

УДК 594.1:57.017.64:57.045:268.45

Climate Effect on Growth of Bivalve Mollusc *Serripes Groenlandicus* Bruguiere, 1789 in Southeast Part of the Barents Sea

Stanislav G. Denisenko*

*Zoological Institute Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russia*

Received 06.09.2013, received in revised form 26.09.2013, accepted 21.12.2013

The Arctic climate is characterised by fluctuations of different time scales, rather important for the processes occurring in the Arctic ecosystems. However, the statement about climate influences on biological phenomena remains substantially speculative, at least, for long time intervals. Zoobenthos assemblages can be rather useful in assessments of climate impact on the marine ecosystems, and sclerochronology of bivalve molluscs possesses high potential for assessment of ecological variability and biological responses on climate change.

*Present paper is devoted to study of annual growth of smooth cockle *Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789 at two local settlements in the Pechora Sea (southeast part of Barents Sea). The analysis of results have shown that growth of molluscs in study area correlates well with North Atlantic and Arctic oscillations, water temperature variations and level of precipitation.*

Keywords: marine bivalve mollusc, growth, climate, Barents Sea.

© Siberian Federal University. All rights reserved

* Corresponding author E-mail address: dest@zin.ru

Климатическая обусловленность роста двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789 в юго-восточной части Баренцева моря

С.Г. Денисенко
Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Арктический климат характеризуется разномасштабными флуктуациями, многие из которых весьма значимы для процессов, происходящих в высокоширотных экосистемах. В оценках климатических воздействий на морскую биоту полезными могут быть бентические сообщества, часто представленные относительно малоподвижными организмами, интегрирующими экологические возмущения за длительные временные периоды. В частности, изменения в региональных экологических условиях, таких как температура, интенсивность речного стока, осадконакопление, обеспеченность пищей и т. п., хорошо отражает рост двустворчатых моллюсков.

*В настоящей работе проанализированы темпы роста сердцевидки гренландской, *Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789, в двух локальных высокоширотных поселениях в Баренцевом море. По внешним кольцам роста были измерены ежегодные приросты раковины в общей сложности нескольких десятков моллюсков, живших с 1964 по 1992 гг. и имевших возраст от 11 до 26 лет. Абсолютные скорости роста отличались как у разных индивидуумов, так и в разных поселениях, но в динамике этих показателей были выявлены отчетливые многолетние флуктуации, выражающиеся в чередовании нескольких лет быстрого и медленного роста. Результаты множественного регрессионного анализа показали, что темпы роста моллюсков в юго-восточной части Баренцева моря хорошо коррелируют с Североатлантической и Арктической осцилляциями, температурой воды и количеством атмосферных осадков.*

Ключевые слова: морские двустворчатые моллюски, рост, климат, Баренцево море.

Введение

Арктический климат характеризуется разномасштабными флуктуациями, весьма значимыми для процессов, происходящих в высокоширотных экосистемах. Общеизвестны колебания периодичностью от сезонных до десятилетних и более длительных, но их связи с биологическими явлениями остаются в значительной степени спекулятивными, по крайней мере в пределах продолжительных временных интервалов. Для надежной

оценки эффекта климатического воздействия на морскую экосистему необходимо наблюдать последнюю в течение долгого времени, дабы четко различать изменения, которые могут происходить ежесезонно и с многолетней периодичностью. К сожалению, такие масштабы наблюдений редко возможны при их осуществлении по традиционным схемам мониторинга, направленным на получение всеобъемлющего представления о системе в одномоментном аспекте.

Неспособность традиционных подходов оценить изменчивость морских экосистем в течение достаточно продолжительных временных интервалов может быть преодолена при использовании хронобиологических показателей. Одна из таких возможностей – анализ ежегодных приростов раковины морских двустворчатых моллюсков, которые могут жить десятилетиями и даже столетиями (Золотарев, 1989). Они ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни и часто доминируют по биомассе во многих донных сообществах. На рост моллюсков влияют два основных фактора – температура воды и обилие пищи, и поэтому изменения в приросте их раковины могут отражать изменения в силе воздействия этих факторов на протяжении всей жизни животного.

Чтобы распознать ответ моллюсков и других донных обитателей на изменения в условиях окружающей среды, необходимо иметь результаты наблюдений за температурой, вертикальным перемешиванием водных масс, придонной гидродинамикой, первичной продукцией и нисходящим потоком фитодетрита, которые оказывают непосредственное воздействие на организм. Сопоставление этих условий с изменениями в мягких частях тела животных невозможно из-за быстрого обновления таких тканей. В то же время последовательное сохранение истории роста за счет неравномерной кольцеобразной концентрации кальция, магния, устойчивых изотопов кислорода и органического материала в раковинах двустворок позволяет косвенно проследивать историю диеты животного и условий окружающей среды в течение всей его жизни.

Приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках (Алимов,

1979; Золотарев, 1989). Недавно изменения в темпах роста арктического морского двустворчатого моллюска *Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789 были связаны с крупномасштабными региональными и локальными климатическими явлениями (Carroll et al., 2008, 2011). Показано, что различные поселения этих моллюсков имеют разные темпы роста, которые обусловлены факторами окружающей среды и которыми управляют климатические изменения разного масштаба. Эти результаты подтвердили важность моллюсков как биоиндикаторов для идентификации изменчивости морских экосистем, однако некоторые расхождения в трактовке выявленной изменчивости темпов их роста (Carroll et al., 2008, 2011) побудили автора настоящей публикации продолжить исследования в данной области.

Целью нашей работы было изучение изменчивости темпов роста раковин в двух поселениях сердцевидки гренландской (*Serripes groenlandicus*) в Баренцевом море. *S. groenlandicus* – широко распространенный высокобореально-арктический двустворчатый моллюск (Наумов, 2006) с максимальными размерами раковины ~ 100 мм (Скарлато, 1981) и максимальным возрастом ~ 40 лет (Кузнецов, 1960; Kilada et al., 2007). В зависимости от глубины обитания (5-125 м) эти моллюски питаются преимущественно либо фитопланктоном, либо фитодетритом, отфильтровывая пищу из воды с помощью жабр.

