

УДК: 594.117

БИОЛОГИЯ ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА *CHLAMYS ISLANDICA* (BIVALVIA, PECTINIDAE) И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЕГО ПОСЕЛЕНИЙ В ГУБАХ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

© 2010 г. А. В. Ржавский¹, А. И. Буяновский², Т. А. Бритаев¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва

Приведен обзор основных результатов исследований биологии исландского гребешка в разных частях ареала и оригинальные результаты по материалам работ, выполненных в 2004–2006 гг. в губах Ярнышная и Долгая восточного Мурмана. Установлено, что плотность моллюсков в губах (4–30 экз./м²) ниже, чем в открытой части Баренцева моря; моллюски формируют относительно плотные скопления в средних частях губ в диапазоне глубин 20–30 м. Сделан вывод, что максимальный возраст в разных поселениях варьирует от 11 лет до 21 года; на разных участках губы Ярнышная темпы роста сходны, кроме порога, отделяющего куттовую часть от внешней, где моллюски растут хуже. Показано, что плотность молоди положительно коррелирует с плотностью взрослых особей, указывая на отсутствие межвозрастного антагонизма, свойственного другим группам двустворчатых моллюсков. Установлено, что половое созревание начинается в 3 года и в 5 лет все особи становятся половозрелыми. В 3–5 лет доля самцов в популяции выше доли самок; далее, по мере роста, соотношение между полами выравнивается, а для моллюсков старше восьми лет вновь отмечается тенденция к преобладанию самцов. В отличие от открытой части моря поселения губ пополняются более стабильно: если в поселениях открытой части хорошее пополнение случается раз в несколько лет, то в губах, наоборот, раз в несколько лет бывает плохое пополнение.

ВВЕДЕНИЕ

Распространение и условия обитания. Исландский гребешок *Chlamys islandica* (Müller, 1776) широко распространен в Арктике и бореальных водах Северной Атлантики. Он обитает в Гудзоновом заливе и у о. Баффинова Земля, вдоль восточного побережья Северной Америки к югу до м. Кэйп-Код, у западной и восточной Гренландии, Исландии, в Норвежском, Баренцевом, Белом и юго-западной части Карского моря, у о-вов Фарерские, Ян-Майен, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа [11]. Сведения о его обитании в морях Чукотском, Бофорта и вдоль обоих побережий северной части Тихого океана [11, 26] не подтвердились последующими исследованиями [13, 36, 43]. Таким образом, исландский гребешок – атлантический широко распространенный аркто-бореальный вид. Поскольку он обитает в Арктике, то используемое некоторыми авторами [43] название “субарктический вид” не вполне корректно.

В Баренцевом море выделяют восемь сравнительно обособленных районов обитания, границы

которых в разные годы могут смещаться в зависимости от изменения климатических условий. Это Северная Норвегия; юго-западный Шпицберген; Мурманское побережье (включая Воронку Белого моря); юго-восточная часть; северо-западное побережье островов Новая Земля; три района в центральной части между Новой Землей и Шпицбергом [11].

У Мурманского побережья гребешок обитает обычно в диапазоне глубин 5–150 м, преимущественно на песчаном грунте с примесью ракуши, галечно-гравийного и крупнообломочного материала, хотя может встречаться начиная с глубин 1–2 м, а также на каменистых и скальных грунтах [19, 20]. Выделено несколько обособленных поселений, приуроченных к участкам с неровным дном. Наиболее обширные и плотные поселения расположены на глубинах менее 100 м в Семиостровской провинции, у о. Нокуев, в губе Савиха, северо-восточнее и восточнее (в Воронке Белого моря) м. Святой Нос и на Южно-Канинском мелководье (Канинской банке). В местах обитания динамика придонных вод активная, соленость

варьирует от 33.2 до 34.8‰, температура – от 0 до 7.2 °C [11, 12]. Как и у других массовых видов рода *Chlamys* [1, 21], скопления исландского гребешка приурочены к склонам банок и желобов, в районах гидрологических фронтов [11]. Такое распределение может быть связано как с улучшенным снабжением пищей (фитопланктоном, детритом), так и с концентрированием личинок в локальных круговоротах [1, 11]. Оптимальная скорость течения 20–25 см/с: при таких значениях на крупнопесчаных осадках численность и биомасса достигают максимальных значений 50 экз/м² и 4 кг/м² соответственно. При скорости течения ниже 5 и выше 40 см/с гребешки обнаружены не были [11].

Исландский гребешок является одним из промысловых видов, хотя его общий вылов сравнительно невелик: в 2005 г. из добытых промыслом 711.3 тыс. т гребешков (еще 1274.8 тыс. т было добыто в марикультуре) исландского гребешка было выловлено немногим более 9 тыс. т. Основными добывающими странами были Канада (3.3 тыс. т), РФ (3.3 тыс. т) и Гренландия (2.3 тыс. т) [40]. Ранее лидером добычи была Исландия, где с 1985 г. вылавливали свыше 16 тыс. т [43]. В дальнейшем перелов привел к подрыву запасов, и с 2004 г. промысел прекращен [40]. Поскольку популяции большинства промысловых гребешков характеризуются сложной пространственной структурой, а особи – большой продолжительностью жизни, то при промысле рекомендуют использовать ротационную стратегию, заключающуюся в ежегодном переносе основных промысловых нагрузок на разные участки [49, 51, 52, 57].

