

ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 591.1: 591.16(268.46)

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

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

Закономерности линейного роста гидробионтов являются важной характеристикой их природных популяций прежде всего как интегрированные показатели условий, в которых находятся сравниваемые агрегации животных. Кроме того, линейные параметры относительно легко поддаются количественной оценке. Все это делает характеристики линейного роста организмов весьма удобными показателями при исследовании внутри- и межгрупповой дифференциации поселений гидробионтов по экологическим свойствам составляющих их особей. Двустворчатые моллюски относятся к одним из наиболее подходящих объектов для подобных работ из-за возможности относительно легкого определения их возраста по меткам сезонной периодичности роста на раковинах. Однако на сегодняшний день закономерности линейного роста большинства видов *Bivalvia* исследованы весьма слабо. Это касается и двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* Brigiure, широко распространенных на мелководьях арктических морей.

В работе изучается линейный рост *S. groenlandicus* в трех местообитаниях в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море). Это участок илисто-песчаного пляжа на глубине 4–6 м у о-ва Матренин (участок 1) и два участка песчаного пляжа на глубине 2–3 м у материка напротив о-ва Олений (участок 2) и у о-ва Олений (участок 3) (рис. 1). Цель исследования — сравнительный анализ линейного роста *S. groenlandicus* в местообитаниях.

На участках 1 и 2 материал собран в июле-августе 2001–2002 гг., на участке 3 — в августе 2002 г. Разовые выборки моллюсков в каждом местообитании получены с помощью драг. Возраст особей оценен по числу меток зимних остановок роста на раковине (рис. 2).

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. Всего таким образом обработано 186 особей. 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 Бер-таланфи

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

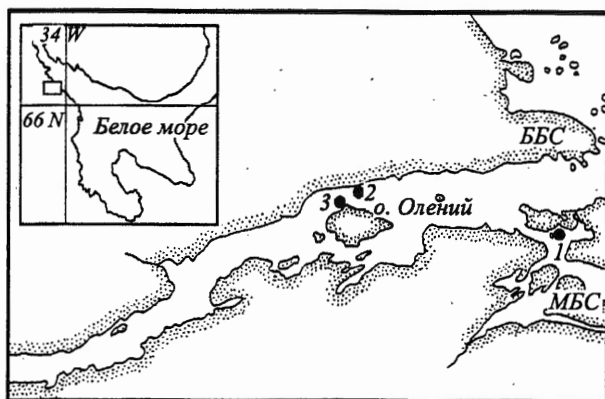


Рис. 1. Карта-схема района исследования.
1, 2, 3 — изученные участки.

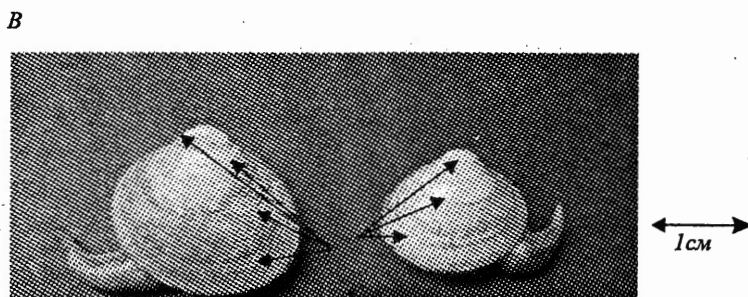
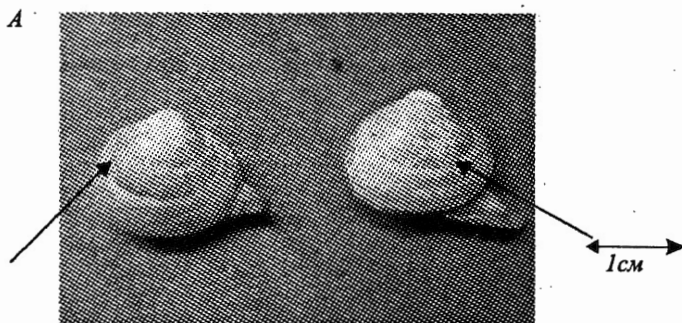


Рис. 2. Двустворчатые моллюски *Serrites groenlandicus*.

А — на фотографии представлены особи в возрасте двух лет, собранные на участке 1 в конце июня 2002 г. Стрелками показаны линии второй зимней остановки роста. Б — на фотографии представлены особи в возрасте пяти и четырех лет (слева направо), собранные на участке 1 в конце июня 2002 г. Стрелками показаны линии зимних остановок роста, начиная со второй.