Материалы и методы

Склероконхиологический анализ

Для анализа приростов использовали раковины моллюсков, выловленных прижизненно с помощью трала Сигсби во время экспедиций на исследовательских судах «Академик Александр Карпинский» в 1991 г. и «Дальние Зеленцы» в 1992 г. В первой экс-

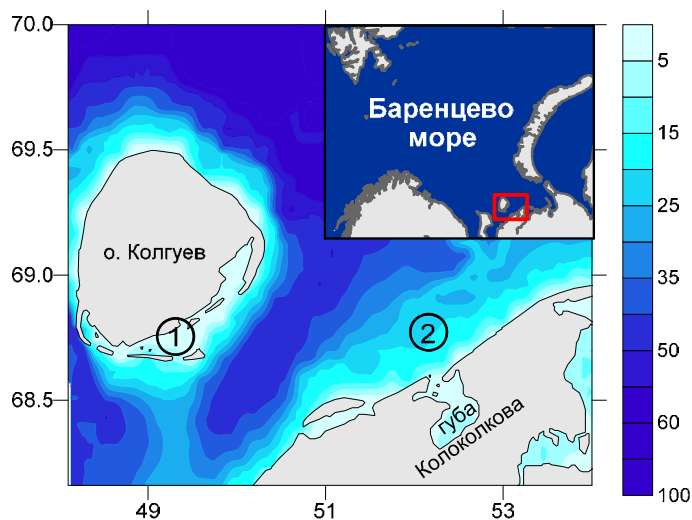


Рис. 1. Места сбора моллюсков в Баренцевом море: 1 – у южной оконечности о. Колгуев; 2 – к северу от губы Колоколкова

педиции материал (37 раковин) был собран у южной оконечности о. Колгуев (рис. 1) на глубине 5–6 м, а во второй (42 раковины) – к северу от губы Колоколкова Тиманского берега на глубине 23 м. Из всего исходного материала отбирали только живых моллюсков в возрасте (по предварительной оценке) не менее 5 лет. Максимальный возраст составлял 29 лет.

Внешние линии роста на раковинах моллюска – ежегодные темные кольца, соответствующие зимним остановкам роста (Kilada et al., 2007), были использованы для определения ежегодных приростов. Каждое ежегодное приращение было измерено как линейное расстояние от середины участка между двумя соседними темными кольцами до середины участка между следующими соседними кольцами вдоль оси, совпадающей с самым большим расстоянием от макушки раковины до ее заднего нижнего края (рис. 2). Измерения были сделаны с использованием программного обеспечения Grapher-6 по фотографиям раковин, выполненным с высоким разрешением и с расстояния 2 м, во избежание искажения естественных пропорций на изображениях.

Прирост раковин уменьшается с возрастом (рис. 3), и поэтому для сравнения таких величин у разновозрастных особей в конкретные годы их необходимо стандартизировать. С этой целью может быть использован метод Джонса (Jones et al., 1983), в соответствии с которым стандартизация осуществляется с учетом теоретических приростов, вычисленных по функции роста Берталанфи для конкретных особей. При этом реальные приросты делятся на приросты, вычисленные по формуле, в результате чего получается так называемый стандартизированный индекс роста (*SGI*), который может использоваться для сравнения темпов роста в разные годы не только конкретных особей (Carroll et al., 2008), но и целых групп, поскольку онтогенетические изменения в росте нивелируются, а дисперсия всего ряда выравнивается (Fritts, 1976). Стандартизированные значения приростов за одни и те же годы для всех особей из конкретного изучаемого местообитания при этом суммируются, и вычисляются средние значения *SGI*, многолетний ряд которых в дальнейшем и анализируется.



Рис. 2. Схема направляющей линии для измерения размеров моллюсков в момент зимних остановок роста (слева) и положение фотографируемой раковины с виртуальными векторами, длина которых использовалась в Grapher-6 для оценки ежегодных линейных приростов (справа)

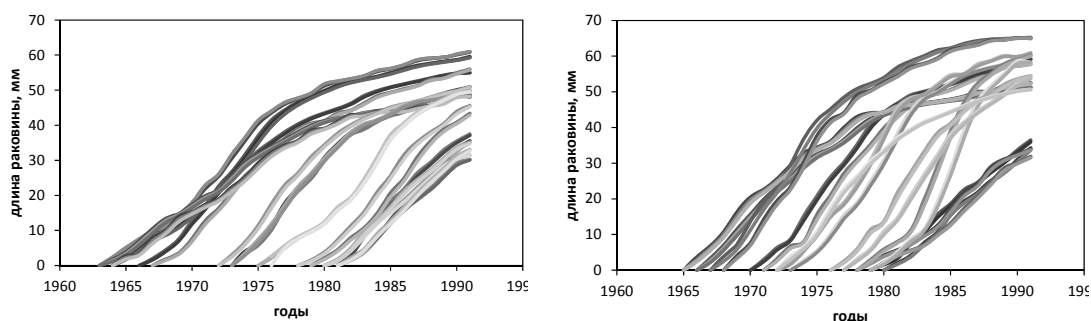


Рис. 3. Индивидуальные кривые линейного роста моллюсков для разных местообитаний (слева – к югу от о. Колгуев, справа – к северу от губы Колоколкова)

Вместе с тем опыт автора показывает, что использование функции Берталанфи для моделирования роста долгоживущих беспозвоночных не всегда дает хорошие результаты (Денисенко, 1989, 1997), поскольку вычисляемые по ней теоретически предельные размеры или масса организмов достаточно часто существенно превышают реально наблюдаемые в природе. В связи с этим для оценки теоретических приростов нами была выбрана функция на основе формулы Гомперца, которая уже давно и успешно используется для моделирования роста различных организмов (Bayne, Worrall, 1980; Kennish, Loveland, 1980; Gorny et al., 1993; Nakaoka, Matsui, 1994; Katsanevakis, Maravelias, 2008) с дефинитивными линейными размерами или массой:

$$L_t = L_\infty \cdot e^{-k(t-i)},$$

где L_t – размеры организма в возрасте t ; L_∞ – теоретически предельные размеры; k – константа роста; i – абсцисса точки перегиба кривой. Ежегодный теоретический прирост оценивался по формуле (Winsor, 1932)

$$\frac{dL}{dt} = k \cdot L_t \cdot \log \left(\frac{L_\infty}{L_t} \right).$$

Кроме *SGI* был предложен и использован другой показатель, представляющий собой отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту. Фактически, если рассматривать год как достаточно маленькую единицу времени, то получаемая подобным образом вели-

чина может быть обозначена как **RDD** – ratio of difference and derivative, т. е. «отношение разности к производной».

