

А. В. Герасимова, Н. Ю. Ивонина, Н. В. Максимович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *MYTILUS EDULIS* L. (MOLLUSCA, BIVALVIA) В АКВАТОРИЯХ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

Изучали линейный рост *Mytilus edulis* в девяти местообитаниях Кандалакшского залива (Белое море), расположенных от среднего горизонта литорали до верхней сублиторали (до глубины 0,5 м). В каждом местообитании оценивали интенсивность фоновой гидродинамики с помощью гипсовых шаров. Показано, что основные различия в групповых ростовых характеристиках мидий на исследованных участках сопряжены со степенью подвижности омывающих местообитания вод и (или) продолжительностью осушения. В средней литорали определяющим обстоятельством снижения скорости роста мидий является именно большая продолжительность периода осушения. В условиях малой осушки (нижняя литораль и верхняя сублитораль) изменения средней скорости роста моллюсков, очевидно, прямо связаны с интенсивностью гидродинамики. При этом вариация индивидуальных показателей роста мидий в пределах одного местообитания значительно превышала размах различий групповых оценок. Основная причина внутренней неоднородности поселений *Mytilus edulis* по ростовым характеристикам особей, по-видимому, обусловлена влиянием стартовых (во втором сезоне роста) размеров моллюсков на темп их роста впоследствии. Библиогр. 56 назв. Ил. 7. Табл. 4.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, *Mytilus edulis*, линейный рост, гидродинамика, Белое море.

THE LENGTH GROWTH RATE VARIABILITY OF *MYTILUS EDULIS* L. (MOLLUSCA, BIVALVIA) IN THE WATERS OF THE KERET ARCHIPELAGO (KANDALAKSHA GULE, THE WHITE SEA)

A. V. Gerasimova, N. Yu. Ivonina, N. V. Maximovich

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; agerasimova64@mail.ru, ejikvtumanepiter@rambler.ru, nicmax1950@mail.ru

Length growth of *Mytilus edulis* was studied in 9 locations at the Kandalaksha Gulf (the White Sea), situated from the middle intertidal zone to upper subtidal zone (to a depth of 0.5 m). In the each location hydrodynamics intensity was determined using plaster balls. It has been shown that the main differences of the group growth characteristics of mussels in the locations studied were associated with the intensity of water exchange and (or) duration of air exposure. In the middle intertidal zone a primary reason for the decrease of the mussel growth rate is obviously a long duration of air exposure. Changes in the average growth rate of mussels after short duration air exposure (low intertidal and subtidal zones), were apparently directly related with the intensity of hydrodynamics. However, the variability of individual growth rates within a single mussel location greatly exceeded the variations of group growth characteristics. The main reason of *Mytilus edulis* bed internal heterogeneity apparently was due to the effect of mollusc initial size (to the second season of growth) on their growth rate subsequently. Refs 56. Figs 7. Tables 4.

Keywords: bivalvia, *Mytilus edulis*, length growth, hydrodynamics, the White sea.

Широко распространенные в высоких широтах Бореарктики двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* L. отличаются очень пластичными популяционными показателями [1–8]. Благодаря специфике прикрепленного образа жизни (взрослые особи практически лишены способности перемещаться) *M. edulis* оказываются удобными модельными объектами в демэкологии [9], поскольку следует ожидать, что популяционные показатели вида (в частности характеристики линейного ро-

А. В. Герасимова (agerasimova64@mail.ru), Н. Ю. Ивонина (ejikvtumanepiter@rambler.ru), Н. В. Максимович (nicmax1950@mail.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

ста) в локальных местообитаниях должны отражать своеобразие именно данных условий обитания моллюсков. Исследований линейного роста мидий в различных районах распространения проводилось так много, что их практически невозможно перечислить [1, 7, 8, 10–18 и мн. др.]. Во многом это объясняется промысловым значением *M. edulis*. К настоящему времени описана как широтная вариабельность ростовых характеристик мидий, прежде всего обусловленная различиями температурных режимов акваторий [10, 13, 17], так и изменчивость роста *M. edulis* в пределах локальных местообитаний [1, 8, 11, 12, 17, 19]. При этом показано, что вариабельность показателей скорости роста моллюсков в гетеротопной среде одной акватории и в пределах ареала вида может быть вполне сопоставима [8, 20]. Изменчивость ростовых характеристик мидий в разных местообитаниях одного и того же района исследователи в основном связывали с местными различиями солености [15, 16, 18, 21], гидродинамических характеристик [17, 22, 23], условий питания [7, 16, 22, 24] и др. Под условиями питания обычно понимают количество и качество взвешенного органического вещества, продолжительность осушения, плотность популяций, скорость течения воды и т. п. Косвенными, но надежными показателями условий питания фильтраторов-сестонофагов являются интенсивность гидродинамики, а для литоральных видов также длительность осушки. Хотя вариабельность ростовых показателей *M. edulis* в разных местообитаниях весьма часто объясняли различиями именно в условиях питания, например, сравнивая скорость роста мидий в литоральных и сублиторальных поселениях [1, 4, 7, 11, 12, 24–28], — ранжировать типичные местообитания мидий по условиям питания на количественном уровне никто не пытался. В Белом море мидии обитают практически повсеместно, расселяясь от верхних горизонтов литорали до глубин 50–70 м [1, 2, 4, 29, 30], но сплошные скопления (банки) они образуют на каменистых мелководьях (глубина до 1 м) с сильными приливо-отливными течениями. Нами было выбрано несколько типичных местообитаний *M. edulis* в окрестностях Морской биологической станции СПбГУ (район Керетского архипелага, Кандалакшский залив), различающихся по продолжительности осушения и визуально по интенсивности гидродинамики. Цель исследования состояла в сравнительной оценке влияния этих факторов на скорость линейного роста мидий.

Материал и методика

Материал собран в июле—августе 2006 г. отдельно в среднем (СГЛ) и нижнем (НГЛ) горизонтах литорали и в верхней сублиторали (ВСЛ, до глубины 0,5 м) (в дальнейшем — станции) в трех местообитаниях, расположенных в районе Морской биологической станции СПбГУ. Анализируемые местообитания (рис. 1): каменистая бенталь о-ва Матренин (участок 1) и каменистая с валунами бенталь в узкости пролива Подпахта (участок 2), находящиеся в условиях сильных приливо-отливных течений, а также затишной отрезок заиленного песчано-каменистого пляжа у южной оконечности о-ва Кереть (участок 3). Горизонт литорали определяли, руководствуясь схемой Л. Вайана [31, 32], основанной на особенностях приливного цикла. Все сборы материала были приурочены к малой воде и уровню отлива от 0,3 до 0,4 м. В нижнем горизонте литорали пробы брали по урезу воды (от +30 до +40 см над нулем глубин), в средней литорали — примерно на уровне +70 см над нулем глубин.

