). На это указывает и тот факт, что биомассы *L. obtusata* и *F. vesiculosus* были достоверно коррелированы ( $R = +0,55$ ;  $\alpha = 0,013$ ). Существование внутривидовой конкуренции подтверждается наличием отношений, близких к противофазным, между численностью сеголеток *L. obtusata* и плотностью крупных моллюсков — особей в возрасте двух лет и старше (рис. 1Е). Интересно отметить, что в настоящем исследовании, в отличие от более ранних [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013], наиболее сильная отрицательная корреляция обнаружена между плотностями сеголеток и моллюсков в возрасте двух лет и старше, а не между сеголетками и половозрелыми особями ( $\geq 3+$ ). По-видимому, это означает, что важно количество не столько половозрелых, сколько просто крупных особей *L. obtusata*. Ещё один момент, на который следует обратить внимание, — увеличение с 2014 г. плотностей моллюсков в возрасте 1+, 2+, 3+ и старше на фоне резкого возрастания биомассы *F. vesiculosus*. По-видимому, эти процессы отражают увеличение ёмкости данного местообитания. Численность сеголеток в то время также нарастала (вплоть до 2018 г.), однако потом резко сократилась (очевидно, вследствие увеличения плотности крупных литторин).

Таким образом, первая переменная в уравнении (1) — численность моллюсков в возрасте двух лет и старше — отражает уровень внутривидовой конкуренции, в то время как вторая — биомасса *F. vesiculosus* — отражает ёмкость данного местообитания, то есть его способность к поддержанию популяции *L. obtusata* определённой численности.

Важнейшим фактором, влияющим на морских животных, является солёность. Зона оптимальной солёности у беломорских *L. obtusata* ограничена сверху 34–36 ‰, а снизу — 14–16 ‰. Нижняя граница зоны переходных низких солёностей (при которых часть моллюсков ещё сохраняет активность) — 6–8 ‰ [Бергер, 1976а]. Как и у большинства морских животных [Бергер, 1986; Kinne, 1971; Remane, Schlieper, 1972], у литторин наиболее уязвимыми к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды являются особи на ранних стадиях онтогенеза. Установлено, что у близкого вида, *L. saxatilis*, в условиях пониженной солёности увеличивается уровень перинатальной и ювенильной смертности [Соколова, 1997; Sokolova, 2000]. Устойчивость литторин к снижению солёности меняется в течение года и максимальна в весенне-летний период [Бергер, 1976b].

Связь между количеством осадков и уровнем воспроизводства популяции *L. obtusata* обусловлена, очевидно, колебаниями солёности при выпадении осадков. Наличие связи между количеством осадков и солёностью (уровнем опреснения) подтверждено данными В. М. Хайтова [2008; 2009; 2010]. Средняя солёность летом 2007, 2008 и 2009 гг. в Южной губе острова Рязков составила 18,8, 19,9 и 20,2 ‰ соответственно, в то время как количество осадков в период с ноября предыдущего года по август текущего (по данным метеостанции в Кандалакше) — 561, 514 и 501 мм. По-видимому, воздействие осадков на молодь *L. obtusata* обусловлено в первую очередь распреснением поверхностного слоя морской воды непосредственно в момент их выпадения. Массовая откладка яиц *L. obtusata* происходит в конце мая — начале июля. Продолжительность эмбрионального развития *L. obtusata* составляет около месяца, поэтому большая часть молоди вылупляется в конце июня — начале июля [Козминский, 2006; Кузнецов, 1960; Матвеева, 1974]. Логично предположить, что молодь *L. obtusata* наиболее чувствительна к опреснению сразу после вылупления, что, видимо, и объясняет отрицательную корреляцию между плотностью сеголеток *L. obtusata* и количеством осадков в июле.

Таким образом, третья переменная в уравнении (1) характеризует воздействие факторов окружающей среды (в данном случае — осадков) на воспроизводство популяции литторин.

Как показывают полученные результаты, численность сеголеток *L. obtusata* также отрицательно коррелирована с температурой и продолжительностью солнечного сияния в тёплый период. Следовательно, выживаемость молоди должна быть ниже, если лето тёплое и солнечное.