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 [3]. Значимость различий между дисперсиями определяли по критерию Фишера (F). В качестве меры расстояния между сравниваемыми возрастными рядами брали частное от деления F -критерия на его критическое значение ($F_{кр.}$). Значения $F/F_{кр.}$ меньше 1 свидетельствовали о том, что на выбранном уровне значимости (в данной работе — $\alpha < 0,05$) различия между рядами случайны.

Для характеристики физико-химических условий участков летом 2002 г. во всех трех местообитаниях были взяты пробы грунта для определения содержания органических веществ и гранулометрического состава.

Результаты и обсуждение. Выбранные для исследования участки (см. рис. 1) располагались на глубинах не более 5–6 м в биотопах, характерных для *S. groenlandicus* [1]. Однако анализируемые местообитания существенно различались как по физико-химическим характеристикам донных осадков, так и по составу представленных на участках сообществ макрозообентоса.

На участке 1 содержание органических веществ в грунте было более 5%, песчаные и алеврито-пелитовые фракции представлены в донных осадках практически в равной степени — 46 и 43% соответственно (табл. 1). На участках 2 и 3 содержание органических веществ в грунте не превышало 1%, в донных осадках преобладали песчаные фракции (более 95%). Алевриты и пелиты практически отсутствовали (см. табл. 1).

Таблица 1. Характеристики участков наблюдений

Участок	Глубина, м	Содержание органических веществ в грунте, %	Гранулометрический состав грунта, %		
			галечник (частицы размером 3–10 мм)	песок (частицы размером 0,1–1,0 мм)	алевриты, пелиты, (частицы размером < 0,05 мм)
1	4–6	5	11	46	43
2	1–3	1	3	96	1
3	1–3	1	4	96	—

В составе сообществ макрозообентоса обнаружено 48 таксонов, из которых только 20 (без учета многощетинковых червей) имели частоту встречаемости в пробах не менее 50 % (табл. 2). Среди этих наиболее характерных для местообитаний представителей макрозообентоса всего 5 таксонов являлись общими для трех участков (см. табл. 1). Наибольшее сходство видового состава сообществ наблюдалось в местообитаниях 2 и 3, где из 12 часто встречающихся таксонов 8 были общими для данных биотопов (см. табл. 2).

Летом 2001–2002 гг. поселения *S. groenlandicus* на всех участках представлены в основном молодыми особями: в поселениях 2 и 3 на моллюсков не старше двух лет приходилось 80–90% численности поселений, в поселении 1 такую же долю составили особи не старше четырех лет.

Максимальные размер и возраст моллюсков в местообитании 1 достигали 42 мм и 10 лет соответственно. Линейный рост *S. groenlandicus* в поселении (рис. 3) соответствовал модели $L_t = 64,97(1 - e^{-0,109(t-0,611)})$.

Таблица 2. Характерные представители сообществ макрозообентоса на участках 1-3.

№ п/п	Вид	Участок		
		1	2	3
1	<i>Arctica islandica</i> L.	+	-	-
2	<i>Ciliatocardium ciliatum</i> Fabricius	+	-	-
3	<i>Nicania montagui</i> Dillwyn	+	-	+
4	<i>Tridonta borealis</i> Schumacher	+	+	+
5	<i>Macoma calcarea</i> Chemnitz	+	+	+
6	<i>Mya arenaria</i> L.	+	+	+
7	<i>Mytilus edulis</i> L.	+	-	-
8	<i>Crenella decussata</i> Montague	+	+	+
9	Amphipoda varia	+	-	-
10	<i>Asterias rubens</i> L.	-	+	+
11	<i>Serripes groenlandicus</i> Bruguiere	+	+	+
12	<i>Ophiura robusta</i> Ayers	-	-	+
13	<i>Cryptonatica clausa</i> Broderip et Sowerby	-	+	+
14	<i>Cylichna alba</i> Brown	-	+	+
15	Cumacea varia	+	+	-
16	<i>Hydrobia ulvae</i> Pennant	+	+	-
17	Nemertini varia	+	-	-
18	Gammaridae varia	+	-	-
19	<i>Onoba aculeus</i> Gould	+	-	-
20	<i>Ophiacanta bidentata</i> Retzius	-	-	+

Примечание. Прочерк означает, что представители данного таксона либо отсутствуют на участке, либо их частота встречаемости в дражных сборах менее 50%.