Климатологические данные

Использованные в работе материалы по климату Северного полушария представлены многолетней динамикой ежегодных индексов Североатлантической осцилляции (**NAO**), Арктической осцилляции (**AO**), Атлантической мультидекадной осцилляции (**AMO**), динамикой среднегодовой температуры воды в столбе 0–200 м на характерных станциях вдоль разреза «Кольский меридиан» в Баренцевом море и уровней атмосферных осадков (рис. 4).

Индекс **NAO** представляет собой разницу атмосферных давлений на уровне моря между Гибралтаром и Юго-Западной Исландией. Высокие положительные значения индекса способствуют усилению проникновения циклонов из Северо-Восточной Атлантики в Баренцево море, в результате чего увеличивается количество атмосферных осадков, повышается среднегодовая температура (Hurrell, 1995).

Индекс **AO** является разницей атмосферных давлений на уровне моря между зонами умеренных и приполярных широт в Северном полушарии. При высоких положительных значениях индекса усиливается проникновение теплых воздушных масс из умеренных широт в более северные (Thompson, Wallace, 1998).

Индекс **AMO** представляет собой усредненную температуру поверхностного слоя воды в Северной Атлантике.

Среднегодовая температура воды в столбе 0–200 м на реперных станциях вдоль разреза «Кольский меридиан» (33°33' в.д.) характеризует общее теплосодержание водных масс Баренцева моря (Терешенко, 1997).

Данные по климатическим индексам и температуре воды были получены из общедоступных интернет-источников (<http://www.cgu.uea.ac.uk/data>; http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/monitoring_and_data/oadata.shtml). Сведения по уровню атмосферных осадков в районах, ближайших к местам вылова моллюсков, взяты из интерполяционных таблиц с шагом 0,5Т ввиду отсутствия инструментальных наблюдений такой дискретности для открытого моря.

Статистический анализ

Полученные ряды индивидуальных ежегодных приростов, привязанные к конкретным годам, для самых старых моллюсков с плохо различимыми последними кольцами роста (10 особей) сравнивали попарно с усредненным рядом для молодых моллюсков в возрасте 8–12 лет методом кросскорреляции (Hummer, 2012). Наличие небольших достоверных «лагов» рассматривали как результат незафиксированного или двойного кольца роста у старой особи на краю раковины. При возможности ошибку измерений исправляли, в противном случае ряд исключали из дальнейшего анализа. После этого стандартизированные ряды ежегодных приростов разновозрастных моллюсков использовали для вычисления средних значений и доверительных 95%-ных интервалов в поселениях.

Для оценки зависимости индексов роста (**SGI** и **RDD**) моллюсков в Печорском регионе от климатических характеристик использовалась стандартная линейная регрессия и пошаговая множественная регрессия (Боровиков, 2003):

$$y = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_nx_n + a,$$

где n – количество независимых переменных, обозначенных как x_1 и x_n ; b – коэффициенты