Это заключение подтверждается как литературными данными, так и нашими собственными наблюдениями. В частности, для *Littorina plena* показано [Chow, 1989], что высокая температура может быть причиной массовой гибели моллюсков. При увеличении температуры воды до значений выше +22 °C у *L. obtusata* растут смертность молоди и частота эмбриональных уродств [Козминский и др., 2008]. Температура достоверно коррелирована с продолжительностью солнечного сияния. Очевидно, в ясную погоду воздух нагревается сильнее, что, в свою очередь, приводит к большему нагреву поверхностного слоя морской воды и поверхности субстратов во время отлива. И то, и другое может обуславливать увеличение смертности молоди. В то же время продолжительность солнечного сияния имеет, по-видимому, и самостоятельное значение, так как в ясную, солнечную погоду возрастает риск гибели молоди вследствие обсыхания.

Тем не менее ни одна, ни вторая из вышеупомянутых переменных не вошла в полученное нами уравнение (1). Скорее всего, это объясняется тем, что для *L. obtusata* солёность морской воды имеет более важное значение, чем возможность перегрева или высыхания. Между тем оба этих фактора могут выйти на первый план при изменении условий существования популяции. В уравнение (1) не вошли также значения индекса североатлантического колебания ( $NAO_{JUL}$  и  $NAO_{ASO}$ ). Судя по всему, так произошло потому, что это интегральные показатели, подспудно «учитывающие» и осадки, и температуру, в силу чего связь с ними должна быть слабее.

Наличие связи между биомассой *M. edulis* и уровнем воспроизводства популяции *L. obtusata* несколько неожиданно. Объяснить его возможно двояко: связь может быть обусловлена, во-первых, существованием некоего общего фактора, с которым скоррелированы обе переменные, во-вторых — наличием межвидовых взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata*.

Из числа рассмотренных в настоящем исследовании переменных единственным реальным кандидатом на роль общего фактора, влияющего одновременно на воспроизводство популяции *L. obtusata* и на обилие *M. edulis*, является, по нашему мнению, количество осадков, которое скоррелировано как с воспроизводством популяции *L. obtusata*, так и с биомассой *M. edulis*. Отрицательная связь между количеством осадков и уровнем воспроизводства популяции литторин обсуждалась нами ранее. Положительная корреляция между количеством осадков и биомассой *M. edulis* может быть объяснена ростом количества биогенных элементов, поступающих в Кандалакшский залив со стоками пресных вод с материка при увеличении количества осадков, и, соответственно, более бурным развитием фито- и зоопланктона, который является пищей *M. edulis*. Кроме того, нельзя исключать существование некоего общего фактора, не учтённого в данной работе.

Конкурентные взаимодействия между разными видами моллюсков достаточно распространены, хотя их возникновение, по-видимому, видоспецифично, и во многих случаях межвидовая конкуренция не обнаружена [Watz, Nyqvist, 2022]. В результате межвидовой конкуренции могут происходить разделение экологических ниш совместно обитающих видов моллюсков [Golikov et al., 2020; Kimura, Chiba, 2010], увеличение смертности [Baker, 2021; Espinosa et al., 2006], а также изменение интенсивности питания [Smallridge, Kirby, 1988], скорости роста [Aguilera, Navarrete, 2012; Campbell et al., 2015; Yamada, Mansour, 1987], индивидуальной плодовитости особей и уровня воспроизводства популяции [Rollo, 1983].

Предпосылки к возникновению конкурентных взаимодействий между *M. edulis* и *L. obtusata* действительно существуют. Оба вида используют макрофиты вообще и фукусы в частности в качестве субстрата для обитания. Для *L. obtusata* водоросли *F. vesiculosus* являются основным субстратом для обитания, питания и откладки яиц. В случае *M. edulis* это только один из возможных субстратов для поселения, однако, как показывают наши данные, даже если на фукусах живёт всего 5 % мидий, их биомасса уже будет эквивалентна таковой *L. obtusata*. Конкурентные отношения между литторинами и мидиями могут быть косвенными — в том случае, если площадь

субстрата, пригодного для обитания сеголеток *L. obtusata*, существенно сокращается. Более реальным, однако, представляется наличие прямой конкуренции, связанной с выделением *M. edulis* каких-то биологически активных веществ (репеллентов или метаболитов). В таком случае в конкуренции могут участвовать не только мидии, которые живут на фукусах, но и моллюски, прикрепленные к подлежащему субстрату. Это предположение согласуется с литературными данными: показано, в частности, что мидии способны вытеснять с субстрата как других моллюсков, так и ракообразных [Золотницкий, 2011].

