

А. В. Герасимова, Н. В. Максимович, А. А. Саминская

СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ И ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ *SERRIPES GROENLANDICUS* BRIGUIERE В ГУБЕ ЧУПА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

Двустворчатые моллюски *Serripes groenlandicus* Brigièrè широко распространены на мелководьях арктических морей [3, 5]. В последнее время значительное внимание уделяется изучению закономерностей распределения данного вида, оценке его запасов в природных акваториях, продукционных показателей популяций [7]. Это связано с тем, что *S. groenlandicus* рассматриваются как возможный промысловый объект. Промысел вида успешно ведется в Исландии и США. В Белом море *S. groenlandicus* встречается повсеместно на илисто-песчаных с примесью гравия грунтах на глубинах до 50 м [1, 4, 5, 8]. Несмотря на широкое распространение, данный вид относится к мало изученным объектам. Практически остаются не исследованными структура, динамика его поселений, закономерности роста. Способность к образованию в Белом море относительно доступных поселений с величинами плотности 40–60 экз./м² делает *S. groenlandicus* удобным модельным объектом для изучения динамики популяций. Однако в анализируемой акватории плотные поселения этого вида не распространенное явление, например наиболее обычными величинами обилия для *S. groenlandicus* в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) оказываются значения численности до 15 экз./м² [3]. С 1975 г. сотрудники кафедры ихтиологии и гидробиологии проводят мониторинг популяций *Bivalvia* в губе Чупа. При этом были обнаружены два местообитания, в которых *S. groenlandicus* образуют поселения с относительно высокой численностью. Это небольшие (до 1 га) участки илисто-песчаного пляжа на глубине 4–6 м у о. Матренин (участок 1) и песчаного пляжа на глубине 2–3 м у материка напротив о. Олений (участок 2) (рис. 1). С 1989 г. изучается многолетняя динамика структуры поселения *S. groenlandicus* в местообитании 1 [2]. На участке 2 исследования начаты летом 2001 г. Цель данной работы — сравнительный анализ структуры поселений и линейного роста *S. groenlandicus* в анализируемых местообитаниях.

Материалы и методы. В июле-августе 2001 г. на участках (см. рис. 1) осуществлен количественный учет макрозообентоса. Материал собран драгой. Оценка площади, охваченной дражными сборами, произведена с учетом уловов массовых видов дночерпателем Петерсена (с площадью захвата 0,025 м²) и зубчатым водолазным дночерпателем (с площадью захвата 0,05 м²). На каждом участке было взято 3–4 драги и 6–10 дночерпательных проб. По материалам дражных сборов определяли размерную и возрастную структуру поселения. Возраст особей оценивали по числу меток зимних остановок роста на раковине.

Линейный рост *S. groenlandicus* изучен по результатам анализа внешней морфологии раковин. Для этого у большинства особей измерена длина раковины в периоды всех зимних остановок роста. При усреднении этих данных для каждого местообитания построен групповой возрастной ряд: последовательный ряд чисел, характеризующий изменения средней длины раковины моллюсков с возрастом.

Для реконструкции роста моллюсков в местообитаниях применено уравнение Берталанфи

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

где L_t — средняя длина раковины особей в возрасте t , мм; L_t, L_∞, k и t_0 — коэффициенты. Сравнение возрастных рядов осуществлено в ходе анализа остаточных дисперсий относительно кривых роста [6]. Значимость различий между дисперсиями определяли по F-критерию ($\alpha < 0,05$).

Результаты и обсуждение. Летом 2001 г. на участке 1 в составе донного сообщества отмечено 18 таксонов макрозообентоса (табл. 1). Как уже говорилось, регулярные

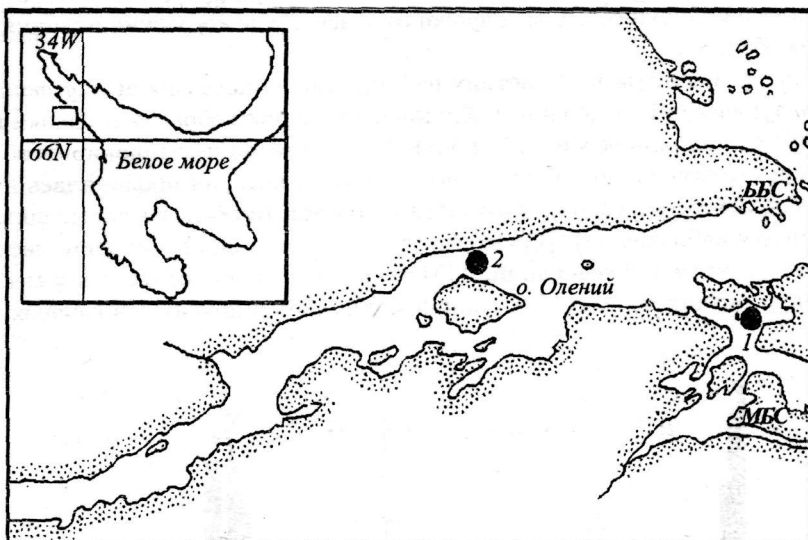


Рис. 1. Карта-схема района исследования.
1, 2 — изученные участки.