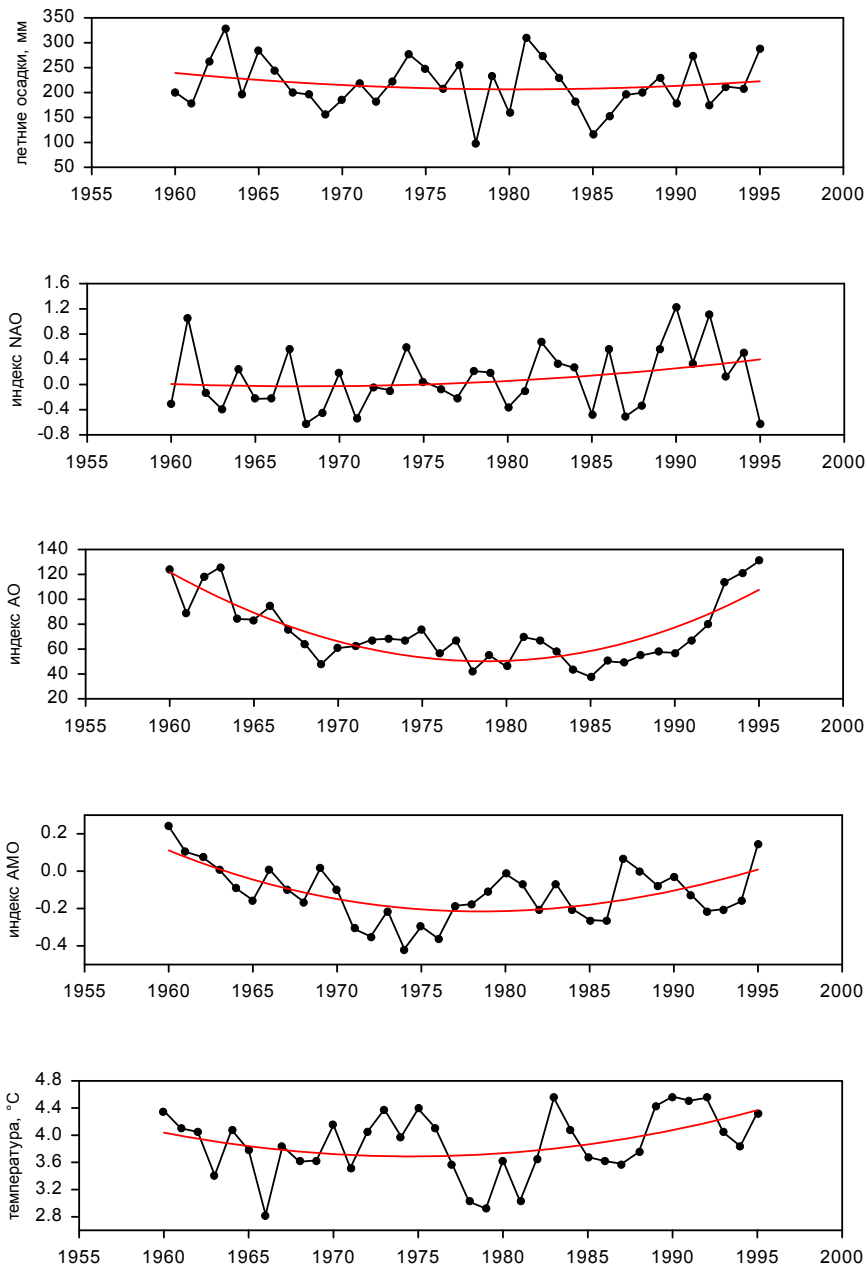


Рис. 4. Многолетняя динамика и тренды климатологических параметров: уровень атмосферных осадков (мм), ежегодные индексы Североатлантической осцилляции (*NAO*), Арктической осцилляции (*AO*), Атлантической мультидекадной осцилляции (*AMO*) и среднегодовая температура воды (°C) в столбе 0–200 м на характерных станциях вдоль разреза «Кольский меридиан» в Баренцевом море

при переменных; a – свободная константа. Во избежание получения псевдокорреляций из-за возможной взаимообусловленности независимых переменных вычисления проводили по алгоритмам гребневой регрессии (Борови-

ков, 2003). Для оценки качества регрессии использовали «скорректированные» (adjusted) коэффициенты детерминации:

$$R^2_{ad} = 1 - (1 - R^2) (n : (n - p)),$$

где R^2 – коэффициент детерминации; n – количество исходных наблюдений; p – количество параметров в модели, включая свободную константу. Достоверность регрессии оценивали по критерию Фишера и точечным диаграммам наблюдаемых и предсказанных значений зависимой переменной. Надежность предикторов оценивали по уровню вероятности нулевой гипотезы для их коэффициентов, сравнением их частных и полустатистических корреляций с зависимой переменной.

Все вычисления и графические построения выполняли в офисном приложении Microsoft Excel 2010, Statistica 6 (StatSoft, 2001) и прикладном статистическом пакете PAST (Hummer, 2012).

Результаты

Линейный рост

Рост моллюсков из двух разных местообитаний достаточно сильно варьирует. Кривые индивидуального линейного роста у южной оконечности о. Колгуев характеризуются большей предельной длиной раковины и несколько большим значением абсциссы точки перегиба (рис. 5). Такая визуальная оценка лишь частично соответствует параметрам

вычисленных уравнений группового роста (табл. 1), поскольку рассчитанные для них 95%-ные доверительные интервалы позволяют говорить лишь о значимых отличиях для теоретически предельной длины раковины. При этом обращает на себя внимание практически одинаковое значение констант роста, достоверно не отличающиеся абсциссы точек перегиба и то, что в обеих выборках имеются долгоживущие особи с относительно высокими и относительно низкими темпами роста.

В соответствии с вышеприведенными параметрами уравнений можно заключить, что средние темпы роста моллюсков к югу от о. Колгуев действительно несколько выше, чем темпы роста к северу от губы Колоколкова. Для обоих районов получены кривые с более высокими и более низкими темпами роста после точки перегиба.

Стандартизированные темпы роста моллюсков (*SGI, RDD*)

Значения *SGI* стохастически колеблются в обоих местообитаниях (рис. 6). В районе к югу от о. Колгуев можно наблюдать слабо выраженный положительный тренд, который начинается примерно в 1977 г. В районе к се-

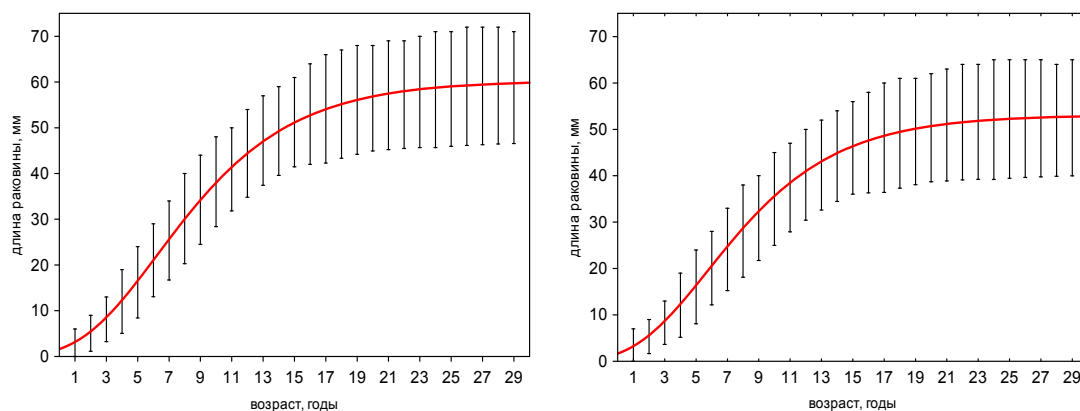


Рис. 5. Кривые группового роста моллюсков, построенные по уравнению Гомпреца (жирная линия), и размах варьирования длины раковины (тонкая вертикальная линия) для разных местообитаний (слева – к югу от о. Колгуев, справа – к северу от губы Колоколкова)

Таблица 1. Параметры уравнений Гомперца, аппроксимирующие рост моллюсков в разных местообитаниях*

Местообитание	R^2	L_{∞}	$\pm 95\%$	k	$\pm 95\%$	i	$\pm 95\%$
К югу от острова Колгуев	0.898	60.3	2.599	0.206	0.0268	6.25	0.367
К северу от губы Колоколкова	0.864	53.1	1.289	0.216	0.0147	5.75	0.210

* R^2 – коэффициент детерминации, L_{∞} – теоретически предельные размеры (мм), k – константа роста, i – абсцисса точки перегиба кривой роста (годы), $\pm 95\%$ – пределы доверительного интервала соответствующих параметров.