Таким образом, четвертый компонент уравнения (1) — биомасса *M. edulis* — может свидетельствовать о наличии межвидовой конкуренции или являться результатом наличия общего фактора, с которым коррелированы и плотность сеголеток литторин, и биомасса мидий. Для проверки сделанных предположений необходимы дополнительные исследования.

Следует отметить, что было бы логичным ожидать также наличия межвидовых конкурентных взаимодействий с близкородственным совместно обитающим видом моллюсков — *L. saxatilis*. Тем не менее нами не выявлено существенных связей между показателями обилия *L. saxatilis* (биомассой или численностью различных возрастных групп) и воспроизводством популяции *L. obtusata*. Показатели обилия *L. saxatilis* не «включаются» в итоговое уравнение — ни как альтернатива биомассе *M. edulis*, ни дополнительно к обилию мидий. Заметим, что отсутствие значимого воздействия со стороны *L. saxatilis* на воспроизводство популяции *L. obtusata* не исключает всё же возможности обратного воздействия, так как межвидовые конкурентные отношения не обязательно симметричны [Aguilera, Navarrete, 2012; Espinosa et al., 2006].

Ещё одним фактором, влияющим на воспроизводство популяции моллюсков, может быть воздействие паразитов. В беломорских литторинах паразитирует десять видов трематод. При этом, как упомянуто выше, все обнаруженные виды сосальщиков вызывают полную паразитарную кастрацию моллюсков [Галактионов, 1993; Ганжа, Гранович, 2008; Гранович, Сергиевский, 1990], а значит, в той или иной степени влияют на репродуктивный потенциал их популяции. В ряде случаев показано, что паразитарный пресс приводит к существенному снижению уровня воспроизводства популяции хозяина [Brown et al., 1988; Kohler, Wiley, 1992]. Между тем известны и другие случаи — когда воздействие паразитов не оказывало заметного влияния на популяционный уровень [Kube et al., 2006]. В своём исследовании мы не обнаружили заметной связи между численностью сеголеток и уровнем заражённости популяции ( $R = +0,028$ ;  $\alpha = 0,906$ ). Так как общая экстенсивность инвазии была относительно невелика (от 4 до 15 % в различные годы), это можно объяснить низким уровнем заражённости. Сходным образом влияние заражения на уровень воспроизводства популяции *L. obtusata* в обследованном нами местообитании не было зарегистрировано С. О. Сергиевским с соавторами [1997], хотя экстенсивность инвазии в рассмотренный ими период (1982–1995 гг.) была существенно выше (20–60 %). Влияние заражения на воспроизводство изученной популяции не выявили также А. И. Гранович и А. Н. Максимович [2013], но ими была обнаружена отрицательная корреляция между плотностью популяции хозяина в текущем году и экстенсивностью инвазии трематод в предыдущем году, обусловленная гибелью инфицированных особей среднего возраста. Кроме того, была выявлена положительная связь между экстенсивностью инвазии трематодами в предыдущем году и численностью *L. obtusata* в возрасте одного года в текущем году. Последний результат хорошо согласуется с нашими наблюдениями о существовании внутривидовой конкуренции между взрослыми особями и молодью литторин [Козминский, 2017, 2020; Kozminsky, 2013; настоящее исследование]. Обнаруженная вышеупомянутыми авторами положительная корреляция, скорее всего, объясняется высвобождением дополнительных ресурсов (бурые водоросли *F. vesiculosus*) при гибели взрослых заражённых особей, благодаря чему выживает больше молоди.

**Заключение.** Большинство проанализированных нами переменных было исключено из анализа вследствие низкой релевантности или сильной коррелированности с другими переменными. Набор переменных, отобранных для множественного регрессионного анализа или вошедших в итоговую зависимость (1), по-видимому, не случаен: все они отражают условия обитания моллюсков (биотические и абиотические) и так или иначе могут быть связаны с уровнем воспроизводства популяции *Littorina obtusata*. В частности, биомасса *Fucus vesiculosus* отражает обилие ключевого ресурса, ограничивающего численность популяции *L. obtusata*. Плотность моллюсков в возрасте двух лет и старше характеризует уровень внутривидовой конкуренции между сеголетками и крупными особями. Двустворки *Mytilus edulis* являются одним из самых массовых литоральных видов, использующих, как и литорины, фукусы в качестве субстрата для обитания, в силу чего между ними возможна межвидовая конкуренция. Четыре климатические переменные ( $H_{VII}$ ,  $DS_{V-IX}$ ,  $NAO_{JUL}$  и  $NAO_{ASO}$ ) отражают условия обитания молоди в течение первого года её жизни. Из них наиболее важную роль играет количество осадков, вошедшее в итоговое уравнение регрессии (1) и характеризующее уровень распреснения поверхностного слоя морской воды.