Поскольку исландский гребешок является промысловым видом, то его биология в разных частях ареала исследована достаточно подробно. Выполнены учетные съемки, позволяющие оконтурить основные скопления и оценить запасы [3, 9, 10, 12, 20, 37, 38, 43, 45, 48, 59, 63–65, 70 и др.]. Во многих из перечисленных работ приводятся сведения о размерном составе разных поселений; для некоторых районов показана его многолетняя динамика.

Биология размножения. Исследованы сроки размножения, особенности гонадного цикла, половая структура разных популяций [11, 28, 34, 38, 43, 46, 47, 64, 72 и др.]. На Мурманском побережье половое созревание начинается в 3 года и заканчивается к 6 годам: в этом возрасте все особи являются половозрелыми. У западной Гренландии этот процесс происходит с 4 до 9 лет, при высоте раковины 30–55 мм. В Норвегии – с 5 до 7 лет при 40–50 мм. В раннем возрасте моллюски

созревают преимущественно как самцы, но к 5 годам соотношение между полами выравнивается и становится близким к 1. Существует предположение, что вследствие относительно более высоких энергетических затрат на размножение, выживаемость самцов, ниже, чем самок, и у старших возрастов, это может приводить к снижению их доли в соотношении полов [34]. Нерест происходит с апреля по сентябрь, и его конкретные сроки, по одним данным [11, 15] определяются накопленной за год температурой в 380 градусо-дней, по другим [28] – началом развития фитопланктона. В Баренцевом море на западе, у о. Медвежий, нерест происходит в апреле-мае и по мере продвижения на восток смещается на более поздние сроки: у западного побережья полуострова Канин он происходит в июне-июле. Плодовитость связана с высотой раковины аллометрической зависимостью (показатель степени $b = 5.2$) и, в среднем, равна 5.2 млн. яиц [11]. Оплодотворение наружное. Пелагический период личинки длится 9–10 недель [50].

Оседание. Оседание происходит преимущественно на твердые субстраты, куда личинки прикрепляются биссусом. Одним из наиболее предпочтительных субстратов является мертвый перисарк гидроидов рода *Tubularia*: личинки гребешка предпочитают перисарк живым гидроидам, красным водорослям и различным искусственным субстратам. Более того, «чистый» перисарк более предпочтителен, чем перисарк, покрытый бактериальной пленкой. Вероятно, основную роль в привлечении молоди играет белковый и/или полисахаридный компонент мертвого гидроида. Так же как и у мидии [33], осевшая молодь гребешка способна открепляться, некоторое время пребывать в толще воды, а затем заново прикрепляться. При этом отмечено, что повторное прикрепление обычно осуществляется к тому же субстрату, на который первоначально осела личинка [53–55]. На коллекторы оседают преимущественно личинки, хотя через 3–4 месяца вторично осевшая молодь и обнаруживается в небольшом количестве [43].

Рост и продолжительность жизни. Ярко выраженная сезонность роста, свойственная видам, населяющим высокие широты, позволяет сравнительно легко определять возраст по наружным кольцам и/или по меткам на обызвествленном основании лигамента. Применение обоих методов в комбинации с прямыми наблюдениями за осевшей молодь позволили оценить темпы роста и возрастной состав поселений в разных частях ареала [11, 37, 38, 44, 64, 71, 73 и др.]. На коллекторах за 1 год молодь дорастает до 7 мм в Норвегии и до

9.5 мм в Исландии. За 2–3 года в Исландии гребешки в подвесных садках дорастают до 25 и 40 мм соответственно. В естественных поселениях у западной Гренландии средний возраст моллюсков составляет 21 год при высоте раковины 87 мм. В Исландии максимальный возраст также составляет ~20 лет, а максимальный размер достигает 140 мм. На Мурманском побережье в Семиостровском поселении максимальный возраст равен 18 годам, до 90 мм гребешки дорастают, в среднем за 8 лет [11].

Наиболее высокая скорость роста отмечена в районах, где соотношение между взвешенной неорганикой и органикой минимальное [66, 75]. Так же как и мидии [67 и др.], в толще воды (подвесная культура) гребешки растут лучше, чем на дне, и это объясняется более высокой долей фитопланктона в рационе и соответственно, более низкой долей детрита [56]. Соответственно, в период весеннего цветения зарегистрированы и максимальные темпы роста [43]. Возможно, на скорость роста влияет и внутривидовая конкуренция, т.к. даже в подвесной культуре лучше росли особи в садках расположенных, не над гребешковой банкой, а в стороне от нее [41].

Смертность наиболее высока на фазе личиночного развития (выживает одна личинка из 2.5 млн.). В первый год жизни коэффициент естественной убыли равен 1.13 год⁻¹. Начиная с третьего года и до девяти лет, смертность фактически постоянна и составляет 0.12 год⁻¹, и только у моллюсков старше девяти лет она увеличивается до 0.2 год⁻¹. Вследствие сильного пресса хищников (морских звезд, крабов, донных рыб) молодь обитает преимущественно в убежищах: под ракушками, между валунами, в щелях. Со степенью развития убежищ может быть связано преобладание молоди на той или иной глубине. Использование убежищ не снижает рост молоди высотой 15–30 мм, а ускоряет его; для особей среднего размера (30–60 мм) использование убежищ существенного влияния на рост не оказывает. Более того, показано, что скорость течения оказывает отрицательное влияние на рост, и в убежищах, где она меньше, моллюски растут лучше.