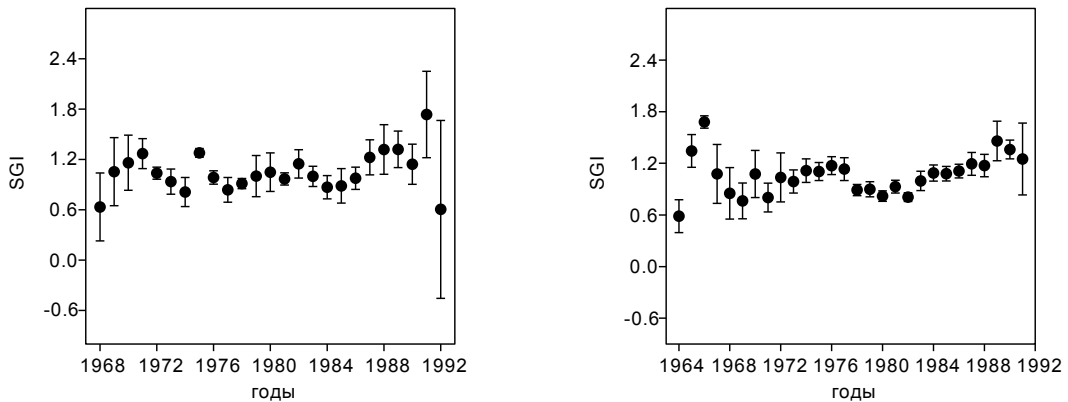


Рис. 6. Стандартизированные темпы роста моллюсков (SGI) в разных местообитаниях (слева – к югу от о. Колгуев, справа – к северу от губы Колоколкова). Вертикальные линии – стандартные погрешности средних

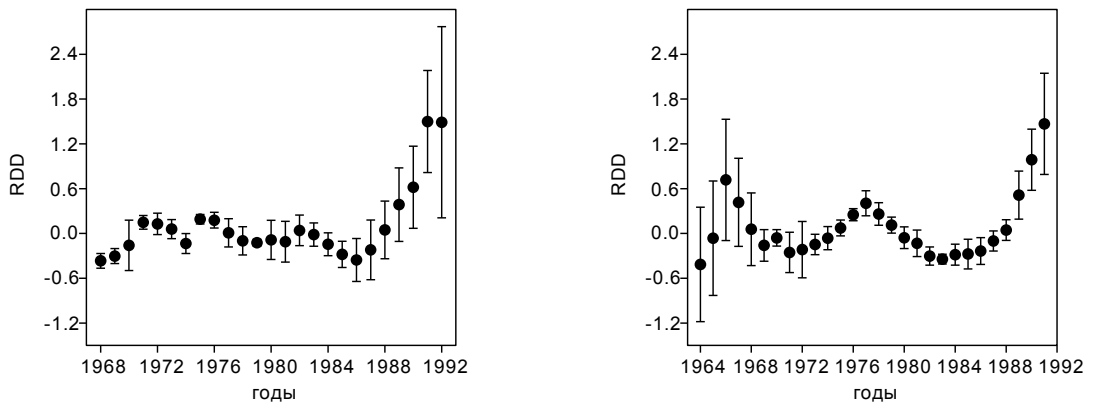


Рис. 7. Стандартизированные темпы роста моллюсков (RDD) в разных местообитаниях (слева – к югу от о. Колгуев, справа – к северу от губы Колоколкова). Вертикальные линии – стандартные погрешности средних

веру от губы Колоколкова наблюдаются два положительных последовательных тренда, первый из которых начинается примерно в 1968 г., второй – в 1980 г.

Значения RDD колеблются менее стохастично (рис. 7), чем значения SGI , локальные тренды на их графиках более выражены, но практически не совпадают с таковыми для

SGI. Взаимная корреляция рядов **RDD** для разных районов составляет 0.834, а рядов **SGI** – только 0.376. Автокорреляция значений в рядах при лаге 1 год выше для **RDD** (0.8), нежели для **SGI** (0.6), но в районе к югу от о. Колгуев она ниже для обоих типов рядов, нежели в районе к северу от губы Колоколкова.

Связь темпов роста с климатическими параметрами

Выполненный анализ множественных регрессий показал, что по имеющимся материалам достаточно адекватные модели зависимости ежегодных приростов моллюсков от климатических параметров могут быть построены только с использованием **RDD**-индексов. При использовании **SGI**-индексов качество получаемых моделей весьма далеко от приемлемого (табл. 2).

Так, например, значимость регрессии, параметры которой приведены в табл. 2, невелика ($p < 0.087$), скорректированный коэффициент детерминации очень мал – 0.186. Из значимых климатических предикторов в регрессию вошло лишь среднегодовое количество осадков. В то же время аналогичная регрессия для **RDD** в этом же районе вполне значима, включает три значимых предиктора

(**NAO**, **AO**, количество летних осадков) и еще один, балансирующий на грани 0.05 значимости нулевой гипотезы, – T °C воды вдоль 33°30' СШ (табл. 3).

Сопоставление частных и получастных корреляций предикторов с зависимой переменной гребневой регрессии для **RDD** из района к югу от о. Колгуев показывает, что все получастные корреляции меньше частных и ни одна из них не имеет знака, противоположного частной. Общая скоррелированность предикторов между собой небольшая.

Соответствие прогнозируемых моделью и наблюдаемых значений **RDD** для района к югу от о. Колгуев более чем удовлетворительное ($R^2 = 0.849$), хотя дугообразное расположение точек может говорить о нелинейной связи некоторых из предикторов с зависимой переменной (рис. 8).