Полученное уравнение (1) имеет ясный биологический смысл. Оно показывает, что в период исследований воспроизводство популяции *L. obtusata* определялось как внутривидовыми факторами, так и факторами внешней среды (и биотическими, и абиотическими). Совершенно очевидно, что на воспроизводство популяции *L. obtusata* должно влиять значительно большее число факторов, чем было выявлено в ходе настоящего исследования. Уровень воздействия факторов и их состав могут измениться при изменении условий существования популяции: на первый план могут выйти другие факторы.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ЗИН РАН № 122031100283-9. На разных этапах исследование было также поддержано грантом РФФИ № 05-04-48056, программами фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и «Биологическое разнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» и программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».*

**Благодарности.** Выражаю искреннюю признательность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника и Беломорской биологической станции ЗИН РАН за поддержку многолетних мониторинговых исследований на острове Ряжков. Я глубоко признателен экипажам НИС «Беломор» и «Профессор Владимир Кузнецов» за техническую помощь, оказанную при выполнении работы. Пользуясь случаем, хочу выразить глубокую признательность сотрудникам заповедника и биостанции, оказавшим в разное время ту или иную помощь в проведении исследования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солёности некоторых литоральных беломорских моллюсков // *Солёностные адаптации водных организмов*. Ленинград : ЗИН РАН, 1976а. С. 59–111. (Исследования фауны морей ; вып. 17 (25)). [Berger V. Ya. About the adaptation of some intertidal snails of the White Sea to salinity changes. In: *Salinity Adaptations of the Aquatic Animals*. Leningrad : ZIN RAN, 1976a, pp. 59–111. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 17 (25)). (in Russ.)]
2. Бергер В. Я. Сезонные изменения чувствительности беломорского моллюска *Littorina obtusata* (L.) к солёности среды обитания // *Солёностные адаптации водных организмов*. Ленинград : ЗИН РАН, 1976б. С. 155–159. (Исследования фауны морей ; вып. 17 (25)). [Berger V. Ya. The season changes of sensitivity of the White Sea snail *Littorina obtusata* (L.) to environmental salinity. In: *Salinity Adaptations of the Aquatic Animals*. Leningrad : ZIN RAN, 1976b, pp. 155–159. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 17 (25)). (in Russ.)]
3. Бергер В. Я. *Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности среды*. Ленинград : Наука, 1986. 216 с. (Исследования фауны морей ;