На участке 2 наибольший отмеченный возраст *S. groenlandicus* составил 7 лет при длине раковины особи 55,8 мм. Характер линейного роста (см. рис. 3) моллюсков описывался уравнением $L_t = 178,91(1 - e^{-0,057(t-0,819)})$.

На участке 3 максимальные размер и возраст изучаемого вида были 46 мм и 5 лет соответственно. Линейный рост (см. рис. 3) *S. groenlandicus* в поселении соответствовал модели $L_t = 46,56(1 - e^{-0,359(t-0,659)})$.

Сравнительный анализ ростовых характеристик моллюсков в исследованных поселениях (табл. 3, 4) показал, что средняя скорость линейного роста *S. groenlandicus* на участках 2 и 3 не имела достоверных различий (рис. 4), а скорость роста моллюсков на участке 1 была достоверно и значительно ниже, чем в других местообитаниях (см. рис. 3, 4).

Так как исследованные поселения в основном состояли из молодых особей *S. groenlandicus* (не старше 2-4 лет), при построении групповых возрастных рядов описание особенностей роста данного вида на поздних этапах онтогенеза в основном проводилось по единичным наблюдениям. Поэтому для оценки достоверности различий ростовых характеристик данного вида в изученных местообитаниях также были использованы величины годовых приростов раковины (ширина ростового кольца) моллюсков за второй-четвертый годы жизни. Сравнение годовых приростов в поселениях *S. groenlandicus* с помощью аппарата дисперсионного анализа показало, что условия местообитаний являются статистически значимым фактором и обуславливают от 21% (приросты за третий год жизни) до 54% (приросты за второй год жизни) общего варьирования годовых приростов (табл. 5). Кроме того, значительная доля их вариации

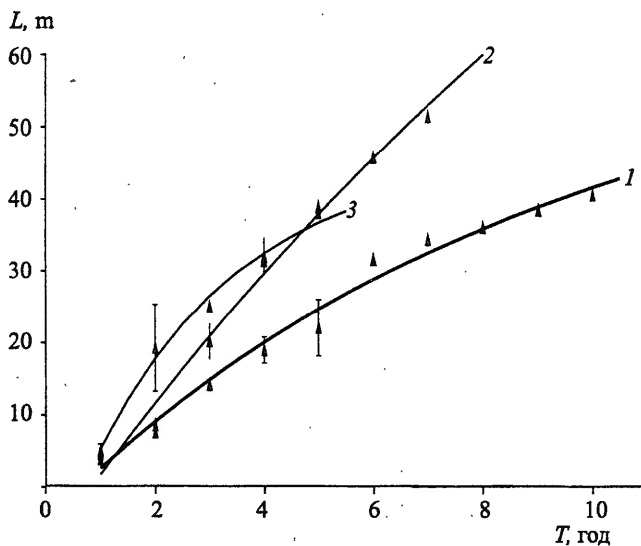


Рис. 3. Линейный рост *S. groenlandicus* на участках 1-3.

По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер колец) (T), по оси ординат — размер моллюска (L); точки — средние размеры особей в периоды зимних остановок роста (то же для рис. 5).

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

Возраст	Участок		
	1	2	3
0+	3,9	3,9	5,1
1+	8,6	7,6	19,3
2+	14,2	20,2	25,0
3+	19,0	32,1	31,5
4+	22,1	38,9	38,1
5+	31,6	45,8	—
6+	34,5	51,5	—
7+	36,1	—	—
8+	38,5	—	—
9+	40,6	—	—
k	0,109	0,057	0,359
L_{∞}	64,97	178,91	46,56
t_0	0,611	0,819	0,659
SS	22,508	30,505	7,362
S^2	2,501	5,084	1,840

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	13	60,38	4,644	—	—
По общему уравнению	19	953,12	50,164	10,80	2,47

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.