Для множественной регрессии **SGI** из района к северу от губы Колоколкова алгоритм вычислений выявил в качестве значимого предиктора сглаженные трехлетние значения индекса Арктической циркуляции. Как и в случае с районом к югу от о. Колгуев, качество модели оказалось не вполне удовлетворительным (табл. 4), хотя коэффициент детерминации здесь несколько выше и вероятность

Таблица 2. Результаты гребневой регрессии для **SGI** из района к югу от о. Колгуев*

Скорректированный $R^2 = 0.186$, $p < 0.086$					
Составляющие регрессии	<i>Beta</i>	Стандартная ошибка	<i>B</i>	Стандартная ошибка	<i>p-level</i>
Константа			0.046	0.444	0.917
Среднегодовое количество осадков	0.682	0.244	0.030	0.010	0.011
АО	– 0.499	0.247	– 0.011	0.005	0.057
T °C воды вдоль 33°30' СШ	0.330	0.202	0.159	0.097	0.118
NAO	– 0.247	0.201	– 0.117	0.096	0.234

* R^2 – скорректированный коэффициент детерминации для множественной регрессии, *p-level* – вероятность нулевой гипотезы для множественной регрессии и независимых переменных, *B* – коэффициент при независимых переменных, *Beta* – стандартизированное значение *B*, подчеркнуты значимые составляющие регрессии.

Таблица 3. Результаты гребневой регрессии для **RDD** из района к югу от о. Колгуев

Скорректированный $R^2=0.710$, $p<<0.000$					
Составляющие регрессии	<i>Beta</i>	Стандартная ошибка	<i>B</i>	Стандартная ошибка	<i>p-level</i>
Константа			- 1.192	0.344	0.002
NAO	0.444	0.117	0.306	0.080	0.001
АО	0.568	0.148	0.018	0.004	0.001
Количество осадков в летний период	- 0.326	0.135	- 0.002	0.000	0.026
Т°С воды вдоль 33 30 СШ	0.247	0.121	0.172	0.084	0.055
АМО	0.134	0.109	0.362	0.295	0.234

Обозначения как в табл. 2.

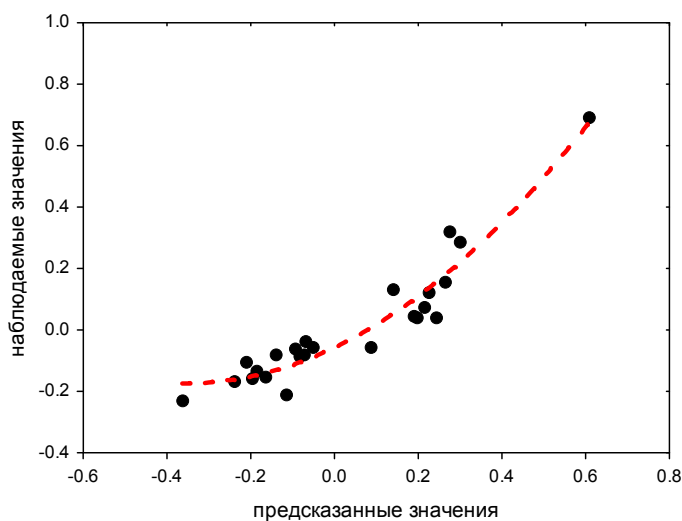


Рис. 8. Соответствие наблюдаемых и предсказанных множественной регрессией значений **RDD** для района к югу от о. Колгуев

Таблица 4. Результаты гребневой регрессии для **SGI** из района к северу от губы Колоколкова

Скорректированный $R^2=0.202$, $p<0.022$					
Составляющие регрессии	<i>Beta</i>	Стандартная ошибка	<i>B</i>	Стандартная ошибка	<i>p-level</i>
Константа			0.596	0.199	0.006
Сглаженный ряд АО по 3-летним средним	0.445	0.165	0.545	0.203	0.012
АО	0.281	0.165	0.004	0.002	0.101

Обозначения как в табл. 2.

нулевой гипотезы для регрессии всего лишь 0.022. При полученных параметрах регрессии дальнейшая проверка ее на адекватность лишена всякого смысла.

В противоположность *SGI* множественная регрессия для *RDD* из района к северу от губы Колоколкова, как и в случае с районом к югу от о. Колгуев, оказалась вполне адекватной (табл. 5), хотя и несколько более слабой. Частная и получастная корреляции для единственного предиктора (сглаженные трехлетние значения Арктической циркуляции) мало различаются, а скоррелированность его с другими возможными предикторами прак-

тически равна нулю. Соответствие прогнозируемых моделью и наблюдаемых значений *RDD* для района к югу от губы Колоколкова вполне удовлетворительное ($R^2 = 0.695$), хотя небольшое дугообразное расположение точек, как и в случае для района к югу от о. Колгуев, может говорить о нелинейной связи некоторых из предикторов с зависимой переменной (рис. 9).

Несмотря на то что множественная регрессия для *SGI* по району губы Колоколкова в целом недостоверна, значимым предиктором в ней, как и для *RDD*, выступают сглаженные трехлетние значения Арктической

Таблица 5. Результаты гребневой регрессии для *RDD* из района к северу от губы Колоколкова

Скорректированный $R^2 = 0.606$, $p < .000$					
Составляющие регрессии	<i>Beta</i>	Стандартная ошибка	<i>B</i>	Стандартная ошибка	<i>p-level</i>
Константа			-0.921	0.321	0.008
Сглаженный ряд АО по 3-летним средним	0.712	0.116	1.632	0.266	0.000
Количество осадков за год	0.180	0.116	0.013	0.008	0.133

Обозначения как в табл. 2.