- вып. 32 (40)). [Berger V. Ya. *Adaptations of Marine Molluscs to Environmental Salinity Changes*. Leningrad : Nauka, 1986, 216 p. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 32 (40)). (in Russ.)]
4. Бескупская Т. И. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря // *Труды Кандалакшского государственного заповедника*. 1963. Вып. 4. С. 135–158. [Beskupskaya T. I. Pitaniye nekotorykh massovykh litoral'nykh bespozvonochnykh Belogo morya. *Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1963, iss. 4, pp. 135–158. (in Russ.)]
  5. Галактионов К. В. *Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae)*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1993. 190 с. [Galaktionov K. V. *Zhiznennyye tsikly trematod kak komponenty ekosistem (opyt analiza na primere predstavitelei semeistva Microphallidae)*. Apatity : Izd-vo KNTs RAN, 1993, 190 p. (in Russ.)]
  6. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «pygmaeus» (Trematoda: Microphallidae) // *Эколого-паразитологические исследования северных морей / ред. Ю. И. Полянский*. Апатиты : Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1984. С. 8–41. [Galaktionov K. V., Dobrovolsky A. A. Opyt populyatsionnogo analiza zhiznennykh tsiklov trematod na primere mikrofallid gruppy “pygmaeus” (Trematoda: Microphallidae). In: *Ekologo-parazitologicheskie issledovaniya severnykh morei / Yu. I. Polyansky (Ed.)*. Apatity : Izd-vo Kol'skogo filiala AN SSSR, 1984, pp. 8–41. (in Russ.)]
  7. Ганжа Е. В., Гранович А. И. Изменение строения пениальных желёз самцов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* под влиянием заражения партенитами трематод // *Паразитология*. 2008. Т. 42, № 1. С. 13–22. [Ganzha E. V., Granovich A. I. Modification of the structure of penial glands in males of the intertidal molluscs *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* under the influence of the infestation by trematode parthenites. *Parazitologiya*, 2008, vol. 42, no. 1, pp. 13–22. (in Russ.)]
  8. Гранович А. И., Сергиевский С. О. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // *Зоологический журнал*. 1990. Т. 69, № 8. С. 32–41. [Granovitch A. I., Sergiyevsky S. O. Assessment of the reproductive structure of mollusc populations, *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda, Prosobranchia) in the White Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1990, vol. 69, no. 8, pp. 32–41. (in Russ.)]
  9. Золотницкий А. П. О влиянии крупномасштабного культивирования мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) на экосистему шельфовой зоны Чёрного моря // *Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2011. Т. 24 (63), № 4. С. 73–82. [Zolotnitsky A. P. Large-scale cultivation on the influence of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) on the ecosystem of the Black Sea shelf zone. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V. I. Vernadskogo. Seriya “Biologiya, khimiya”*, 2011, vol. 24 (63), no. 4, pp. 73–82. (in Russ.)]
  10. Козминский Е. В. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2006. Т. 85, № 2. С. 146–157. [Kozminsky E. V. Determination of age in *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 85, no. 2, pp. 146–157. (in Russ.)]
  11. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Методика изучения наследования признаков окраски раковины у моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 5. С. 614–619. [Kozminsky E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A methodology of studying the inheritance of shell color in mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 5, pp. 614–619. (in Russ.)]
  12. Козминский Е. В. Внутривидовая конкуренция как причина изменений численности популяции у беломорских моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae) // *Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря : материалы XIII Всероссийской конференции с международным участием, Санкт-Петербург, 17–20 октября 2017 г.* Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2017. С. 112–114. [Kozminsky E. V. Vnutrividovaya konkurentsia kak prichina izmenenii chislennosti populyatsii u belomorskikh

- mollyuskov *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae). In: *Izuchenie, ratsional'noe ispol'zovanie i okhrana prirodnnykh resursov Belogo morya* : materialy XIII Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Saint Petersburg, 17–20 October, 2017. Saint Petersburg : Zoologicheskii institut RAN, 2017, pp. 112–114. (in Russ.)]
13. Козминский Е. В. Многолетняя динамика численности популяции литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* (Gastropoda: Littorinidae) в Южной губе о. Ряжков (Кандалакшский государственный природный заповедник) // *Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем* : сборник материалов XVI Международной научной экологической конференции, посвящённой памяти Александра Владимировича Присного, Белгород, 24–26 ноября 2020 г. / отв. ред. Ю. А. Присный. Белгород : ИД «БелГУ» : НИУ «БелГУ», 2020. С. 47–50. [Kozminsky E. V. Mnogoletnyaya dinamika chislennosti populyatsii litoral'nykh mollyuskov *Littorina obtusata* i *L. saxatilis* (Gastropoda: Littorinidae) v Yuzhnoi gube o. Ryazhkov (Kandalakshskii gosudarstvennyi prirodnyi zapovednik). In: *Prostranstvenno-vremennye aspekty funktsionirovaniya biosistem* : sbornik materialov XVI Mezhdunarodnoi nauchnoi ekologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi pamyati Aleksandra Vladimirovicha Prsnogo, Belgorod, 24–26 November, 2020 / Yu. A. Prisny (Ed.). Belgorod : ID “BelGU” : NIU “BelGU”, 2020, pp. 47–50. (in Russ.)]
  14. Кузнецов В. В. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 322 с. [Kuznetsov V. V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1960, 322 p. (in Russ.)]
  15. Кулачкова В. Г. Гибель птенцов обыкновенной гаги и причины, её вызывающие // *Труды Кандалакшского государственного заповедника*. 1960. Вып. 3. С. 91–116. [Kulachkova V. G. Gibel' ptenstov obyknovnoy gagi i prichiny, ee vyzuyvayushchie. *Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1960, vol. 3, pp. 91–116. (in Russ.)]
  16. Кулачкова В. Г. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива // *Экология и морфология гаг в СССР* : [сборник научных трудов] / ред. А. А. Кищинский. Москва : Наука, 1979. С. 119–125. [Kulachkova V. G. Gel'minty kak prichina smertnosti obyknovnoy gagi v vershine Kandalakshskogo zaliva. In: *Ekologiya i morfologiya gag v SSSR* : [sbornik nauchnykh trudov] / A. A. Kishchinsky (Ed.). Moscow : Nauka, 1979, pp. 119–125. (in Russ.)]
  17. Максимович Н. В., Герасимова А. В. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (Mollusca, Bivalvia) в губе Чупа (Белое море) // *Морские и пресноводные биосистемы Севера Карелии* / под ред. А. И. Раилкина. Санкт-Петербург : Изд-во СПбГУ, 2004. С. 95–120. (Труды Биологического научно-исследовательского института ; вып. 51). [Maximovich N. V., Gerasimova A. V. Dolgovremenniy monitoring litoral'nykh poselenii dvustvorchatykh mollyuskov (Mollusca, Bivalvia) v gube Chupa (Beloe more). In: *Morskije i presnovodnye biosistemy Severa Karelii* / A. I. Railkin (Ed.). Saint Petersburg : Izd-vo SPbGU, 2004, pp. 95–120. (Trudy Biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ; iss. 51). (in Russ.)]
  18. Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // *Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей*. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. С. 65–190. (Исследования фауны морей ; вып. 13 (21)). [Matveeva T. A. Ecology and the life cycles of gastropods in the Barents and White seas. In: *Seasonal Phenomena in the Life of the White and Barents Seas*. Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1974, pp. 65–190. (Exploration of the Fauna of the Seas ; vol. 13 (21)). (in Russ.)]
  19. Наумов А. Д., Оленев А. В. *Зоологические экскурсии на Белом море* : пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных. Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1981. 175 с. [Naumov A. D., Olenev A. V. *Zoologicheskie ekskursii na Belom more* : posobie dlya letnei uchebnoi praktiki po zoologii bespozvonochnykh. Leningrad : Izd-vo LGU, 1981, 175 p. (in Russ.)]
  20. Русанова М. Н., Хлебович В. В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов // *Океанология*. 1967. Т. 7, № 1. С. 164–167. [Rusanova M. N., Khlebovich V. V. On the effects of the anomalous conditions of 1965–1966 on the White Sea fauna.