Мидии были собраны вместе с другими представителями макробентоса с помощью выборочных площадок размером от 0,025 до 0,05 кв. м (всего на каждой станции взято по 5 проб). Организмы макробентоса определены в большинстве случаев до вида, взвешены и посчитаны. Для оценки интенсивности гидродинамики применяли гипсовые шарики. При их изготовлении в качестве формы использовали шарики для пинг-понга. Перед установкой на участках гипсовые шарики высушивались при температуре 70°C до полной потери влаги (т. е. до тех пор, пока масса шариков не переставала меняться — примерно в течение двух суток). Шарики были закреплены на чугунных опорах и одновременно установлены на сутки в каждом горизонте литорали и в верхней сублиторали участков в трех повторностях. По завершении эксперимента шарики вновь были помещены в сушильный шкаф и высушены до полной потери влаги. Разницу первоначальной и конечной массы шарика рассматривали как показатель интенсивности фоновой гидродинамики.

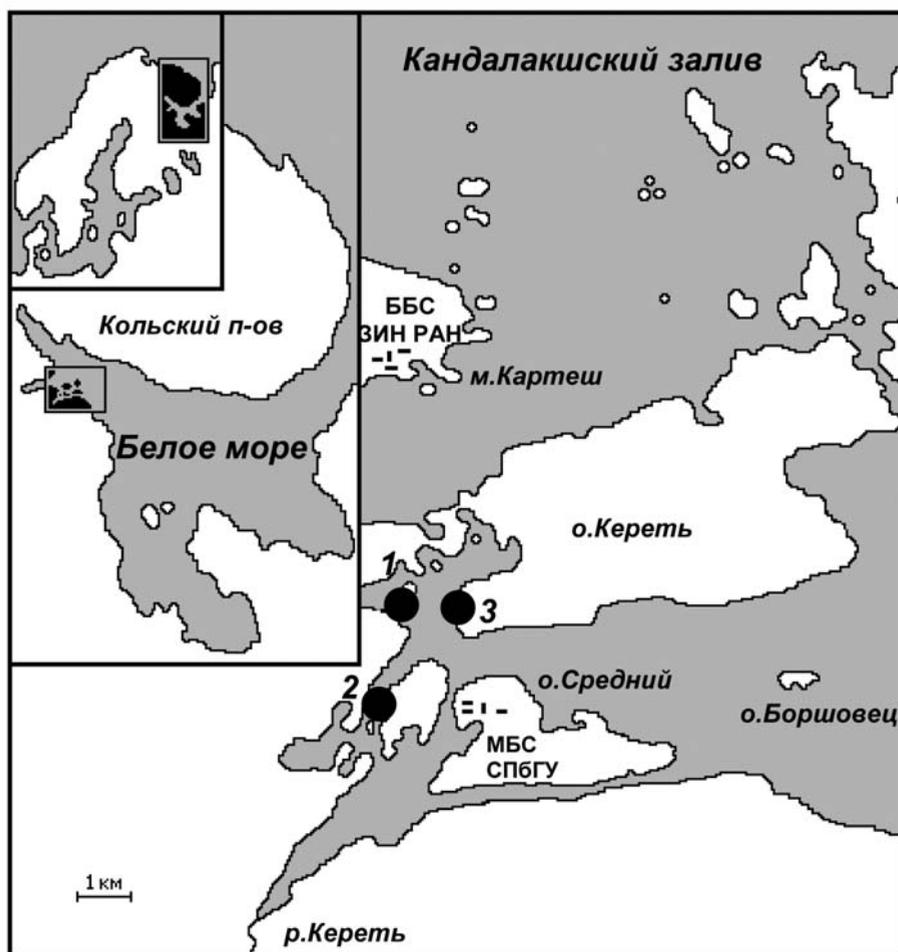


Рис. 1. Карта-схема района исследований:

1–3 — изученные местообитания, их описания даны в тексте.

У мидий в пробах измеряли длину (наибольший линейный размер) раковины с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Возраст и характер линейного роста моллюсков определяли по результатам анализа внешней морфологии раковин [33, 34]. Для этого на каждой станции было отобрано около 100 особей (не младше 3-летнего возраста), у которых измеряли длину раковины (наибольшее расстояние от макушки до ростовой метки) в каждый период зимней остановки роста (L_t). Всего таким образом обработано 838 моллюсков. При анализе изменчивости скорости роста мидий в изученных местообитаниях использовали реконструированную величину годового прироста (dL_t — разность между размерами мидий в две последовательные зимние остановки роста ($dL_t = L_t - L_{t-1}$)) и групповые возрастные ряды. Для построения последних данные по индивидуальному онтогенетическому росту особей на отдельных станциях были усреднены. В сравнительный анализ скорости группового роста мидий в местообитаниях были включены данные по ростовым показателям моллюсков в мариккультуре, поскольку известно, что в условиях искусственного подвешного выращивания мидии Белого моря отличаются наибольшей скоростью роста [5, 7, 17, 23, 24, 35]. Для этого у 26 особей, собранных на участке мариккультуры (хозяйство в акватории Соностровского архипелага), аналогичным образом были определены размеры в каждый период зимней остановки роста, и построен групповой возрастной ряд.

Для реконструкции характера линейного роста моллюсков использовано уравнение Бергаланфи

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

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

Сравнение возрастных рядов осуществлено в ходе анализа остаточных дисперсий относительно кривых роста [36]. 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 единицы свидетельствовали о том, что на выбранном уровне значимости (в данной работе — $\alpha < 0,05$) различия между рядами случайны. Расчеты проведены с использованием оригинальных программ.

Вариабельность годовых приростов раковины мидий в местообитаниях исследовали с помощью аппарата дисперсионного анализа. Объект анализа — реконструированная величина годового прироста раковины отдельных особей за третий—пятый годы жизни. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа изучали влияние на годовой прирост раковины условий местообитаний (фактор — участок) и вертикального положения станций (СГЛ, НГЛ или ВСЛ) на участках (фактор — горизонт). Анализ неоднородности дисперсионных комплексов проведен с помощью процедуры Post-hoc (метод Tukey).

Индивидуальную вариабельность годовых приростов раковины мидий попытались связать с межгодовыми различиями условий роста мидий и индивидуальными особенностями начального периода роста моллюсков. Относительно *M. edulis* известно, что абсолютная величина ежегодного прироста в значительной степени зависит от размера животного к началу сезона роста [1, 7, 12, 37]. Для изучения данного обстоятельства использован корреляционный анализ. С помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (уровень значимости $\alpha < 0,05$) в каждом поселении

оценивали зависимость размеров мидий в третью зимнюю остановку роста от их размеров во вторую. Межгодовые смещения основных гидрологических характеристик акваторий, прежде всего температуры воды, могут привести к межгодовым различиям в скорости роста моллюсков одного возраста [10, 19, 34, 38]. Для изучения данного обстоятельства была проведена серия однофакторных дисперсионных анализов. В каждом отдельном случае сравнивали годовые приросты раковины мидий с одной и той же станции за один и тот же период онтогенеза, но в разные календарные годы. Результаты представлены в виде таблицы индексов $F/F_{кр}$, где F — критерий Фишера, а $F_{кр}$ — его критическое значение (уровень значимости $\alpha < 0,05$). Значения $F/F_{кр}$ меньше единицы свидетельствовали о том, что на выбранном уровне значимости межгодовые различия средних величин годовых приростов раковины случайны.