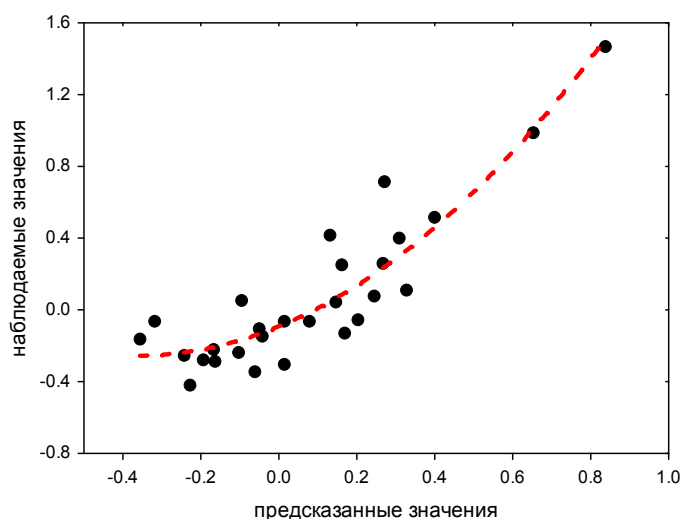


Рис. 9. Соответствие наблюдаемых и предсказанных множественной регрессией значений *RDD* для района к северу от губы Колоколкова

циркуляции. Обращает на себя внимание и то, что в районе к югу от о. Колгуева набор предикторов в незначимой регрессии для *SGI* практически такой же (за исключением *AMO*), как и для *RDD* (табл. 2, 3).

Обсуждение

Результаты анализа линейного роста *S. groenlandicus* в изученных местообитаниях в юго-восточной части Баренцева моря показывают, что моллюски, живущие на мелководье, растут быстрее при больших дефинитивных размерах, но практически при такой же константе роста, что и в относительно глубоководном поселении. Абсцисса перегиба кривой роста (~ 6 лет) в обоих поселениях практически полностью совпадает с найденным для восточной Канады возрастом 100%-ной половой зрелости особей (Kilada et al., 2007).

Более быстрый рост моллюсков на мелководье не удивителен. На меньших глубинах до дна доходит больше живого фитопланктона и продуцируемого им фитодетрита. Волновое перемешивание обеспечивает постоянный приток биогенов из придонных слоев воды и литоральной зоны, что обеспечивает высокую первичную продуктивность планктонного сообщества в течение всего светового сезона в году.

На глубинах 20–30 м поток фитодетрита на дно менее интенсивен и при наличии сезонного пикноклина ограничен 1–2 месяцами в году. Вместе с тем среднегодовая температура воды здесь, по-видимому, несколько выше, так как предельные теоретические размеры моллюсков меньше, чем на мелководье. Ранее для двустворчатых моллюсков *Chlamys islandica* (Muller) из разных районов Баренцева моря было показано наличие обратной статистической зависимости между теоретически предельными размерами и константой роста, а для константы роста – прямой зави-

симости от температуры воды (Денисенко, 1989). Аналогичные результаты были получены и для других двустворчатых моллюсков (Vakily, 1992). И действительно, сильное зимнее охлаждение сказывается быстрее и сильнее на мелководье, чем вдали от берега на большей глубине. Освобождение водной поверхности ото льда также наступает быстрее вдали от берега (Лаппо, 1945).

Стандартизированные темпы роста моллюсков, вычисленные разными методами, различаются достаточно сильно (рис. 6, 7). Так, линейная регрессия между *SGI* и *RDD* для первого района исследований практически отсутствует, а для второго незначительна ($R^2 = 0.28$). Если на графиках *RDD* просматриваются некие крупномасштабные тренды, то на графиках *SGI* присутствует преимущественно только мелкомасштабная стохастика. Случайные и частые колебания *SGI* могут быть всего лишь «белым шумом», не несущим какой-либо информации о глобальных и локальных воздействиях климатических факторов, а отражающим лишь усредненные индивидуальные физиологические особенности изученных моллюсков. В пользу этого говорит практически полное отсутствие значимой автокорреляции в изученных рядах *SGI* (рис. 10), в то время как для рядов *RDD* свойственна значимая автокорреляция со сдвигом до 1 года и менее значимые – со сдвигом 3 и 7 лет. Последнее может свидетельствовать о «внутренней сглаженности» рядов *RDD*, их некоторой инертности и меньшей «засоренности» стохастическим шумом, что позволяет им более адекватно, нежели *SGI*, отражать климатические изменения. При этом для большинства самих изученных климатических рядов, вошедших в состав значимых предикторов построенных множественных регрессий, свойственна автокорреляция примерно с такими же лагами, как и для *RDD*, что

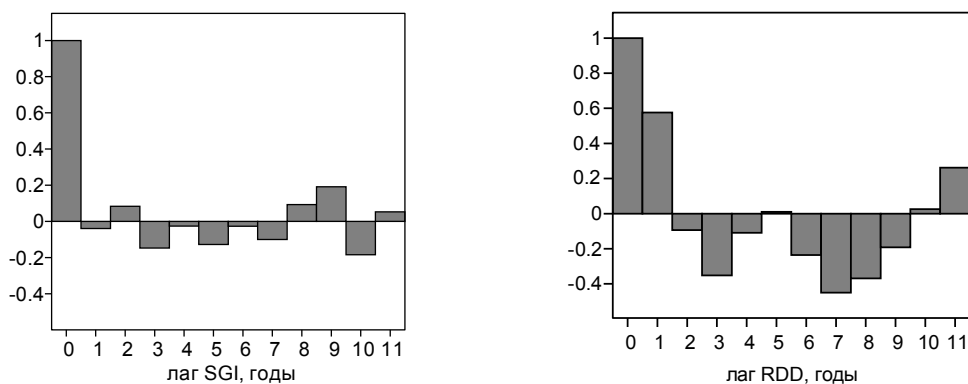


Рис. 10. Диаграммы автокорреляций рядов *SGI* и *RDD* для района к югу о. Колгуев

обусловлено естественной инертностью в изменчивости соответствующих факторов.

Результаты анализа множественных регрессий показывают достаточно большую зависимость темпов роста моллюсков от основных климатических показателей в Северном полушарии. Для *RDD* на мелководье о. Колгуев значимыми положительными предикторами выступают *NAO* и *AO* с соответствующими долями влияния на зависимую переменную – 42 и 53 % соответственно. Достоверным отрицательным предиктором является количество осадков в летний период с долей влияния 30 %. Для местообитания у губы Колоколкова значимым предиктором выступают сглаженные трехлетние значения Арктической циркуляции с долей влияния на зависимую переменную 80 %. Количество осадков также присутствует в модели, но на незначимом уровне.