- Okeanologiya*, 1967, vol. 7, no. 1, pp. 164–167. (in Russ.)]
21. Соколова И. М. *Популяционные аспекты адаптации литоральных брюхоногих моллюсков Littorina saxatilis к пониженной солёности* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08. Санкт-Петербург, 1997. 273 с. [Sokolova I. M. *Populyatsionnye aspekty adaptatsii litoral'nykh bryukhonogikh mollyuskov Littorina saxatilis k ponizhennoi solenosti*. [dissertation]. Saint Petersburg, 1997, 273 p. (in Russ.)]
  22. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 31.05–20.08.2007 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2007 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2008. Т. 1. С. 83–88. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 31.05–20.08.2007. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2007* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2008, vol. 1, pp. 83–88. (in Russ.)]
  23. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 23.05–20.08.2008 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2008 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2009. Т. 1. С. 57–68. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 23.05–20.08.2008. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2008* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2009, vol. 1, pp. 57–68. (in Russ.)]
  24. Хайтов В. М. Динамика солёности и температуры морской воды, Южная губа, о. Рязьков, 09.06–23.08.2009 // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2009 год* / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2010. Т. 1. С. 79–90. [Khaitov V. M. Dinamika solenosti i temperatury morskoi vody, Yuzhnaya guba, o. Ryazhkov, 09.06–23.08.2009. In: *The Chronicle of Nature of the Kandalaksha Reserve, 2009* / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2010, vol. 1, pp. 79–90. (in Russ.)]
  25. Aguilera M. A., Navarrete S. A. Interspecific competition for shelters in territorial and gregarious intertidal grazers: Consequences for individual behaviour. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 9, art. no. e46205 (13 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046205>
  26. Bachelet G. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia*, 1986, vol. 142, iss. 1, pp. 233–248. <https://doi.org/10.1007/BF00026762>
  27. Baker G. H. Interactions between the land snails *Theba pisana* and *Cerņuella virgata* in the laboratory. *Journal of Molluscan Studies*, 2021, vol. 87, iss. 1, art. no. eyaa038 (6 p.). <https://doi.org/10.1093/mollus/eyaa038>
  28. Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles. *The Canadian Entomologist*, 1964, vol. 96, iss. 5, pp. 792–800. <https://doi.org/10.4039/ent96792-5>
  29. Branch G. M., Branch M. L. Experimental analysis of intraspecific composition in an intertidal gastropod, *Littorina unifasciata*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 1981, vol. 32, no. 4, pp. 573–589. <https://doi.org/10.1071/mf9810573>
  30. Brown K. M., Leathers B. K., Minchella D. J. Trematode prevalence and the population dynamics of freshwater pond snails. *The American Midland Naturalist*, 1988, vol. 120, no. 2, pp. 289–301. <https://doi.org/10.2307/2426001>
  31. Campbell S. P., Frair J. L., Gibbs J. P., Rundell R. J. Coexistence of the endangered, endemic Chittenango ovate amber snail (*Novisuccinea chittenangoensis*) and a non-native competitor. *Biological Invasions*, 2015, vol. 17, iss. 2, pp. 711–723. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0763-5>
  32. Chow V. Intraspecific competition in a fluctuating population of *Littorina plena* Gould (Gastropoda : Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1989, vol. 130, iss. 2, pp. 147–165. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90201-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90201-3)
  33. Elton C. *Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics*. Oxford : Clarendon Press, 1942, 496 p.
  34. Espinosa F., Guerra-García J. M., Fa D., García-Gómez J. C. Effects of competition on an endangered limpet *Patella ferruginea* (Gastropoda: Patellidae): Implications for conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, vol. 330, iss. 2, pp. 482–492. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.09.020>
  35. Golikov A. V., Ceia F. R., Sabirov R. M., Batalin G. A., Blicher M. E., Gareev B. I., Gudmundsson G., Jørgensen L. L., Mingazov G. Z.,