Результаты

1. Фоновая гидродинамика. Проведенные эксперименты показали, что изученные биотопы заметно различались по уровню фоновой гидродинамики (рис. 2). Наибольшая потеря массы гипсовыми шарами (13–16 г/сут) отмечена на станциях НГЛ и ВСЛ участка 2, а наименьшая (2–3 г/сут) на всех станциях, расположенных в среднем горизонте литорали, и на участке 3. Промежуточная скорость размыва гипсовых шаров (около 6 г/сут) наблюдалась на станциях НГЛ и ВСЛ участка 1. В целом отмечены ожидаемые эффекты: увеличение интенсивности фоновой гидродинамики по мере снижения длительности периода осушки и в биотопах с интенсивными приливо-отливными течениями (участки 1 и 2).

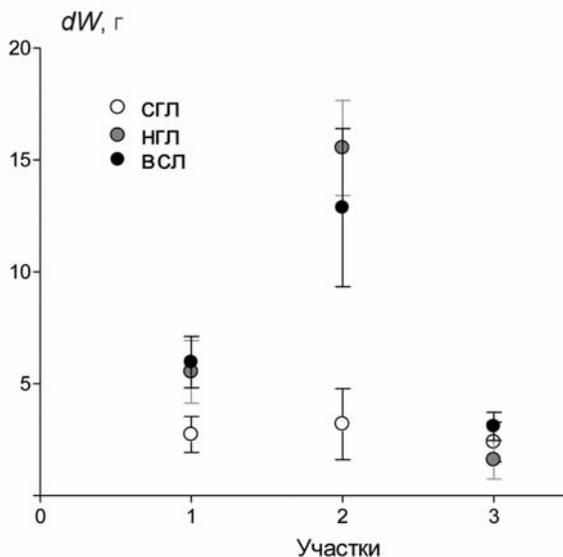


Рис. 2. Средняя потеря массы (dW) гипсовыми шариками за сутки экспозиции на исследованных участках

2. Структура сообществ макробентоса на станциях. Всего в составе макробентоса анализируемых участков было обнаружено 20 таксонов, 6 из которых были общими для всех местообитаний (табл. 1). По биомассе и численности *M. edulis* доминировали почти на всех станциях, варьируя от 47% (НГЛ, участок 3) до 99% (НГЛ,

Таблица 1. Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) отдельных таксонов макробентоса на станциях

Виды	Участок 1				Участок 2				Участок 3			
	СГЛ	НГЛ	ВСЛ	СГЛ	НГЛ	ВСЛ	СГЛ	НГЛ	ВСЛ	СГЛ	НГЛ	ВСЛ
<i>Mytilus edulis</i> L.	13832/15974	9872/15955	5920/14196	11760/12356	9720/22901	13696/30702	3016/2498	3760/1902	3760/1902	3760/1902	3760/1902	-
<i>Macoma balthica</i> (L.)	40/3,1	32/7,9	32/0,4	80/12,1	-	-	312/22,7	184/36,8	64/16,4	184/36,8	8/0,3	-
<i>Lyonsia arenosa</i> (Møller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Buccinum undatum</i> L.	-	-	24/120,8	-	-	40/66,4	-	-	-	-	-	-
<i>Littorina littorea</i> (L.)	-	48/274,5	160/51,2	136/12,1	144/34,7	192/59,2	-	24/24,2	8/14,4	-	-	-
<i>L. obtusata</i> (L.)	-	-	-	64/2,8	96/9,6	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. saxatilis</i> (Olivi)	4976/183,2	4736/184,0	32/28,8	3088/288,0	944/79,8	-	332/16,9	96/9,2	8/16,0	-	-	-
<i>Pterinea ulvae</i> (Pennant)	2328/20,6	368/3,2	-	2464/22,4	64/0,5	-	1764/9,9	2620/16,9	-	-	-	-
<i>Testudinaria testudinialis</i> (O. F. Müller)	-	80/5,1	352/25,5	-	32/2,7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gammaridae</i> varia	584/10,4	544/72,0	-	400/26,9	440/33,1	88/18,4	-	-	-	-	-	-
<i>Asterias rubens</i> L.	-	-	-	-	-	8/54,4	-	-	-	-	-	8/17,6
<i>Nemertini</i> varia	32/12,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oligochaeta</i> varia	1448/6,7	176/0,4	864/2,68	576/1,5	160/0,6	80/0,3	2720/9,5	944/2,6	100/0,3	944/2,6	944/2,6	100/0,3
<i>Alitta virens</i> (M. Sars)	144/48,5	176/87,1	200/282,0	88/53,6	86/23,2	280/201,7	-	-	-	-	-	-
<i>Harmathoe imbricata</i> (L.)	-	-	64/11,7	-	64/19,2	64/28,8	-	-	-	-	-	-
<i>Ascorphyllum nodosum</i> (L.)	0/369,6	0/42,0	0/24,0	0/687,2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chorda phyllum</i> L.	-	-	0/121,6	-	-	-	0/364,0	-	-	-	-	0/134,0
<i>Cladophora fracta</i> (O. F. Müller ex Vahl)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0/36,0
<i>Fucus vesiculosus</i> L.	0/91,2	0/65,0	0/188,8	0/1151,2	-	-	0/245,4	-	0/1410,0	-	-	0/1410,0
<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0/28,0

Примечание. Прочерк означает отсутствие представителей данного таксона на станции.

ВСЛ участка 2) и от 37% (СГЛ, участок 3) до 95% (ВСЛ, участок 2) суммарных значений биомассы и численности макробентоса на станциях соответственно. Исключение составила станция ВСЛ участка 3, где представители данного вида обнаружены не были (см. табл. 1). Обычные обитатели мягких грунтов — брюхоногие моллюски *Peringia ulvae*, представители инфауны — малощетинковые черви *Oligocheta* и двустворчатые моллюски *Mascoma balthica* в основном оказались характерны для заиленной песчано-каменистой бентали участка 3, расположенного в относительно затишной зоне.

3. Структура поселений *Mytilus edulis*. Наибольшая численность мидий отмечена на участках 1 и 2 — до 13–14 тыс. экз./м², а минимальная (3–4 тыс. экз./м²) была характерна для участка 3. Закономерных изменений показателей обилия *M. edulis* вдоль вертикального градиента участков практически не наблюдалось (см. табл. 1). Характерные черты размерной структуры мидий на станциях (рис. 3) можно описать следующим образом: на всех участках размерная структура поселений сдвинута в сторону преобладания особей размерами более 10 мм; в СГЛ всех участков и НГЛ участка 3 преобладали моллюски размерами 10–30 мм, при единичной встречаемости мидий размерами более 30 мм; в НГЛ и ВСЛ участка 1 доминирующую модальную группу составили особи с длиной раковины 20–30 мм и 20–40 мм соответственно; особи с длиной раковины более 40 мм в относительно большом числе отмечены только в верхней сублиторали участков 1 и 2.