Наблюдаемое различие в самих предикторах и их количестве для разных местообитаний, по-видимому, не случайно. Влияние *NAO* (северо-атлантической осцилляции) в Баренцевом море, выражающееся в усилении течения Гольфстрим за счет возрастающего количества проникающих на восток циклонов, ограничивается Канино-Колгуевским мелководьем (Адров, Денисенко, 1996). В то

же время арктическая осцилляция (*AO*) оказывает воздействие на все регионы Арктики и поэтому присутствует в качестве предикторов в моделях для *RDD* обоих поселений. Усиление *AO* дает эффект, сходный с усилением *NAO* и сопровождающийся не столько повышением температуры воды, сколько усилением вертикального перемешивания водных масс штормами и обогащением тем самым фотической зоны биогенами. Природа этих явлений в значительной степени не взаимосвязана (корреляция отсутствует полностью), и их можно считать независимыми предикторами.

Отрицательное влияние количества осадков в летнее время на темпы роста моллюсков на мелководье у о. Колгуев может объясняться тем, что после обильных дождей многочисленные ручьи и речки выносят в море много продуктов размыва рыхлых осадочных пород, из которых сложен остров. В результате сильно понижается прозрачность вод в прибрежной зоне острова и снижается интенсивность фотосинтеза даже на небольшой глубине. Поселение моллюсков к северу от губы Колоколкова расположено намного дальше от берега, чем поселение у о. Колгуев, и может быть в гораздо меньшей степени подвержено негативному воздействию летних осадков.

Заклучение

Результаты анализа межгодовых линейных приростов *S. groenlandicus* в период с 1965 по 1992 гг., характеризующийся достаточно разными условиями окружающей среды в конкретных местообитаниях в юго-восточной части Баренцева моря, позволили установить зависимость роста моллюсков от

многолетних изменений ряда климатических показателей. Предложенный **RDD**-индекс дал более адекватные результаты, нежели **SGI**, и кроме моллюсков его можно рекомендовать для изучения роста прочих беспозвоночных, имеющих регистрирующие возраст структуры, а также для рыб, рептилий и других позвоночных животных.

Список литературы

1. Адров Н. М., Денисенко С. Г. (1996) Океанографическая характеристика Печорского моря. В: Матишов Г.Г. и др. (ред.). Биогеоценозы перигляциальных шельфов морей западной Арктики. Часть 2. Донная фауна и условия ее существования (Печорское море). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, с. 164–179.
2. Алимов А. Ф. (1981) Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 248 с.
3. Боровиков В. (2003) Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2–е изд. СПб.: Питер, 688 с.
4. Денисенко С. Г. (1989) Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море. Апатиты: Изд. КНЦ АН СССР, 138 с.
5. Денисенко С. Г. (1997) Рост и продолжительность жизни хозяйственно-ценных сердцевидок юго-восточной части Баренцева моря. В: Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: тез. докл. научно-практ. конфер. Мурманск, с. 36–37.
6. Золотарев В. Н. (1989) Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка, 123 с.
7. Кузнецов В. В. (1960) Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.–Л.: Изд. АН СССР, 322 с.
8. Лаппо С. Д. (1945) Справочная книжка полярника: краткие сведения об океанографии, климате, животном мире и населении Арктики. М.: Изд. Главсевморпути, 423 с.
9. Наумов А.Д. (2006) Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Исследования фауны морей 59 (67). СПб.: ЗИН РАН, 367 с.
10. Скарлато О. А. (1981) Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. Вып. 126. Л.: Наука, 480 с.
11. Терещенко В. В. (1997) Сезонные и межгодовые изменения температуры и солёности воды основных течений на разрезе “Кольский меридиан“ в Баренцевом море. Мурманск: Изд. ПИНРО, 71 с.
12. Bayne B. L., Worrall C. M. (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3: 317–328.
13. Carroll M. L., Denisenko S. G., Voronkov A., Ambrose W. G., Henkes G. C., Bosheim S., Fredheim B., Gulbrandsen T. R. (2008) Arctic bivalves as indicators of environmental variation.

- In: Proceedings of the SPE 9th International Conference on Health, Safety and Environment (15–17 April 2008, Nice, France). SPE–111558. London: SPE, p. 417-427.
14. Carroll M. L., Ambrose W. G., Levin B. S., Locke W. L., Henkes G. A., Hop H., Renaud P. E. (2011) Pan–Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus*. *Journal of Marine Systems* 88: 239–251.
 15. Fritts H. C. (1976) *Tree rings and climate*. New York: Academic Press, 567 p.
 16. Gorny M., Brey T., Arntz W., Bruns T. (1993) Growth, development and productivity of *Chorismus antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda: Natantia) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 174: 261–275.
 17. Hammer Ø. (2012) PAST – Paleontological statistics. Version 2.14. Reference manual. Oslo: Natural History Museum University of Oslo, 225 p.
 18. Hurrell J. W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation and relationships to regional temperature and precipitation. *Science* 269: 676–679.
 19. Jones D. S., Williams D. F., Arthur M. A. (1983) Growth history and ecology of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revealed by stable isotopes and annual shell increments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 73: 225–242.
 20. Katsanevakis S., Maravelias C. D. (2008) Modeling fish growth: multi–model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9: 178–187.
 21. Kennish M. J., Loveland R. E. (1980) Growth models of the northern quahog *Mercenaria mercenaria* (Linne). *Proc. Nat. Shellfish Ass.* 70: 230–239.
 22. Kilada R. W., Roddick D., Mombourquette K. (2007) Age determination, validation, growth, and minimum size of sexual maturity of the Greenland smooth cockle (*Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789) in Eastern Canada. *Journal of Shellfish Research* 26: 443–450.
 23. Nakaoka M., Matsui S. (1994) Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia: Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns. *Marine Biology* 119: 397–404.
 24. StatSoft Inc. (2001) Электронный учебник по статистике. Москва: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
 25. Thompson D. W. J., Wallace J. M. (1998) The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophys. Res. Lett.* 25: 1297–1300.
 26. Vakily J. M. (1992) Determination and comparison of bivalve growth, with emphasis on Thailand and other tropical areas. ICLARM Tech. Rep. 36. Manila: ICLARM, 125 p.