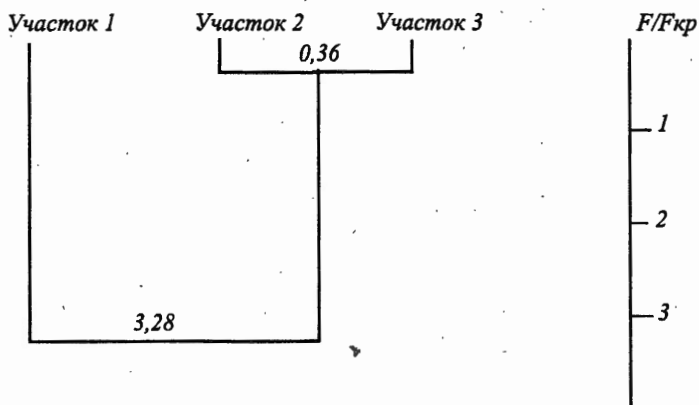


Рис. 4. Дендрограмма сходства групповых возрастных рядов *S. groenlandicus* на участках.

По оси ординат — отношение; $F/F_{кр}$, номера участков, как на рис. 1.

Таблица 5. Сравнительный анализ годовых приростов раковины *S. groenlandicus* за второй-четвертый годы жизни в местообитаниях (однофакторный дисперсионный анализ)

Источник вариации	SS	ν	S^2	F	$F_{кр}$	$H, \%$
Годовые приросты за второй год жизни						
Местообитание	189,7	2	94,8	24,4	3,25	0,54
Внутри местообитаний	143,8	37	3,9			
Годовые приросты за третий год жизни						
Местообитание	65,8	2	32,9	7,4	3,2	0,21
Внутри местообитаний	203,2	46	4,4			
Годовые приросты за четвертый год жизни						
Местообитание	51,9	2	26	6,1	3,59	0,34
Внутри местообитаний	72,2	17	4,2			

Примечание. H — сила влияния фактора. Остальные обозначения, как в табл. 3, 4.

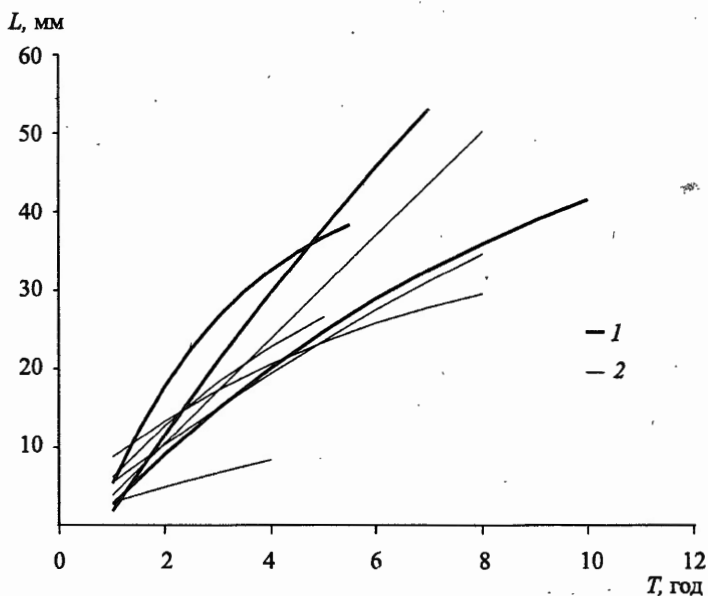


Рис. 5. Линейный рост *S. groenlandicus* в отдельных регионах Белого и Баренцева морей.

1 — наши данные, 2 — данные В. В. Кузнецова (1960).

(от 43 до 76%) определена изменчивостью ростовых характеристик моллюсков в пределах отдельных местообитаний (см. табл. 5).

Как уже отмечалось, закономерности линейного роста *S. groenlandicus* изучены мало. Известно, что в северных морях максимальная продолжительность жизни моллюсков составляет 5–38 лет при максимальной длине раковины 9–94 мм [2, 9]. Полученные нами характеристики группового роста моллюсков на участке 1 (наибольшие размер раковины и продолжительность жизни составили 42 мм и 10 лет соответственно) оказались в целом близки ростовым показателям данного вида в отдельных районах Баренцева моря [2] и моря Баффина [9]. При этом нельзя согласиться с точкой зрения В. В. Кузнецова [2], утверждавшего, что в Белом море *S. groenlandicus* представлен сильно измельчавшими особями — максимальная продолжительность жизни, по его данным, не превышала пяти лет, а размеры — не более 28 мм. Нами даже были найдены створки раковины *S. groenlandicus* размером около 65 мм, ориентировочный возраст особи составил 18 лет. Кроме того, скорость роста моллюсков на участках 2 и 3 была достоверно выше не только их скорости роста на участке 1, но и существенно превышала известные аналогичные параметры популяций *S. groenlandicus* в других частях ареала (рис. 5). Так, В. В. Кузнецов [2], сравнивая ростовые характеристики *S. groenlandicus* в различных районах Белого и Баренцева морей (см. рис. 5), 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, все исследованные

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 есть основания полагать, что построенные групповые возрастные ряды отражают характер роста *S. groenlandicus* в исследованных местообитаниях. Кроме того, значимые различия ростовых характеристик серрипесов в анализируемых биотопах были выявлены и при сравнении годовых приростов раковины за второй-четвертый годы жизни (см. табл. 5).