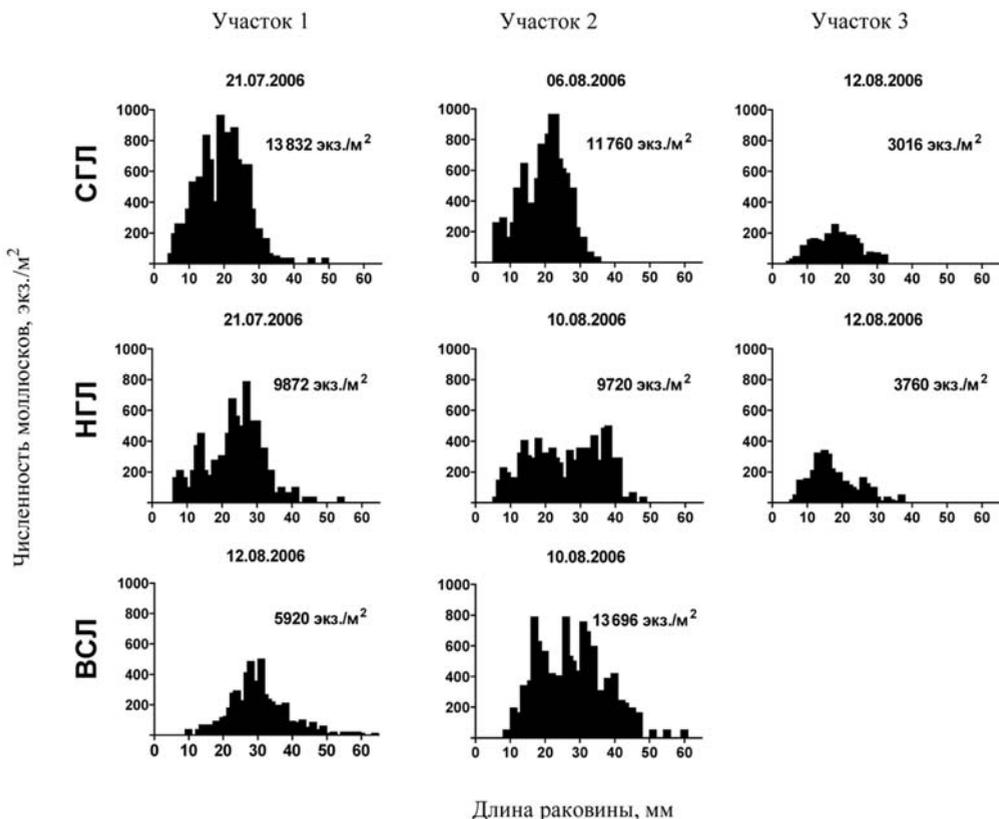


Рис. 3. Размерная структура поселений *Mytilus edulis* на участках 1–3

4. Линейный рост *M. edulis*. В составленных для сравнительного анализа возрастных рядах максимальный возраст особей не превышал семи лет, а наибольший размер — 60 мм. Общие черты вариабельности в характере роста моллюсков в местообитаниях можно описать следующим образом: размеры особей в пятую зимнюю остановку роста колебались от 25 мм (участок 2, СГЛ) до 37 мм (участок 2, ВСЛ) (табл. 2). В результате сравнения групповых возрастных рядов *M. edulis* выделены три группы описаний (рис. 4), различающиеся по средней скорости роста особей (рис. 5). Наибольшей средней скоростью роста (группа В) отличались мидии, собранные в НГЛ и ВСЛ участка 2 (34–37 мм за первые пять лет жизни) и с субстратов марикультуры (см. рис. 5). Самые тугорослые моллюски (25–28 мм за первые пять лет жизни, группа А) отмечены в НГЛ участка 3 и в СГЛ всех участков. Мидии, занимающие промежуточное положение по средней скорости роста (28–31 мм за первые пять лет жизни, группа С), обитали в НГЛ и ВСЛ участка 1.

Таблица 2. Характеристики линейного роста *Mytilus edulis* на станциях

Порядковый номер кольца	Средние размеры раковины (мм) в периоды зимних остановок роста								
	СГЛ_1	НГЛ_1	ВСЛ_1	СГЛ_2	НГЛ_2	ВСЛ_2	СГЛ_3	НГЛ_3	Марикультура
2	9,6	10,2	9,7	10,3	10,0	10,6	10,5	9,7	16,3
3	16,5	17,7	17,7	16,6	21,2	23,5	19,0	18,5	26,4
4	22,6	24,0	25,3	21,7	26,8	29,6	23,5	23,5	36,2
5	27,9	30,8	32,2	24,9	34,2	37,0	27,6	28,0	40,0
6	33,0	36,7	37,2	27,3	40,5	46,2		28,4	
7			46,6			49,6			

Описания характера группового роста мидий на поздних этапах онтогенеза (старше 5 лет) в разных местообитаниях составлены по результатам относительно немногочисленных наблюдений — менее шести измерений. Поэтому логично продолжить анализ влияния условий станций на скорость роста *M. edulis*, изучая изменчивость величин годового прироста раковины моллюсков. В качестве варианты были выбраны годовые приросты раковины за третий—четвертый годы жизни. Средние величины приростов за один и тот же период онтогенеза на отдельных станциях различались в 1,5–2 раза: 6,4 мм (СГЛ участка 2); 13,0 мм (ВСЛ участка 2) за третий год и 5 мм (СГЛ участков 2 и 3); 7,6 мм (ВСЛ участка 2) за четвертый год. При этом разброс значений признака в отдельных выборках был существенно шире — в 3–9 раз. Так, годовые приросты за третий год варьировали по максимуму от 2,5 до 22 мм (ВСЛ, участок 2), по минимуму — от 4,4 до 17 мм (НГЛ участок 2). Поскольку мидии отсутствовали в верхней сублиторали участка 3, было сформировано два двухфакторных дисперсионных комплекса: первый включал данные со всех станций (от СГЛ до

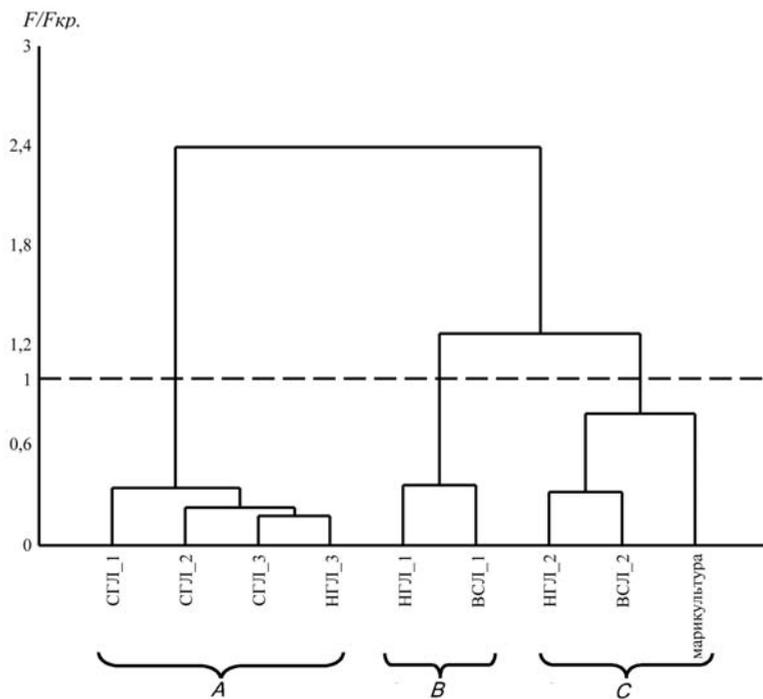


Рис. 4. Дендрограмма сходства возрастных рядов *Mytilus edulis* на анализируемых станциях: А, В и С — кластеры; обозначения станций как в табл. 2.