Способность использовать убежища в онтогенезе не меняется, и переход от убежищ к открытой жизни связан преимущественно с уменьшением числа доступных убежищ по мере роста моллюсков. Определенное затруднение создает и малоподвижный образ жизни, ограничивающий поиск подходящих убежищ, поскольку их потенциальное количество больше того, которое используется. В целом, «размерный состав» вход-

ных отверстий в убежища может определять размерный состав гребешков, обитающих на исследуемой акватории. Несмотря на то, что по мере роста гребешки начинают все более активно защищаться от хищников (вначале более активно плавают, затем становится более прочной раковина), смертность в период перехода к открытому образу жизни наиболее высока [30–32, 74]. С другой стороны, увеличение смертности у взрослых особей связано с разрушением раковины вследствие развития перфораторов [11].

Среди других факторов смертности взрослых особей следует отметить гибель моллюсков от драг [61, 62], которая может превосходить промысловое изъятие в 4 раза [25]. Последнее время весьма актуальной стала оценка воздействия на поселении хищника-вселенца камчатского краба. Предварительные экспериментальные исследования [58] показали, что гребешок может составлять существенную долю в питании крупных взрослых крабов, хотя хищники малых и средних размеров предпочитают другие жертвы (ежи, мидии, звезды) при их наличии в предлагаемой пище. Соответственно, размерный состав крабов может определять видовое разнообразие гребешковых банок и их плотность. С другой стороны, в пищеварительном тракте молоди краба разного возраста, собранной в естественных условиях, встречается только молодь гребешка в единичных количествах. [24, Павлова Л.В. – личное сообщение]

Размерно-возрастной состав поселений. Наиболее полные исследования, связанные с динамикой размерного состава, выполнены по данным траловых сборов [11, 12]. Показано, что на протяжении ряда (до 11) лет размерный состав поселений является относительно стабильным и характеризуется мономодальным распределением, связанным с доминированием взрослых особей высотой 70–90 мм. Пополнение обычно или слабое, или отсутствует, и только в отдельные годы появляется высокоурожайное поколение, сравнимое по плотности с взрослыми особями. После появления высокоурожайного поколения распределение размерных классов становится бимодальным и сохраняется таковым в течение нескольких лет, пока молодь не вырастет до 70–90 мм.

Таким образом, популяционная биология исландского гребешка как важного промыслового объекта исследована достаточно подробно. Вместе с тем, во-первых, все данные, связанные с размерно-возрастным составом основаны на обобщении результатов, полученных с отдельных станций. Тем самым игнорируется пространствен-

но-временная изменчивость размерного состава – важнейший элемент понимания функциональной структуры популяции и выработки стратегии промысла [7]. Во-вторых, большинство данных по Мурманскому побережью собрано в поселениях открытой части Баренцева моря, в то время как информация по поселениям в губах ограничена сведениями по распределению [4, 19, 20, 22, 23], расчетными значениями коэффициентов уравнений роста Бергаланфи и Броди [11], гистограммами размерного состава по данным разовых сборов [19; 23]. И только для одной губы (г. Савиха) показана динамика размерного состава в 1996–2000 гг. [12]. Между тем, и условия обитания, и характер распределения, и популяционные характеристики поселений в открытом море и губах могут существенно отличаться: например, если в открытой части гребешки обитают преимущественно на песке, то в губах – могут быть на каменистом грунте [19]; в губах поселения могут начинаться почти от уреза воды (2 м), в то время как в открытом море – с 10 м [19]; в губе Ярнышная распределение гребешков близко к случайному [22], в то время как в открытом море (Семиостровское поселение) оно очень сильно агрегировано [11] и т.д. С учетом этих обстоятельств, цель исследования заключалась в восполнении указанных пробелов: установлении функциональной структуры поселений исландского гребешка в губах восточного Мурмана на примере модельных полигонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в августе 2004–2007 гг. в губе Ярнышная и 2006 г. в губе Долгая Баренцева моря (табл. 1). Гребешка учитывали и собирали водолажным методом, как правило по трансектам на глубинах 10–45 м. Водолаз последовательно перекладывал рамку площадью в 1 м² и записывал на пластиковые таблички количество моллюсков, попавших в рамку, после чего собирал их в общую питомзу. Визуально отмечался характер грунта. В случае одновременной работы двух водолазов они шли параллельно каждый со своей рамкой и ширина обследованной полосы составляла 2 м. В трех случаях сбор проводился без учета по рамкам. Площадь трансект колебалась в зависимости от глубины погружения и плотности поселения гребешка. Места учетов определялись на основании предварительной водолазной разведки. Трансекты располагались как по градиенту глубин, так и по изобатам. Точки погружения и выхода водолазов фиксировались с помощью GPS. У собранных животных измеряли штангенциркулем высоту раковины с точностью до 0.1 мм.