Таблица 1. Состав сообществ макрозообентоса на участках 1 и 2

Вид	№ п/п	Участок 1	Участок 2
<i>Arctica islandica</i> L.	1	+	-
<i>Ciliatocardium ciliatum</i> Fabricius	2	+	-
<i>Serripes groenlandicus</i> Bruguiere	3	+	+
<i>Nicania montagui</i> Dillwyn	4	+	+
<i>Elliptica elliptica</i> Brown	5	+	-
<i>Tridonta borealis</i> Schumacher	6	+	-
<i>Hiatella arctica</i> L.	7	+	-
<i>Macoma calcarea</i> Chemnitz	8	+	+
<i>Mya arenaria</i> L.	9	+	+
<i>Mytilus edulis</i> L.	10	+	-
<i>Crenella decussata</i> Montague	11	+	-
<i>Tonicella marmorea</i> Fabricius	12	+	-
<i>Ophiura robusta</i> Ayers	13	+	+
<i>Jaera albifrons</i> Leach	14	+	-
Gammaridae varia	15	+	-
<i>Molgula</i> sp	16	+	-
<i>Styella rustica</i> L.	17	+	-
Polychaeta varia	18	+	+
<i>Cryptonatica clausa</i> Broderip et Sowerby	19	-	+
<i>Cylichna alba</i> Brown	20	-	+
<i>Asterias rubens</i> L.	21	-	+
Cumacea varia	22	-	+
Decapoda varia	23	-	+
<i>Halicriptus spinulosus</i> Siebold	24	-	+
<i>Pectinaria hyperborea</i> Malmgren	25	-	+

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида на участке.

наблюдения за поселением *S. groenlandicus* в данном местообитании начаты в 1989 г. [2]. Наибольших величин обилия (около 30 экз./м² в среднем за 1989–1998 гг.) моллюски достигали на глубинах 4–6 м. Глубже отмечены только редкие единичные находки крупных особей.

Основные результаты многолетних наблюдений за поселением *S. groenlandicus* сводятся к следующему: 1. Поселение представлено главным образом молодыми моллюсками (86–100% составляли особи до 3–4 лет). 2. Характерна нестационарность возрастной и размерной структуры поселения *S. groenlandicus*, которая проявлялась в значительных межгодовых флуктуациях плотности сеголеток (особей, не достигших возраста 1 года к моменту наблюдения). В результате в поселении на протяжении нескольких лет доминировали особи 1–2 генераций. 3. Массовое появление сеголеток в местообитании отмечено при низких показателях обилия моллюсков в других возрастных группах.

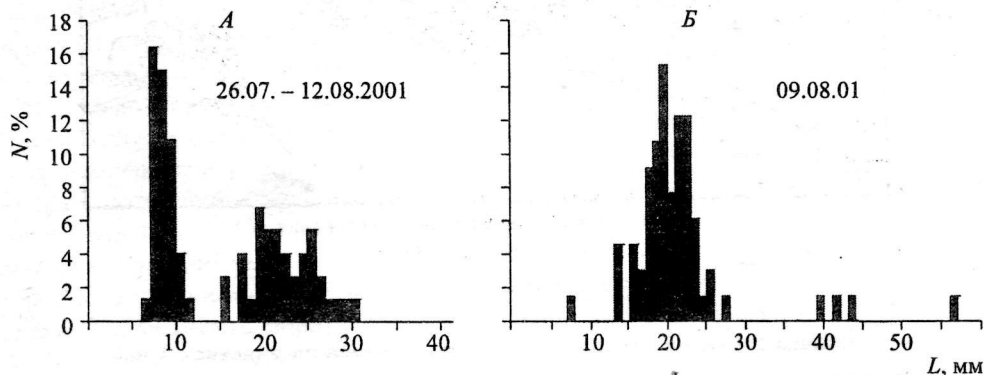


Рис. 2. Размерная структура поселения *S. groenlandicus* на участках 1 (А) и 2 (Б). По оси абсцисс — размеры моллюсков (*L*); по оси ординат — численность моллюсков (*N*).