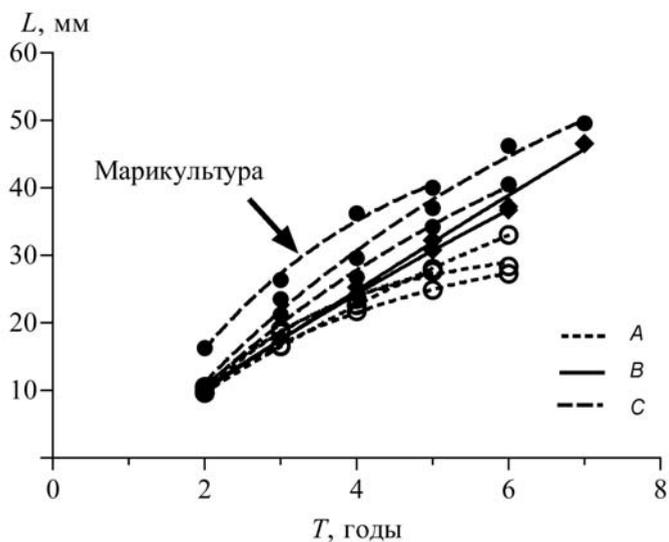


Рис. 5. Линейный рост *Mytilus edulis* на станциях: А, В, С — обозначения кластеров как на рис. 4. По оси абсцисс — возраст, по оси ординат — линейный размер.

ВСЛ) участков 1 и 2, второй — только станции СГЛ и НГЛ всех участков. Результаты анализа обоих комплексов представлены в табл. 3. Дисперсионный анализ подтвердил достоверность влияния на скорость роста мидий как условий местообитаний мидий (участок), так и вертикального (горизонт) положения станций на участках, однако эти факторы определяли в сумме от 6 до 49% общей вариации признака. Следует отметить, что весьма заметная часть разброса величин годового прироста раковины приходилась на долю внутригрупповой вариации (51–94%) (см. табл. 3). Характерно, что эффекты группировки станций (процедура Post-hoc, метод Tukey) по годовым приростам раковины мидий (рис. 6) оказались близки характеру группировки станций по групповым возрастным рядам и по фоновой гидродинамике: максимальные величины приростов отмечены в НГЛ и ВСЛ участка 2 (рис. 6, *d, e*), не обнаружено достоверных различий средних приростов в СГЛ участков 1 и 2 (рис. 6, *a*), в НГЛ и ВСЛ участка 1 (рис. 6, *b*), в СГЛ и НГЛ участка 3 (см. рис. 6, *c*).

Таблица 3. Сравнительный анализ годовых приростов раковины *Mytilus edulis* за третий (А) и четвертый (Б) годы жизни в местообитаниях (двухфакторный дисперсионный анализ)

I. Все участки, исключены данные со станций ВСЛ

Источник вариации	SS	ν	S^2	F	$F_{кр.}$	$H, \%$
А						
участок	350,14	2	175,07	35,14	2,996	7,74
горизонт	573,40	1	573,40	115,10	3,842	12,68
участок—горизонт	634,04	2	317,02	63,64	2,996	14,02
случайная	2964,18	595	4,98			65,55
Б						
участок	57,21	2	28,61	6,90	3,02	3,66
горизонт	32,73	1	32,73	7,90	3,87	2,09
участок—горизонт	1,52	2	0,76	0,18	3,02	
случайная	1471,35	355	4,14			94,15

II. Участки 1 и 2, все станции

А						
участок	1161,55	1	1161,55	181,51	3,84	15,71
горизонт	1657,74	2	828,87	129,52	3,00	22,42
участок—горизонт	784,91	2	392,46	61,33	3,00	10,62
случайная	3788,50	592	6,40			51,25
Б						
участок	15,84	1	15,84	2,67	3,84	
горизонт	286,57	2	143,29	24,18	3,00	0,11
участок—горизонт	19,21	2	9,60	1,62	3,00	
случайная	2293,60	387	5,93			0,88

Примечание. SS — сумма квадратов отклонений; ν — степень свободы; S^2 — дисперсия; F — статистика; $F_{кр.}$ — критическое значение критерия Фишера (уровень значимости $< 0,05$); H — сила влияния фактора по Фишеру.

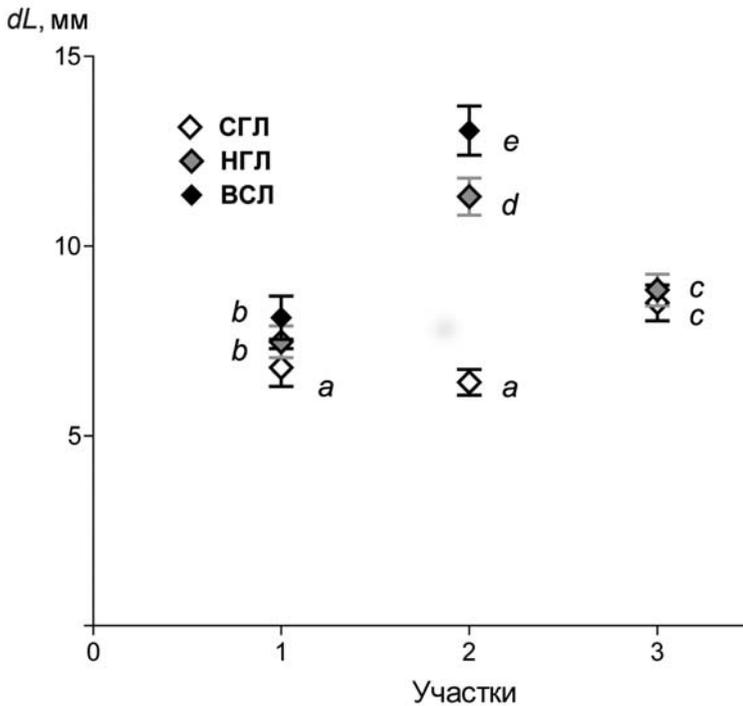


Рис. 6. Средние значения реконструированных приростов раковины *Mytilus edulis* (dL) за третий год жизни на исследованных участках.

Одинаковыми буквами *a*, *b*, *c*, *d* и *e* обозначены достоверно не различающиеся показатели.

Из возможных источников внутригрупповой вариации величин годового прироста мы смогли учесть вполне вероятные эффекты межгодовых различий в скорости роста особей разного возраста и влияние на величину годового прироста раковины моллюсков размера, которого они достигли к началу сезона роста.

Полученные данные позволили сравнить реконструированные годовые приросты раковины мидий за третий—пятый годы жизни в календарные годы: 2003, 2004 и 2005. Однако размах варьирования величин в отдельных выборках существенно превышал различия средних годовых приростов в разные годы (в 2–8 раз и в 1–1,5 раза соответственно). В результате значимость межгодовых различий годовых приростов мидий за один и тот же период онтогенеза была показана только для отдельных станций участков 2 и 3 (табл. 4, соответствующие ячейки выделены серым). При этом сезон роста определял всего лишь от 7% (приросты за третий год, участок 3, СГЛ) до 27% (приросты за пятый год, участок 2, НГЛ) общей вариации признака. В этих случаях были обнаружены достоверные отличия средних приростов раковины за один и тот же период онтогенеза в 2004 и 2005 гг.