В 2007 г. определяли пол по цвету гонад [11], когда это было возможно, и у всех особей сохраняли лигамент для последующего определения возраста; мелких особей (высотой до 2 см) сохраняли целиком. Всего обработан 2641 экз.

Поскольку группы разрезов располагались более или менее обособленно, то для обобщенного анализа пространственных различий выделили семь районов соответствующих береговым ориентирам 1: КС – внешняя северо-восточная часть г. Ярнышная, севернее Красной скалы (разрезы 3–7, 11–17, 20–24, 34, 35); ПП – кутовая часть г. Ярнышная, южнее бывшего портопункта (разрезы 1, 2, 9, 10, 19, 26); КС-ПП – промежуточный разрез на пороге, отделяющем кутовую часть от внешней (разрез 25); ЗБ – западный берег г. Ярнышная (разрез 18); ВБ – восточный берег г. Долгая (разрезы 27–29); ЗБю – западный берег г. Долгая, южная группа разрезов (разрезы 30–32); ЗБс – там же севернее, напротив разрезов, выполненных на восточном берегу губы (разрез 33).

Для оценки распределения использовали индекс Морисита:

$$IM = \frac{\sigma^2 - \bar{N}}{\bar{N}^2} + 1.$$

где \bar{N} – ср. плотн. в р-не, σ^2 – дисперсия. При IM , близком к 1, распределение слабо агрегировано, приближается к случайному; при $IM \gg 1$ агрегированность высокая, и значительная часть гидробионтов находится в скоплениях. Скоплением следует считать участок, где плотность выше средней.

Кроме того, для оценки распределения внутри районов рассчитывали индексы трехпараметрического распределения [27]: средней плотности в скоплениях m^* , средней плотности вне скоплений (фоновой части популяции) m^0 и относительную площадь, занимаемую скоплениями, K :

$$m^0 = \bar{N} + \frac{A}{2B} - \left(\left(\frac{A}{2B} \right)^2 + B \right)^{1/2},$$

$$m^* = \bar{N} + \frac{A}{2B} + \left(\left(\frac{A}{2B} \right)^2 + B \right)^{1/2},$$

$$A = \mu_3 + 2\bar{N} - 3\sigma^2, B = \sigma^2 - \bar{N}, \mu_3 = \frac{1}{J} \sum_{i=0}^I (i - \bar{N})^3 j_i$$

i – число гребешков в рамке, I – максимальное число гребешков в рамке, j_i – число рамок с i гребешками, J – общее число рамок;

$$K = \frac{\bar{N} - m^0}{m^* - m^0}.$$

При сравнении двух значений плотности (например, с градиентных разрезов 2004 и 2006 гг.)