Летом 2001 г. всего было собрано 76 особей *S. groenlandicus* при плотности поселения 65 экз./м². В размерной структуре поселения четко обособлены две группы особей (рис. 2): 6–11 мм и 15–30 мм. Эти модальные группы соответствовали моллюскам в возрасте одного года и трех лет, составивших 51 и 42% плотности поселения соответственно (табл. 2). Практически полностью отсутствовали особи в возрасте двух лет, а моллюски старше пяти лет обнаружены не были, длина раковины самой крупной особи в возрасте пяти лет составила около 30 мм.

Таблица 2. Возрастная структура поселений *Serripes groenlandicus* на участках 1 и 2 в июле–августе 2001 г.

<i>T</i> , год	Участок 1		Участок 2	
	<i>L</i> , мм	<i>N</i> , %	<i>L</i> , мм	<i>N</i> , %
1	8,0	51	11,0	8
2	—	—	19,8	85
3	21,7	42	—	—
4	27,7	3	40,8	6
5	29,3	4	—	—
6	—	—	—	—
7	—	—	55,8	2

Примечание. *T* — возраст моллюсков; *N* — численность особей в возрастных группах; *L* — средняя длина раковины; прочерк означает отсутствие особей данного возраста на участке.

Максимальный отмеченный возраст *S. groenlandicus* на данном участке составил 10 лет при длине раковины 46,4 мм [2]. Линейный рост моллюсков в поселении соответствовал модели (рис. 3) $L_t = 75,45(1 - e^{0,094(t-0,542)})$.

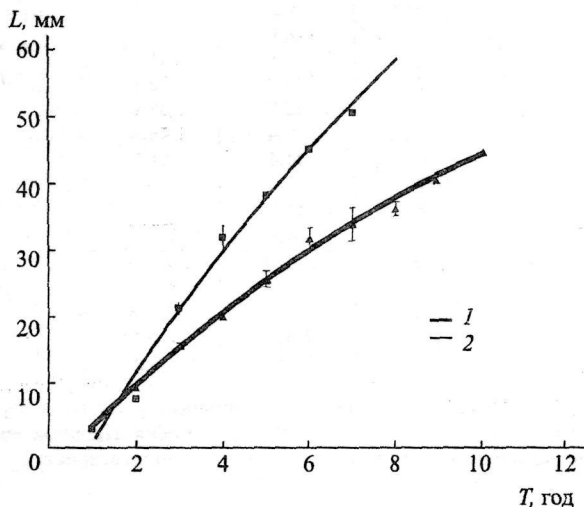


Рис. 3. Линейный рост *S. groenlandicus* на участках 1 и 2.

По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер колец) (T), по оси ординат — размер моллюсков (L); точки — средние размеры особей в периоды зимних остановок роста.

На участке 2 в составе сообщества песчаной бентали отмечено 13 таксонов макрообентоса, из которых только 5 являются общими для двух участков (см. табл. 1). Летом 2001 г. было собрано 66 особей *S. groenlandicus*. Наибольший отмеченный возраст моллюсков составил 7 лет при длине раковины особи 55,8 мм. В размерной структуре поселения отчетливо выделяется только одна модальная группа: 13–27 мм (см. рис. 2). Она в основном соответствовала моллюскам в возрасте двух лет, составляющим 85% суммарной плотности поселения (см. табл. 2). Трехлетние особи в выборке обнаружены не были. Моллюски в возрасте одного года и четырех лет вместе составили 14% от общей плотности поселения.

Характер линейного роста (см. рис. 3) *S. groenlandicus* на данном участке описывался уравнением $L_t = 142,89(1 - e^{-0,075(t-0,888)})$.

Сравнительный анализ ростовых характеристик *S. groenlandicus* в обоих исследованных поселениях (табл. 3) показал, что средняя скорость линейного роста особей на участке 2 достоверно и значительно выше, чем на участке 1 (табл. 4).

Таким образом, общей чертой структуры поселений *S. groenlandicus* в обоих местообитаниях является смещение возрастного состава поселений в сторону доминирования молодых особей (до трех лет). Однако на изученных участках преобладали моллюски разных генераций: в местообитании 1 — поколения 1998 и 2000 гг., в местообитании 2 — 1999 г.