Таблица 4. Значимость межгодовых различий реконструированных величин годовых приростов раковины мидий за третий—пятый годы жизни в изученных местообитаниях

Начальный возраст, годы	$F/F_{кр.}$							
	Участок 1			Участок 2			Участок 3	
	СГЛ	НГЛ	ВСЛ	СГЛ	НГЛ	ВСЛ	СГЛ	НГЛ
2	0,86	0,10	0,65	0,27	0,14	0,33	1,83	1,17
3	0,07	0,06	0,60	0,09	1,23	—	0,07	1,29
4	0,12	0,10	0,27	2,68	—	—	—	—

Примечание. F — критерий Фишера; $F_{кр.}$ — его критическое значение (уровень значимости < 0,05); прочерк означает недостаточность данных для анализа, остальные обозначения в тексте.

Индивидуальные (внутригрупповые) различия в характере роста мидий могли быть определены особенностями начального периода роста моллюсков. Нам удалось показать практически линейную зависимость размеров во вторую и третью зимние остановки роста (рис. 7). Ранговый коэффициент корреляции Спирмена для этих величин варьировал от 0,3 до 0,7.

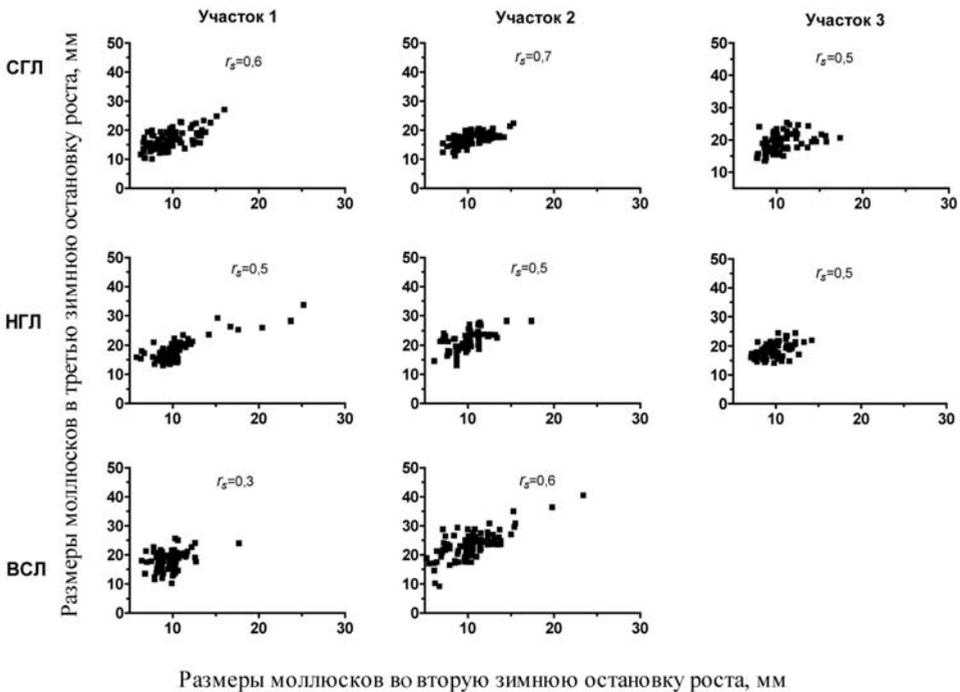


Рис. 7. Зависимость размеров *Mytilus edulis* в третью зимнюю остановку роста от их размеров во вторую.

r_s — ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Обсуждение

Судя по многочисленным описаниям осушной зоны Белого моря [4, 31, 32, 39–42 и мн. др.], изученные участки представляли обычные для акваторий Кандалакшского залива биотопы, в которых в условиях интенсивной гидродинамики мидии образуют практически сплошные скопления (банки) [1, 2, 4, 29, 43, 44 и др.]. Различия в структуре представленных на станциях сообществ макробентоса во многом согласовывались с их расхождением по характеру грунта и гидродинамическим условиям. Отмеченные нами показатели обилия *M. edulis* (3–14 тыс. экз./м²; 2–31 кг/м²) вполне отвечали наблюдениям других исследователей [4, 29, 39, 45 и др.]. Нам удалось показать, что и структурные характеристики поселений мидий однозначно соответствовали уровню фоновой гидродинамики и степени осушки в местообитаниях: максимальная представленность крупных моллюсков (более 40 мм) и максимальная биомасса мидий (до 31 кг/м²) отмечены в верхней сублиторали в условиях наиболее интенсивной гидродинамики, а на илисто-песчаной бентали затишного участка показатели обилия мидий были в несколько раз ниже, в средней литорали всех участков единичные особи имели размеры более 30 мм.

M. edulis — удобный модельный объект в исследованиях характера роста особей в градиентах условий местообитаний [7]. Полученные нами характеристики линейного роста моллюсков в естественных биотопах и в марикультуре (25–37 мм и 50 мм за пять лет соответственно) в целом не противоречили известным представлениям о скорости роста мидий как в Белом море, так и в других частях ареала: в популяциях данного вида в северо-восточной части Атлантического океана максимальный возраст *M. edulis* варьировал от 7 до 20 лет, а наибольшая длина достигала 26–90 мм [5, 8, 10, 12–14, 15–17, 24]. При этом вариабельность характера группового роста мидий в изученных поселениях полностью соответствовала различиям отдельных станций по продолжительности осушения и степени подвижности вод. Главные черты этого явления — снижение скорости роста *M. edulis* по мере увеличения периода осушки и снижения скорости течений — факт хорошо известный и многократно описанный в ходе специальных исследований [1, 4, 5, 7, 8, 11, 12, 17, 24–27]. Кроме того, мы не обнаружили достоверных различий моделей группового роста мидий из поселений в средней литорали всех участков и в нижнем горизонте литорали участка, расположенного в затишной зоне. При этом были отмечены значимые изменения скорости роста моллюсков в верхней сублиторали и нижнем горизонте литорали при расхождении их местообитаний по интенсивности фоновой гидродинамики. Следовательно, в условиях непродолжительного осушения (нижняя литораль и верхняя сублитораль) изменения средней скорости роста мидий в местообитаниях непосредственно связаны с уровнем фоновой гидродинамики. По-видимому, в средней литорали основным обстоятельством снижения скорости роста мидий оказывается именно большая продолжительность периода осушения. При этом эффект крайне слабой гидродинамики (участок 3) оказался сравним с продолжительным осушением.

Интересно то обстоятельство, что мы не нашли достоверных различий в скорости роста моллюсков, искусственно выращиваемых в районе Сонострова, и с участка 2, находящегося в условиях наиболее интенсивной гидродинамики. Как уже упоминалось ранее, в литературе обычно позиционируется более быстрый рост мидий в условиях подвешного выращивания по сравнению с естественными поселениями

(в том числе и в сублиторальной зоне) [5, 7, 8, 24, 34, 35, 46–48]. По-видимому, в Белом море сочетание высокого уровня фоновой гидродинамики и непродолжительного осушения (или отсутствия такового) столь же благоприятно для роста мидий, как и условия марикультуры.