Таблица 1. Характеристика мест сбора материала

№	Дата	Губа, разрез	Координаты начала разреза	Координаты конца разреза	h, м	Грунт	N	n	B, г/м ²
1	09.08.04	Я,Г	69°06.607' N-36°03.347' E	нет	26–32	ИП	81	10	14
2	09.08.04	Я,Г	69°06.618' N-36°03.208' E	69°06.709' N-36°03.106' E	19–28	ИП	83	28	33
3	04.08.04	Я,Г	69°07.343' N-36°02.963' E	69°07.313' N-36°02.881' E	23–32	ИП	нет	43	114
4	05.08.04	Я,Г	69°07.290' N-нет	нет	23–32	ИП	24	51	97
5	05.08.04	Я,Г	69°07.426' N-36°02.678' E	69°07.265' N-36°02.701' E	21–31	ИП	44	89	114
6	04.08.04	Я,Г	69°07.343' N-36°02.933' E	нет	24–30	ИП	19	46	137
7	05.08.04	Я,Г	69°07.471' N-36°02.543' E	69°07.455' N-36°02.467' E	25–30	ИП	24	116	381
8	05.08.05	Я,Г	нет	нет	18–37	П	нет	150	нет
9	12.08.06	Я,Г	69°06.492' N-36°03.408' E	69°06.475' N-36°03.198' E	10–21	ИП	145	52	17
10	12.08.06	Я,Г	69°06.653' N-36°03.038' E	69°06.623' N-36°03.153' E	31–24	ИП	76	77	69
11	13.08.06	Я,Г	69°07.515' N-36°02.348' E	69°07.488' N-36°02.663' E	40–7	ПК	186	8	2
12	13.08.06	Я,Г	69°07.403' N-36°02.505' E	69°07.410' N-36°02.573' E	36–24	ПК	50	171	221
13	13.08.06	Я,Г	69°07.408' N-36°02.560' E	69°07.340' N-36°02.693' E	32–16	нет	51	118	114
14	13.08.06	Я,Г	69°07.210' N-36°02.607' E	69°07.233' N-36°02.743' E	33–15	нет	68	31	43
15	25.08.06	Я,И	69°07.300' N-36°02.640' E	69°07.383' N-36°02.552' E	25	ИП	27	78	132
16	25.08.06	Я,И	69°07.277' N-36°02.652' E	69°07.290' N-36°02.583' E	35	П	23	43	152
17	25.08.06	Я,И	69°07.330' N-36°02.612' E	69°07.310' N-36°02.688' E	35	П	18	73	273
18	25.08.06	Я,И	69°07.150' N-36°02.348' E	69°07.023' N-36°02.527' E	20	ИП	нет	61	нет
19	12.08.07	Я,И	69°06.592' N-36°03.207' E	69°06.525' N-36°03.283' E	20	Р	109	38	11
20	13.08.07	Я,И	69°07.388' N-36°02.071' E	нет	30	Р	27	134	264
21	14.08.07	Я,И	69°07.298' N-36°02.603' E	69°07.240' N-36°02.617' E	35	Р	24	66	147
22	13.08.07	Я,И	69°07.336' N-36°02.653' E	69°07,???' N-36°02,???' E	25	Р	31	119	191
23	15.08.07	Я,И	69°07.358' N-36°02.665' E	69°07.340' N-36°02.657' E	25	Р	46	179	185
24	14.08.07	Я,И	69°07.415' N-36°02.587' E	69°07.400' N-36°02.605' E	17	П	35	28	4
25	17.08.07	Я,И	69°06.813' N-36°02.957' E	нет	30	ИП	39	90	94
26	18.08.07	Я,И	69°06.525' N-36°02.973' E	69°06.463' N-36°02.982' E	24	И	109	36	26
27	18.08.06	Д,И	69°11.455' N-34°58.653' E	69°11.473' N-34°58.625' E	24	П	48	78	112
28	19.08.06	Д,И	69°11.490' N-34°58.158' E	69°11.505' N-34°58.247' E	20	ПК	21	69	254
29	19.08.06	Д,И	69°11.432' N-34°58.453' E	69°11.460' N-34°58.597' E	28	ПК	98	32	16
30	20.08.06	Д,И	69°11.265' N-34°56.765' E	69°11.282' N-34°56.730' E	12	Р	28	29	41
31	21.08.06	Д,И	69°11.303' N-34°56.998' E	69°11.295' N-34°56.942' E	30	С	5	87	1499
32	21.08.06	Д,И	69°11.287' N-34°56.783' E	69°11.310' N-34°56.768' E	30	Р	56	73	88
33	23.08.06	Д,И	69°11.503' N-34°57.158' E	69°11.497' N-34°57.137' E	30	С	17	119	559
34	25.08.06	Я,И	69°07.352' N-36°02.680' E	69°07.393' N-36°02.660' E	17	ИП	42	32	40
35	25.08.06	Я,И	69°07.367' N-36°02.630' E	69°07.402' N-36°02.642' E	17	К	34	25	20

Примечание: N – число рамок, n – число экземпляров, B – биомасса, h – глубина. Губы: Я – Ярьшная, Д – Долгая. Тип разреза: Г – градиентный, И – изобатный. Грунт: ИП – илистый песок, П – песок, ПК – песок с камнями, К – камни, Р – ракушечник, С – скала.

использовали критерий Стьюдента (*t*); при парном сравнении более двух значений (например, с глубин 17, 25 и 35 м) использовали критерий Тьюки [2]; расчет выполняли в программе STATISTICA 6.0.

Возраст определяли, подсчитывая число меток на обызвествленном основании лигамента. Для этого сухие лигаменты просматривали под микроскопом МБС-1 с увеличением ×8 или ×16. Основная проблема, возникающая при использовании данного метода, заключалась в определении

возраста особей с одной видимой меткой. Анализ колец роста на раковинах мелких особей показал, что первая отчетливо видимая метка характерна для особей возраста 2+. Таким образом, в наших оценках возраст определяли как количество видимых меток +1.

Для сравнения результатов с данными С.Г. Денисенко [11] для моллюсков возраста 1+ – 5+ рассчитывали коэффициенты H_i и b уравнения Броди:

$$H_i = H_i t^b,$$

а для моллюсков возраста $> 5+$ – коэффициенты H_∞ , k и t_0 уравнения Бергаланфи:

$$H_t = H_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}),$$

где H_t – средняя высота раковины моллюска возраста t . Расчет выполняли методом итераций в программе STATISTICA 6.0. Зависимость плотности молоди от типа грунта (см. табл. 1) исследовали с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

При выделении групп проб со сходным размерным составом использовали оригинальную методику [5, 6, 8], близкую к методу рекуррентных групп [16, 17, 39], преобразованную в специальную программу для ПК [8]. Для расчетов был выбран шаг 5 мм: значение, наиболее часто используемое для анализа размерного состава поселений исландского гребешка [12, 19, 45, 64]. Минимальный объем анализируемой выборки был задан в 20 экз. Итогом расчетов является выделение трех категорий проб: 1 – пробы, входящие в одну группу; 2 – пробы, которые могут быть отнесены к двум и более группам; 3 – пробы, которые не могут быть отнесены ни к одной из групп. Размерный состав каждой пробы, входящей в одну группу, сходен (здесь и далее: размерный состав сходен, если расчетное значение двухвыборочного критерия согласия Смирнова–Колмогорова $\lambda \leq 1.36$) с усредненным размерным составом данной группы – типом размерной структуры [5] – и не сходен с усредненным размерным составом других групп. Соответственно, для проб категории 2 он сходен с усредненным размерным составом двух и более групп, а для проб категории 3 – не сходен с усредненным размерным составом ни одной из выделенных групп.