Отсутствие сеголеток на участке 2 летом 2001 г. могло быть связано как с нерегулярностью пополнения поселения, так и с особенностями выживания молоди. Существенные межгодовые изменения численности сеголеток были выявлены и в результате анализа многолетней динамики структуры поселения *S. groenlandicus* на участке 1 [2]. Причем появление в местообитании значительного количества сеголеток сочеталось с

Таблица 3. Результаты реконструкции онтогенетического роста *S. groenlandicus* в изученных местообитаниях по меткам зимней остановки роста

Возраст	Участок 1	Участок 2
0+	3,2	3,0
1+	9,3	7,4
2+	15,8	21,4
3+	20,2	32,1
4+	26,2	38,9
5+	32,4	45,8
6+	34,4	51,5
7+	36,8	—
8+	41,0	—
9+	44,8	—
k	0,094	0,075
L_{∞}	75,45	142,89
t_0	0,542	0,888
SS	7,098	27,272
S^2	0,789	4,545

Примечание. k , L_{∞} и t_0 — коэффициенты уравнения Бергаланфи; SS — сумма квадратов отклонений; S^2 — дисперсия. Прочерк означает отсутствие сведений о размерах моллюсков в данном возрасте.

Таблица 4. Анализ остаточных дисперсий относительно моделей роста

Источник вариации	ν	SS	S^2	F	$F_{кр}$
По отдельным уравнениям	11	34,37	3,125		
По общему уравнению	14	651,61	46,544	14,9	2,74

Примечание. ν — степень свободы ($\nu = n - 3$); F — статистика и $F_{кр}$ — критическое значение критерия Фишера ($\alpha < 0,05$). Остальные обозначения, как в табл. 3.

практически полным исчезновением к этому времени особей прежде доминирующих генераций. На участке 2 летом 2001 г. доминировали представители генерации 1999 г. на фоне почти полного отсутствия моллюсков других возрастных групп. Есть основания полагать, что отсутствие сеголетов на участке 2 связано в основном с межгодовыми различиями в пополнении поселения молодью. Неежегодное пополнение молодью поселений *S. groenlandicus* отмечал Г. Н. Петерсен [12] при изучении популяций этого вида в водах западной Гренландии. Межгодовую вариабельность уровня пополнения поселений данного вида мы склонны рассматривать как отражение известных для двустворчатых моллюсков [9, 10, 11, 13] конкурентных отношений взрослых особей и спата.

Закономерности линейного роста *S. groenlandicus* изучены мало. Известно, что в северных морях максимальная продолжительность жизни моллюсков составляет 5–38 лет, при наибольшей длине раковины 9–94 мм [5, 12]. Полученные характеристики группового роста моллюсков на участке 1 (наибольшие размер раковины и продолжительность жизни составили 46 мм и 10 лет соответственно) оказались в целом близки ростовым показателям данного вида в отдельных районах Баренцева моря [5] и моря Баффина [12]. При этом нельзя согласиться с точкой зрения В. В. Кузнецова [5], утверждавшего, что в Белом море *S. groenlandicus* представлен сильно измельчавшими особями — максимальная продолжительность жизни, по его данным, не превышала пя-

ти лет, а размеры — не более 28 мм. Кроме того, скорость роста моллюсков на участке 2 была достоверно выше не только скорости роста моллюсков на участке 1, но и существенно превышала известные аналогичные параметры популяций *S. groenlandicus* в других частях ареала. Так, В. В. Кузнецов [5], сравнивая ростовые характеристики *S. groenlandicus* в различных районах Белого и Баренцева морей (рис. 4), указывал, что наибольшим темпом роста отличались особи из юго-восточной части Баренцева моря — они достигали длины 51 мм за 8 лет, в то время как отмеченные нами аналогичные показатели поселения на участке 2 составили 56 мм за 7 лет. Эти расхождения в скорости роста вполне могли быть связаны и с недостаточным количеством измерений темпа роста данного вида на поздних этапах онтогенеза. Как уже отмечалось, оба исследованных поселения в основном состояли из молодых моллюсков, особи старших возрастов имели единичную представленность. Однако характеристики темпа роста моллюсков старших возрастов на ранних этапах онтогенеза соответствовали групповым показателям, полученным нами при измерениях ростовых показателей основной части поселений. Поэтому у нас есть основания полагать, что построенные групповые возрастные ряды отражают характер роста *S. groenlandicus* в исследованных местообитаниях.

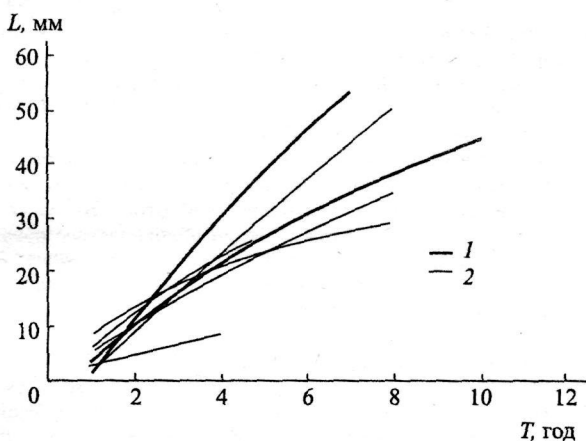


Рис. 4. Реконструкция линейного роста *S. groenlandicus* в различных районах Белого и Баренцева морей.