На данном этапе исследований у нас нет надежных объяснений столь высокой скорости роста *S. groenlandicus* на участках 2 и 3. В литературе отмечалось [2], 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. Такие данные есть для *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Arctica islandica* [4, 5, 6, 7, 8, 10, 11].

Возможно следующее объяснение различий ростовых характеристик серрипесов в исследованных поселениях. *S. groenlandicus* являются фильтраторами, и, вероятно, обеспеченность их пищей в природных биотопах в значительной степени зависит от интенсивности гидродинамики. Косвенными показателями интенсивности гидродинамики могут служить характеристики донных осадков, например содержание органических веществ в грунте и его гранулометрический состав. Возможно, значительная доля органических веществ и мелкозернистых фракций в донных осадках на участке 1 (см. табл. 1) свидетельствует о меньшей активности гидродинамических процессов в данном биотопе по сравнению с другими изученными местообитаниями. Это лишь предварительные результаты. Дальнейшее изучение характера роста *S. groenlandicus* в анализируемых биотопах, особенно причин неоднородности ростовых показателей данного вида в пределах локальных местообитаний, составит предмет ближайших наших исследований.

Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.

Summary

A. V. Guerassimova, N. V. Maximovich, A. A. Saminskaya The growth length of *Serripes groenlandicus* Briguere at the Chupa Inlet (The Kandalaksha Bay, the White Sea).

The growth of *Serripes groenlandicus* Briguere in three localities of the Chupa Inlet (Kandalaksha bay, White sea) has been studied: a silty-sand bottom at the depth of 4-6 m (locality 1) and two localities of a sand bottom at the depth of 2-3 m in a high tide (sites 2 and 3). At locality 1 the maximum mollusk length and age were of 42 mm and 10 years, correspondingly, at locality 2 the oldest molluscs were of 7 years old and had a shell length of 56 mm. At locality 3 the maximum mollusk length and age were of 46 mm and 5 years, correspondingly. No reliable differences were found of *S. Groenlandicus* growth rate at localities 2 and 3, and the growth rate of molluscs at locality 1 was lower than that in the other localities. The differences of *S. Groenlandicus* growth parameters in the beds studied are considered in connection with differences of physico-chemical conditions of the localities.

Литература

1. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Максимович Н. В., Матвеева Т. А., Федяков В. В. Фауна и экология раковинных моллюсков губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 31(39). Л., 1985. С. 185–229.
2. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960.
3. Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. № 4. С. 18–25.
4. Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология. 1992. № 5. С. 71–72.
5. Beukema J. J., Cadee C. C., Jonsen J. J. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation availability of food // Biol. Benthic. Org. 11th Eur. Symp. Mar. Biol. Galway, 1976. Galway, 1977. P. 69–77.
6. Dare P. J. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England // Fishery Investigations. Ser. II. 1976. Vol. 28, N. 1. P. 1–25.
7. Josefson A. B., Jensen J. N., Nielsen T. G., Rasmussen B. Growth parameters of a benthic suspension feeder along a depth gradient across the pycnocline in the southern Kattegat, Denmark // Mar. ecol. progr. ser. 1995. Vol. 125. P. 107–115.
8. Nichols Frederic H., Thomson Janet K. Seasonal growth in the bivalve *Macoma balthica* near the southern limit of its range // Estuaries. 1982. Vol. 5, N 2. P. 110–120.
9. 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.
10. Seed R. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on Exposed Rocky Shores. II. Growth and Mortality // Oecologia. 1969. Vol. 3, N 3–4. P. 317–350.
11. Witboard R. Growth variations in *Arctica islandica* L. (Mollusca): a reflection of hydrography-related food supply // ICES. J. Mar. Sci. 1996. Vol. 53, N 6. P. 981–987.

Статья поступила в редакцию 14 июня 2003 г.