Для других математических расчетов и построения графиков использовали стандартные

методы сравнения [18] и программы MS® Office Excel 2003 и STATISTICA® 6.0. Все усредненные значения приводятся (\pm) со стандартной ошибкой SE или доверительным интервалом ($\alpha = 0.05$).

Работа выполнена в рамках программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами». Мы благодарим за поддержку наших исследований заместителя директора ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, чл.-корр. РАН Ю.Ю. Дгебуадзе и дирекцию ММБИ КНЦ РАН. В сборе и обработке материала принимали участие Савинкин О.В., Антохина Т.И., Мехова Е.С., Ханнанова Л.А., Оскардов Р.Ю. (ИПЭЭ РАН), Зуев Ю.А. (ММБИ КНЦ РАН) и студенты Биологического ф-та МГУ Деарт Ю.В. и Синельников С.Ю.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Распределение. Средняя плотность, по данным всех рамок, выполненных в обеих губах, составила 1.23 экз./м². Максимальная плотность в рамке (25 экз./м²) отмечена у западного берега губы Долгая (табл. 1, станция 33); в губе Ярнышная эта величина составила 12 экз./м² (станция 4). Анализ данных с 31 разреза показал, что преобладающим типом распределения было случайное: для 18 разрезов расчетное значение индекса Морисита (IM) было равно 1 и только для трех разрезов оно было >2 , варьируя от 3 до 6. Средняя плотность в поселениях с низким IM ($=1$) составляла 2.3 ± 0.3 экз./м² и была намного выше, чем в поселениях с высоким IM (>2) 0.3 ± 0.1 экз./м².

В разных районах (табл. 2) распределение варьировало от близкого к случайному (2007 г., КС) до сильно агрегированного (2006 г., ЗБю). Самые плотные скопления расположены у западного бе-

Таблица 2. Параметры распределения гребешка внутри районов, где выполнено более одного разреза

Год	Губа-разрез	Район	Станции	J	$\bar{N} \pm SE$	IM	m^*	m^0	K
2004	Я – Г	КС	3–7	110	2.6 ± 0.2	1.6	7.1	1.7	0.16
2004	Я – Г	ПП	1–2	164	0.2 ± 0.0	1.7	1.1	0.2	0.05
2006	Я – Г	КС	11–14	354	0.9 ± 0.1	3.4	3.4	0.1	0.25
2006	Я – Г	ПП	9–10	221	0.6 ± 0.1	2.2	5.5	0.5	0.02
2006	Я – И	КС	15–17, 34, 35	144	1.7 ± 0.2	1.6	3.3	0.6	0.41
2006	Д – И	ВБ	27–29	167	1.1 ± 0.1	1.8	2.6	0.4	0.33
2006	Д – И	ЗБю	30–32	89	2.1 ± 0.4	4.3	17.3	1.2	0.06
2007	Я – И	КС	20–24	163	3.1 ± 0.2	1.2	4.6	1.9	0.42
2007	Я – И	ПП	19, 26	309	0.2 ± 0.0	2.1	0.3	0.0	0.87

Примечание: J – число рамок; $\bar{N} \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка; IM – индекс Морисита; m^* – средняя плотность в скоплениях; m^0 – средняя плотность вне скоплений; K – относительная площадь, занимаемая скоплениями; Я, Д – губы Ярнышная и Долгая; Г, И – градиентные и изобатные разрезы.

Таблица 3. Результаты множественного сравнения плотности гребешка на разных глубинах (в заголовках строк и столбцов) во внешней части губы Ярнышная. В ячейках значения вероятности *p*: различия достоверны при $p < 0.05$; $\bar{N} \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка

Станция	$\bar{N} \pm SE$	<i>h</i> , м	25	35	35	17	17
2006 г.							
15	2.9±0.3	25	×				
16	1.7±0.3	35	0.05	×			
17	4.1±0.5	35	0.05	0.00	×		
34	0.7±0.2	17	0.00	0.08	0.00	×	
35	0.8±0.2	17	0.00	0.13	0.00	1.00	×
Станция	$\bar{N} \pm SE$	<i>h</i> , м	25	35	35	17	17
2007 г.							
20	4.1±0.3	30	×				
21	2.6±0.3	35	0.03	×			
22	3.9±0.3	25	0.99	0.11	×		
23	3.8±0.4	25	0.98	0.12	1.00	×	
24	0.9±0.2	17	0.00	0.01	0.00	0.00	×

рега г. Долгая, самые разреженные – в кутовой части губы Ярнышная. Анализ распределения по глубинам выполнен по данным изобатных разрезов 2006 и 2007 гг. В оба года плотность на глубине 17 м как правило, была достоверно ниже, чем на глубинах 25–35 м (табл. 3). Кроме того, достоверные различия в 2006 г. отмечены для двух разрезов с глубины 35 м (ст. 16–17), а в 2007 г. – для станций с глубин 30 и 35 м (ст. 20–21).