1 — наши данные; 2 — данные В. В. Кузнецова [5].

На данном этапе исследований у нас нет объяснений столь высокой скорости роста *S. groenlandicus* на участке 2. В литературе отмечалось [5], что негативное влияние на характер роста *S. groenlandicus* оказывает значительная амплитуда сезонных колебаний условий жизни (главным образом температуры). Однако в пределах Кандалакшского залива значительных температурных градиентов нет, и обнаруженные различия в характере роста моллюсков в разных поселениях должны иметь другое объяснение. Известно, что наряду с температурой воды большое влияние на скорость роста двустворчатых моллюсков в локальных местообитаниях оказывают и другие факторы, например условия питания, соленость, химизм воды. По-видимому, изученные участки неодинаковы по условиям обитания для *S. groenlandicus*. Об этом свидетельствуют и значительные расхождения в составе сообществ макрозообентоса в местообитаниях (см. табл. 1). В частности, из 25 таксонов, обнаруженных на двух участках, только 5 являются общими для обоих биотопов. Очевидно, скорость роста *S. groenlandicus* ока-

зывается весьма чувствительной к условиям среды характеристикой, изучение которых составит предмет ближайших наших исследований.

Статья рекомендована проф. Л. С. Краюшкиной.

Summary

Guerasimova A. V., Maximovich N. V., Saminskaya A. A. The beds structure and growth of *Serripes groenlandicus* Brigiuiere at the Chupa Inlet (The Kandalaksha Bay, the White Sea)

Comparative analysis of bed structure and growth parameters of *S. groenlandicus* in two localities of the Chupa Inlet was undertaken. The first bed inhabited silty-sand bottom at the depth of 4–6 m and the second one occupied sand sediments at the depth of 2–3 m in a high tide. Molluscs of only 1 or 2 size-classes prevailed in each location. Both beds differed essentially in respect of age structure, size-frequency distribution and growth parameters. At the location 1 molluscs of one and 3 years old comprised 90% of the total bed number, while at the plot 2 molluscs of 2 years old comprised 85% of the total bed number. At the locality 1 the maximum mollusc length and age were of 46 mm and 10 years correspondingly, at the locality 2 the oldest molluscs were 7 years old and had a shell of 56 mm long. The growth rate at the locality 2 exceeded substantially that ever reported for this species.

Литература

1. Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л., 1984.
2. Герасимова А. В., Максимович Н. В. К экологии *Arctica islandica* L. и *Serripes groenlandicus* Brigiuiere Белого моря // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2001. Вып. 4 (№ 27). С. 85–89.
3. Голиков А. Н., Скаратто О. А., Максимович Н. В., Матвеева Т. А., Федяков В. В. Фауна и экология раковинных моллюсков губы Чупа Белого моря // Исследование фауны морей. Т. 31(39). Л., 1985. С. 185–229.
4. Кудерский Л. А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Труды Карельск. отд. ГосНИОРХ, 1966. Т. 4, № 2. С. 204–371.
5. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960.
6. Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. № 4. С. 18–25.
7. Менис Д. Т. Распределение и запасы двустворчатого моллюска *Serripes groenlandicus* в юго-восточной части Баренцева моря // VIII съезд Гидробиологического общества РАН. (Калининград, 16–23 сентября 2001 года): Тезисы докладов. Т. 1. Калининград, 2001. 57 с.
8. Наумов А. Д., Луканин В. В., Ошурков В. В., Федяков В. В. Сообщества бентоса северо-западной части Онежского залива Белого моря // Повыш. продуктивн. и рационал. использ. биологич. ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 65–66.
9. Moller P. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 30. P. 33–47.
10. Moller P., Rosenberg K. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine waters. Western Sweden // Ophelia. 1983. Vol. 22, N 1. P. 33–35.
11. Olafsson E. B. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. Vol. 55, N 2. P. 171–179.
12. Petersen G. H. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the disko area of west Greenland // Ophelia. 1978. Vol. 17. P. 95–120.
13. Woodin S. A. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: Patterns of abundance // J. Mar. res. 1976. Vol. 34. P. 25–41.

Статья поступила в редакцию 14 июня 2002 г.