Биотопические особенности изученных местообитаний отражались не только в характеристиках группового онтогенетического роста *M. edulis*, но и в изменчивости годовых приростов раковин мидий. Дисперсионный анализ причин последнего в целом подтвердил сделанные ранее выводы о влиянии на скорость роста мидий продолжительности осушения и уровня фоновой гидродинамики. Однако очень велика была доля случайной изменчивости признака (51–95%). Как характерную черту полученных результатов следует выделить то обстоятельство, что вариация индивидуальных показателей роста моллюсков в пределах одного местообитания в большинстве случаев превышала размах различий групповых оценок. Так, мидии в восьми исследуемых поселениях в среднем достигали размеров от 22 до 30 мм за 4 года, в то время как индивидуальные размеры особей данного возраста в пределах одного и того же поселения по максимуму варьировали от 15 до 38 мм. Значительность вариации длины раковины у одновозрастных мидий Белого моря была отмечена неоднократно [3, 5, 6]. Для данного вида показано, что абсолютная величина ежегодного прироста прежде всего зависит от размера животного к началу сезона роста [1, 7, 12, 23, 37]. Более того, для мидий (и не только) отмечалось определяющее влияние стартовых (ко второму сезону роста) размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего жизненного цикла) (для *Mytilus edulis* [37], *M. trossulus* [49], *Macoma balthica* [50], *M. incongrua* [51]). В Белом море развитию этого явления у мидий способствует растянутый на 2–3 месяца период пополнения поселений молодью [52, 53]. Особи, осевшие раньше остальных, успевают достичь больших размеров до наступления зимы и, возможно, отличаются более быстрым ростом в течение последующей жизни. Ситуация может усугубляться конкурентными отношениями. Для *Mytilus edulis* существуют экспериментальные данные, показывающие, что в условиях острой топической внутривидовой конкуренции более крупные особи подавляют рост более мелких [54]. При высоких плотностях они физически не позволяют мелким мидиям достаточно широко раскрывать створки раковин, что ведет к снижению скорости фильтрации и, следовательно, скорости роста. У нас не было возможности оценить зависимость скорости роста моллюсков от размеров первого ростового кольца, однако удалось продемонстрировать практически линейную зависимость скорости роста мидий за третий год от размеров второго ростового кольца (коэффициент ранговой корреляции Спирмена в разных местообитаниях 0,3–0,7).

Причиной индивидуальной вариабельности скорости роста *M. edulis* в локальных поселениях также могли быть межгодовые изменения условий роста моллюсков [10, 19, 34, 38]. Лишь в редких случаях нам удалось показать статистическую значимость межгодовых различий приростов раковины за 2003–2005 гг. Сопоставление результатов с данными по сезонной динамике температурного режима акваторий за эти годы, предоставленными сотрудниками биологической станции Зоологического ин-та РАН [55, 56], не дало результатов. В нескольких случаях были обнаружены достоверные отличия средних приростов раковины у особей разного возраста за 2004 и 2005 гг., когда не наблюдалось существенных межгодовых смещений температурного режима акватории.

Заключение

Таким образом, в результате проведенного анализа было показано, что основные различия в показателях обилия и групповых ростовых характеристиках *M. edulis* на исследованных участках сопряжены со степенью подвижности омывающих местообитания вод и (или) продолжительностью осушения. В средней литорали определяющим обстоятельством снижения скорости роста мидий является именно большая продолжительность периода осушения. Как итог, в разных беломорских местообитаниях этой зоны наблюдались относительно слабые различия ростовых характеристик моллюсков. В условиях малой осушки (нижняя литораль и верхняя сублитораль) изменения средней скорости роста мидий в местообитаниях, возможно, прямо связаны с уровнем фоновой гидродинамики. Периодическое осушение (пусть и непродолжительное) нижнего горизонта литорали, вероятно, имеет второстепенное значение. Следует отметить, что вариация индивидуальных показателей роста мидий в пределах одного местообитания в большинстве случаев превышала размах различий групповых оценок. Основную причину внутренней неоднородности поселений *M. edulis* по ростовым характеристикам особей мы склонны рассматривать как отражение влияния стартовых (ко второму сезону роста) размеров моллюсков на темп их роста впоследствии.

Литература

1. Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*. Ч. I: *Mytilus edulis* в Белом море // Тр. Института Океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 198–258.
2. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.
3. Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в Белом море // Исследование фауны морей. 1982. Т. 27(35). С. 17–24.
4. Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И. Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., 1988. С. 97–108. (Исследование фауны морей. Т. 39 (47)).
5. Sukhotin A. A., Kulakowski E. E. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. 1992. Vol. 101, N 1–2. P. 59–73.
6. Sukhotin A. A. Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. 1992. Vol. 101, N 1–2. P. 41–57.
7. Sukhotin A. A., Maximovich N. V. Variability of growth rate in *Mytilus edulis* L. from the Chupa Inlet (the White Sea) // J. Experimental Mar. Biol. and Ecol. 1994. Vol. 176, N 1. P. 15–26.
8. Sukhotin A. A., Strelkov P. P., Maximovich N. V., Hummel H. Growth and longevity of *Mytilus edulis* (L.) from northeast Europe // Mar. Biol. Res. 2007. Vol. 3, N 3. P. 155–167.
9. The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture / ed. by E. Gosling. Amsterdam: Elsevier, 1992. 589 p. (Developments in aquaculture and fisheries science. Vol. 25).
10. Dare P. J. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England. London: Her Majesty's Stationery Office, 1976. 25 p. (Fishery Investigations. Ministry of Agriculture. Fish. Food. Ser. II. Vol. 28).
11. Baird R. H. Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis* L.) // Fishery Investigations. 1966. Ser. II. N 2. P. 11–33.
12. 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.
13. Theisen B. F. The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule District, Greenland // Ophelia. 1973. Vol. 12, N 1–2. P. 59–77.
14. Freeman K. R. Growth, mortality, and seasonal cycle of *Mytilus edulis* in two Nova Scotian embayments / Marine Ecology Laboratory, Bedford Institute of Oceanography, 1974. 112 p. (Technical report — Fisheries and Marine Service. Vol. 500).