В губе Долгая у восточного берега (район ВБ) плотность на глубине 28 м (0.3 ± 0.1 экз./м²), достоверно отличалась от значений на 24 и 20 м, (1.8 ± 0.1 и 3.6 ± 0.4 экз./м² соответственно). На глубинах 24 и 20 м различия в плотности недостоверны – по критерию Тьюки $p = 0.12$. У западного берега (район ЗБю) на глубинах 12 и 20 м плотность существенно ниже, чем на 30 м (1.0 ± 0.3 , 1.5 ± 0.3 и 14.4 ± 4.0 экз./м² соответственно). Плотность, зарегистрированная на 30 м, максимальна для всей исследованной акватории.

Наиболее высокая плотность гребешка в губе Долгая отмечена на скалистом грунте (табл. 1, ст. 31, 33) – 8.3 ± 1.5 экз./м². На других грунтах: песке (ст. 27), ракушечнике (ст. 30, 32), песке с камнями (ст. 28, 29) ее значения существенно ниже и достоверно не различались, составляя соответственно 1.8 ± 0.1 , 1.3 ± 0.2 и 0.9 ± 0.1 экз./м².

Выявить какую-либо зависимость плотности от грунта в губе Ярнышной не удалось. Так, в 2006 г. станции 16, 17, где плотность различалась достоверно (см. выше), располагались не только на одной глубине, но и на одном грунте, песчаном. И,

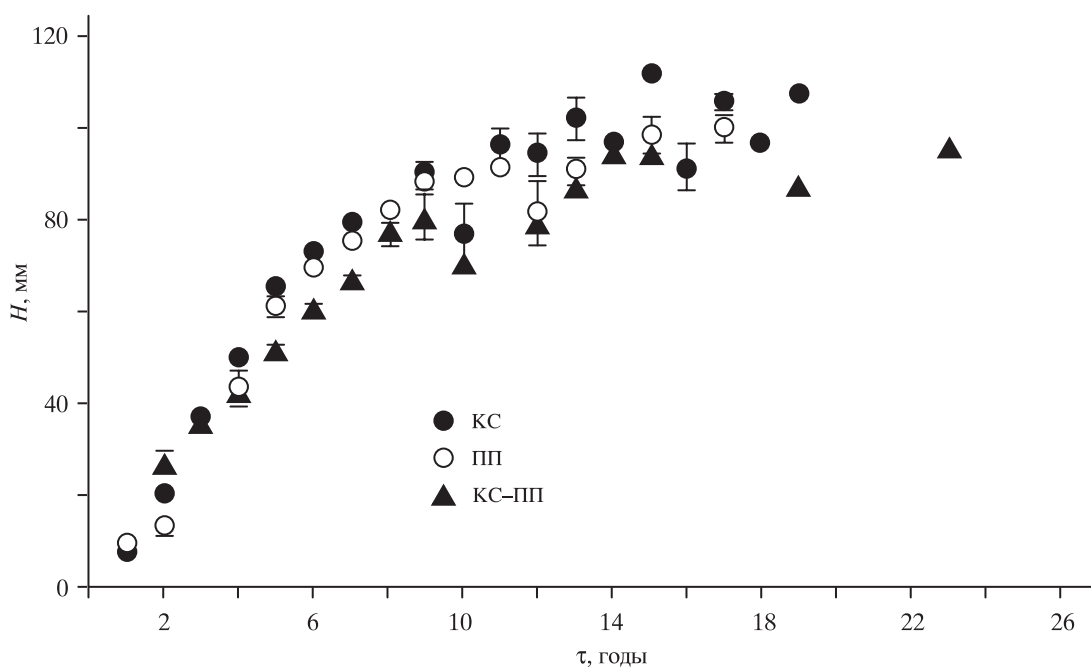
наоборот, станции 34, 35, где плотность была сходной, располагались на одной глубине, но на разных грунтах – камнях и илистом песке (см. табл. 1). В 2007 г. все станции глубже 17 м располагались на одном типе грунта – ракушечнике, а единственная станция, выполненная на песчаном грунте, располагалась мелководнее. Во внутренней части губы, станции 19 и 26, где плотность была сходной – 0.2 ± 0.0 и 0.3 ± 0.1 экз./м², располагались на ракушечнике и иле (см. табл. 1) соответственно.

Таким образом, в губе Ярнышная наиболее высокая плотность отмечена во внешней части у восточного берега. Здесь основные скопления сосредоточены на глубинах 25–35 м. По направлению к кутовой части плотность снижается до значений < 1 экз./м². В том же направлении прослеживается тенденция к агрегированию: если во внешней части распределение слабо агрегировано и приближается к случайному, то в кутовой части за пределами обширных, но разреженных скоплений, моллюски практически отсутствуют. В губе Долгая основные скопления располагались у западного берега, на скалистом грунте на глубине 30 м. Плотность в скоплениях была высокой, но площадь, занимаемая скоплениями, была сравнительно небольшой.