- Zakharov D. V., Xavier J. C. Diet and life history reduce interspecific and intraspecific competition among three sympatric Arctic cephalopods. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, art. no. 21506 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78645-z>
36. Granovitch A. I., Maximovich A. N. Long-term population dynamics of *Littorina obtusata*: The spatial structure and impact of trematodes. *Hydrobiologia*, 2013, vol. 706, iss. 1, pp. 91–101. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1411-7>
37. Granovitch A. I., Sergievsky S. O., Sokolova I. M. Spatial and temporal variation of trematode infection in coexisting populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2000, vol. 41, no. 1, pp. 53–64. <https://doi.org/10.3354/dao041053>
38. Hudson P. J., Dobson A. P., Newborn D. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science*, 1998, vol. 282, iss. 5397, pp. 2256–2258. <https://doi.org/10.1126/science.282.5397.2256>
39. Högstedt G., Seldal T., Breistøl A. Period length in cyclic animal populations. *Ecology*, 2005, vol. 86, iss. 2, pp. 373–378. <https://doi.org/10.1890/02-0561>
40. Kimura K., Chiba S. Interspecific interference competition alters habitat use patterns in two species of land snails. *Evolutionary Ecology*, 2010, vol. 24, iss. 4, pp. 815–825. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9339-8>
41. Kinne O. Salinity: Animals – invertebrates // *Marine Ecology: A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol. 1: *Environmental Factors*. Pt 2 / O. Kinne (Ed.). London : Wiley-Interscience, 1971, pp. 821–996.
42. Kohler S. L., Wiley M. J. Parasite-induced collapse of populations of a dominant grazer in Michigan streams. *Oikos*, 1992, vol. 65, no. 3, pp. 443–449. <https://doi.org/10.2307/3545561>
43. Kozminsky E. V. Effects of environmental and biotic factors on the fluctuations of abundance of *Littorina obtusata* (Gastropoda: Littorinidae). *Hydrobiologia*, 2013, vol. 706, iss. 1, pp. 81–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1418-0>
44. Kube S., Kube J., Bick A. A loss of fecundity in a population of mudsnails *Hydrobia ventrosa* caused by larval trematodes does not measurably affect host population equilibrium level. *Parasitology*, 2006, vol. 132, iss. 5, pp. 725–732. <https://doi.org/10.1017/s0031182005009704>
45. Lack D. L. *Population Studies of Birds*. Oxford : Clarendon Press, 1966, 247 p.
46. Lilliefors H. W. On the Kolmogorov–Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American Statistical Association*, 1967, vol. 62, iss. 318, pp. 399–402. <https://doi.org/10.1080/01621459.1967.10482916>
47. MacLulich D. A. *Fluctuations in the Numbers of the Varying Hare (*Lepus americanus*)*. Toronto : University of Toronto Press, 1937, pp. 1–136. (University of Toronto Studies, Biological Series ; vol. 43). <https://doi.org/10.3138/9781487583064>
48. Petraitis P. S. Effects of intraspecific competition and scavenging on growth of the periwinkle *Littorina littorea*. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, vol. 236, pp. 179–187. <https://doi.org/10.3354/meps236179>
49. Remane A., Schlieper C. *Biology of Brackish Water*. 2<sup>nd</sup> ed. Stuttgart : John Wiley and Sons, 1972, 372 p. (Die Binnengewässer ; Bd 25).
50. Rollo C. D. Consequences of competition on the reproduction and mortality of three species of terrestrial slugs. *Researches on Population Ecology*, 1983, vol. 25, iss. 1, pp. 20–43. <https://doi.org/10.1007/BF02528782>
51. Sergievsky S. O. Populational approach to the analysis of the periwinkle *Littorina obtusata* (L.) invasions with the trematode parthenitae. *Helminthologia*, 1985, vol. 22, iss. 1, pp. 5–14.
52. Sergievsky S. O., Granovitch A. I., Sokolova I. M. Long-term studies of *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* populations in the White Sea. *Oceanologica Acta*, 1997, vol. 20, no. 1, pp. 259–265.
53. Sinclair A. R. E., Chitty D., Stefan C. I., Krebs C. J. Mammal population cycles: Evidence for intrinsic differences during snowshoe hare cycles. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, vol. 81, no. 2, pp. 216–220. <https://doi.org/10.1139/z03-006>
54. Smallridge M. A., Kirby G. C. Competitive interactions between the land snails *Theba pisana* (Müller) and *Ceriuella virgata* (Da Costa) from South Australia. *Journal of Molluscan Studies*, 1988, vol. 54, iss. 3, pp. 251–258. <https://doi.org/10.1093/mollus/54.3.251>
55. Sokolova I. M. Effects of salinity on the growth rate and survival of juvenile *Littorina saxatilis* gastropods from habitats with different salinity regimes. *Russian Journal of Marine Biology*,