15. *Westerbom M., Kilpi M., Mustonen O.* Blue mussels, *Mytilus edulis*, at the edge of the range: population structure, growth and biomass along a salinity gradient in the north-eastern Baltic Sea // *Mar. Biol.* 2002. Vol. 140, N 5. P. 991–999.
16. *Vuorinen I., Antsulevich A. E., Maximovich N. V.* Spatial distribution and growth of the common mussel *Mytilus edulis* L. in the Archipelago of SW-Finland, Northern Baltic Sea // *Boreal Environment Research*. 2002. Vol. 7, N 1. P. 41–52.
17. *Ozernyuk N. D., Zotin A. A.* Comparative analysis of growth of edible mussel *Mytilus edulis* from different White Sea regions // *Biology Bulletin*. 2006. Vol. 33, N 2. P. 149–152.
18. Health and growth performance of the blue mussel (*Mytilus edulis* L.) from two hanging cultivation sites in the German Bight: a nearshore-offshore comparison / Brenner M., Buchholz C., Heemken O., Buck B. H., Koehler A. // *Aquaculture International*. 2012. Vol. 20, N 4. P. 751–778.
19. *Zotin A. A., Ozernyuk N. D.* Retrospective analysis of environmental impact on growth parameters in White Sea mussel *Mytilus edulis* // *Biology Bulletin*. 2006. Vol. 33, N 6. P. 623–626.
20. *Jorgensen C. B.* Bivalve Filter Feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. *Fredensborg, Denmark: Olsen and Olsen*, 1990. 140 p.
21. Effect of salinity on filtration rates of mussels *Mytilus edulis* with special emphasis on dwarfed mussels from the low-saline Central Baltic Sea / Riisgaard H. U., Luskow F., Pleissner D., Lundgreen K., Lopez M. A. P. // *Helgoland Marine Research*. 2013. Vol. 67, N 3. P. 591–598.
22. *Кулаковский Э. Е.* Биологические основы мариккультуры мидий в Белом море. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2000. 168 с. (Исследование фауны морей. Вып. 50(58)).
23. *Sukhotin A. A., Abele D., Portner H.-O.* Growth, metabolism and lipid peroxidation in *Mytilus edulis*: age and size effects // *Mar. Ecol. Progress Series*. 2002. Vol. 226. P. 223–234.
24. *Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В.* Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // *Экология*. 1992. № 5. С. 71–72.
25. *Seed R.* Absolute and allometric growth in the mussel *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia) // *Proceedings of the Malacological Society of London*. 1973. Vol. 40, N 5. P. 343–357.
26. Natural stocks of mussels: growth, recruitment and harvest potential / Chalfant J. S., Archombault Jr. Th., West A. E., Riley J. G., Smith N. // *Mussel culture and Harvest: A North American Perspective* / ed. R. A. Lutz. Amsterdam: Elsevier, 1980. P. 38–68.
27. *Malle A. L., Carver C. E. A., Coffen S. S., Freeman K. R.* Winter growth of the blue mussel (*Mytilus edulis* L.) in bottom culture plots in Limfjord, Denmark // *ICES Mar. Sci. Symposia*. 1987. Vol. 1. P. 87–92.
28. *Sukhotin A. A., Abele D., Portner H.-O.* Ageing and metabolism of *Mytilus edulis*: populations from various climate regimes // *J. Shellfish Research*. 2006. Vol. 25, N 3. P. 893–899.
29. *Паленичко З. Г.* Особенности биологии беломорской мидии // *Зоол. журн.* 1947. Т. XXVII, Вып. 5. С. 411–420.
30. *Луканин В. В.* Распределение мидии *Mytilus edulis* в Белом море // *Исследование мидии Белого моря*. Л.: Зоологический институт, 1985. С. 45–58.
31. *Наумов А. Д.* Вертикальная зональность Белого моря // *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования*. СПб.: 1995. Ч. 1. С. 189–193. (Исследования фауны морей. Т. 42(50)).
32. *Наумов А. Д., Федяков В. В.* Вечно живое Белое море. СПб.: Санкт-Петербургский городской дворец творчества юных, 1993. 338 с.
33. *Максимович Н. В., Чемоданов А. В.* Экология естественных поселений *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3: Биология*. 1983. № 1. С. 92–94.
34. *Сиренко Б. И., Саранцова О. Л.* Двухлетние наблюдения за ростом мидий *Mytilus edulis* L. в садках в губе Чупа (Белое море) // *Экологические исследования перспективных объектов мариккультуры в Белом море*. Л.: 1985. С. 23–28.
35. *Frechette M., Bourget E.* Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer // *Canadian J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1985. Vol. 42, N 6. P. 1166–1170.
36. *Максимович Н. В.* Статистическое сравнение кривых роста // *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3: Биология*. 1989. Вып. 4 (№24). С. 18–25.
37. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания / Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Чемоданов А. В. // *Исследования по мариккультуре мидий Белого моря*. СПб., 1993. С. 61–82. (Труды Зоологического института РАН. Т. 253).
38. *Садыхова И. А.* Рост дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в подводных садках залива Петра Великого (район острова Путятин): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 18 с.

39. Луканин В. В., Ошурков В. В., Бергер В. Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1983. С. 49–55.
40. Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 1984. 104 с.
41. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Гальцова В. В., Менишуткина Т. В. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л.: Наука, 1985. С. 5–83. (Исследования фауны морей. Т. 31(39)).
42. Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1992. 208 с.
43. Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. 125 с.
44. Пантелеймонов Т. В., Стрелков П. П., Сухотин А. А. К вопросу о формировании вертикальной структуры поселений мидий *Mytilus edulis* L. на Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Матер. VII Междунар. конф. Архангельск, 1998. С. 107–109.
45. Гудимов А. В. Мидия *Mytilus edulis* L. // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 529–581.
46. Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35–42.
47. Максимович Н. В., Сухотин А. А. Итоги и перспективы промышленного выращивания мидий в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX Междунар. конф. Петрозаводск, 2005. С. 211–214.
48. Frechette M., Butman C. A., Geyer W. R. The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis* L. // Limnology and Oceanography. 1989. Vol. 34. P. 19–36.
49. Гагаев С. Ю., Голиков А. Н., Сиренко Б. И., Максимович Н. В. Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. 1994. Ч. 1. С. 254–258. (Исследования фауны морей. Т. 44 (55)).
50. Cloern J. E., Nichols F. H. A von Bertalanffy Growth Model with a seasonally varying coefficient // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35, N 11. P. 1479–1482.
51. Максимович Н. В., Лысенко В. И. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua* в зарослях zostеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. 1986. № 1. С. 25–30.
52. Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 22–35.
53. Максимович Н. В., Шилин М. Б. Пространственно-временное распределение планктонных личинок двустворчатых моллюсков в полуизолированных акваториях (на примере губы Чупа Белого моря) // Биосфера. 2012. Т. 4, № 3. С. 293–306.
54. Frechette M., Aitken A. I., Page L. Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships // Mar. Ecol. Progress Series. 1992. Vol. 83, N 1. P. 55–62.
55. 36-Years time-series (1963–1998) of zooplankton, temperature and salinity in the White Sea / Berger V. Ja., Naumov A. D., Usov N. V., Zubaha M. A., Smolyar I., Tatusko R., Levitus S. St. Petersburg: Silver Spring, 2003. 362 p.
56. Примаков И. М. Гидрологический режим и первичная продукция в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря // Матер. VI науч. семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». СПб., 2004. С. 52–60.

Статья поступила в редакцию 10 апреля 2014 г., принята в печать 18 июня 2014 г.

Сведения об авторах

Герасимова Александра Владимировна — кандидат биологических наук, доцент
Ивонина Наталья Юрьевна — студент
Максимович Николай Владимирович — доктор биологических наук, профессор

Gerasimova Aleksandra V. — Ph.D., Associate Professor
Ivonina Natal'a Yu. — student
Maximovich Nikolaj V. — Doctor of Biology, Professor