- 2000, vol. 26, iss. 6, pp. 427–431. <https://doi.org/10.1023/A:1009498822068>
56. Watz J., Nyqvist D. Interspecific competition among terrestrial slugs. *Journal of Molluscan Studies*, 2022, vol. 88, iss. 2, art. no. eyac007 (6 p.). <https://doi.org/10.1093/mollus/eyac007>
57. Yamada S. B., Mansour R. A. Growth inhibition of native *Littorina saxatilis* (Olivi) by introduced *L. littorea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1987, vol. 105, iss. 2–3, pp. 187–196. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90171-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90171-7)

**FACTORS AFFECTING THE REPRODUCTION  
OF *LITTORINA OBTUSATA* POPULATION (GASTROPODA: LITTORINIDAE)  
IN THE WHITE SEA**

**E. Kozminsky**

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Studying the factors that affect the population size is necessary for understanding the functioning of natural ecosystems and for planning of measures for environmental protection and management. Periwinkles of the genus *Littorina* are an important component of the intertidal ecosystems in the Northern Hemisphere, but the factors involved in their population dynamics are still poorly understood. This paper presents the data obtained during monitoring surveys of *Littorina obtusata* in 2001–2020. During this period, quasi-cyclic changes in periwinkles population density were observed around the average level, which is about 2.6 thousand ind.·m<sup>-2</sup>. A total of 67 variables characterizing the state of the studied *L. obtusata* population and the effect of key environmental factors were analyzed. Fluctuations in recruitment were found to account for 83% of observed changes in population density. Multiple regression analysis showed that 78% of changes in the reproduction rate of *L. obtusata* population were determined by four variables: density of individuals aged two years and older, biomass of a brown alga *Fucus vesiculosus*, precipitation in July, and biomass of a bivalve *Mytilus edulis*. The first variable reflects the rate of intraspecific competition, the second, the ability of a given habitat to support a mollusc population of a certain size, and the third, the effect of environmental factors. The connection between the reproduction rate of periwinkle population and bivalve biomass can be explained either by the existence of some common factor with which both variables are correlated, or by the presence of interspecific interactions between *M. edulis* and *L. obtusata*.

**Keywords:** *Littorina obtusata*, population size, fluctuations in abundance, environmental factors, intraspecific competition, interspecific competition, habitat capacity