Возрастной состав. Средние размеры моллюсков возраста менее восьми лет в большинстве проб были сходны (табл. 4), и только в пробе с порога (ст. 25), размеры особей старше трех лет были меньше, чем на других участках. Это подтвердили и результаты множественного сравнения моллюсков каждого возраста: достоверные

Таблица 4. Размеры и количественное соотношение моллюсков разного возраста в 2007 г. в разных районах губы Ярнышная

Район	КС					КС-ПП	ПП	
Станция	20	21	22	23	24	25	19	26
Возраст	Высота раковины $\bar{N} \pm SE$, мм (объем выборки)							
1+	8±1 (5)	8±1 (7)	нет	8±0 (6)	10 (1)	нет	9(1)	нет
2+	18±1(10)	18±1(2)	нет	22±2(12)	нет	27±2 (2)	нет	13±2(2)
3+	37±2(9)	37±2(6)	37±1(20)	37±1(27)	37±3(4)	36±1(5)	нет	нет
4+	51±2(9)	46±1(6)	50±1(16)	51(25)	48±5(4)	43±1(7)	43±4(2)	нет
5+	62±1(26)	62±2(9)	64±1(30)	65±1(35)	67±2(11)	51±1(13)	61±3(9)	62±2(3)
6+	74±2(19)	72±3(9)	72± 2(19)	73± 2(20)	76±5(2)	61±1(18)	69±1(5)	72±0(2)
7+	77±5(40)	76±2(16)	82±1(17)	81±1(23)	84±2(3)	67±1(23)	74±1(4)	77± 3(5)
> 8 (выборка)	(5)	(9)	(12)	(16)	(3)	(19)	(8)	(22)
Макс. возраст, лет	15+	16+	18+	19+	11+	23+	11+	17+
Макс. высота, мм	117	90	97	107	88	96	91	106

**Рис. 1.** Средняя высота (H) раковины гребешка разного возраста в разных районах губы Ярнышная в 2007 г. Вертикальные отрезки указывают границы стандартной ошибки; не указаны, если объем выборки равен 1 экз.; КС – район Красной скалы; ПП – район бывшего портопункта; ПП-КС – между Красной Скалой и портопунктом; τ – возраст.

различия по критерию Тьюки отмечены только для моллюсков старше четырех лет и только для станции 25. Для особей возраста 5+ гребешки, взятые со станции 25, отличались от таковых, взятых со всех остальных станций; для особей возраста 6+ – со станций 20, 22–23; для особей возраста 7+ – со всех станций, кроме 19.

Максимальный возраст на разных участках варьировал от 11 до 23 лет, максимальный размер, 115 мм отмечен для особи возраста 15+. Сходство размеров одного возраста особей младше восьми

лет позволило объединить данные, собранные в пределах одного района, в общие выборки. Анализ объединенных данных (рис. 1) подтвердил сходство размеров гребешка моллюсков одного возраста для внешней и внутренней части и их отличие от моллюсков, обитающих на пороге.

Оценку коэффициентов уравнений роста выполняли только для района КС. Для уравнения Броди $H_t = 8.98t + 1.23$. Для уравнения Бергаланфи $H_\infty = 109$, $k = -0.15$, $t_0 = -1.15$. Поскольку определение возраста выполняли только для выборок

Таблица 5. Соотношение между возрастными и размерными классами в объединенной выборке из района КС. Жирным шрифтом указаны частоты (экз.) доминирующих возрастных классов

Размерный класс	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	≥8+	Возраст, принимаемый для размерного класса
5	13								1+
10	4	3							1+
15		7							2+
20		4							2+
25		2	6						3+
30		1	16						3+
35			24	5					3+
40			15	7					3+
45			2	13	1				4+
50				18	3				4+
55				11	12	3			4+ – 5+
60				1	34	4	1	1	5+
65					29	10	2	0	5+
70					14	18	11	2	6+ – 5+
75					4	14	33	4	7+
80						7	29	8	7+
85						3	12	11	7+ – ≥8 +
90						2	5	12	≥8 +
≥ 95								18	≥8 +

2007 г., то для оценки возрастного состава других выборок была построена зависимость между частотами размерных и возрастных классов (табл. 5). При выделении возраста использовали принцип абсолютного доминирования: если частота возрастного класса в размерном классе превышала 50%, считали, что данный размер соответствует указанному возрасту. Если же частота ни одного из возрастных классов не превышала 50%, то данный размерный класс считали смешанным, состоящим из двух и более возрастных классов (см. табл. 5, последний столбец).

В районе КС в 2007 г. возрастной состав характеризовался доминированием моллюсков возраста 7+ и 5+ (рис. 2, А), в поселении на пороге (рис. 2, Б) преобладали особи возраста 7+, а в кутовой части (рис. 2, В) – моллюски старше семи лет. Наиболее высокая плотность моллюсков моложе пяти лет была отмечена на глубине 25 м, особей возраста 5+ – 6+ – на 25 и 30 м, особей возраста 7+ – на 30 м. Пространственное распределение молодежи (1+ – 2+) характеризовалось более высокой плотностью во внешней части губы на глубинах 30 и 35 м (рис. 2). В целом по данным с изобатных разрезов плотность молодежи (высота раковины до 20 мм – см. табл. 5), увеличивалась как с глубиной, так и с увеличением плотности более взрослых (высотой раковины свыше 20 мм) особей. В обоих случаях отмечена достоверная

корреляция, но связь распределения молодежи с распределением взрослых особей была более тесной (коэффициент корреляции $R = 0.53$), чем ее связь с глубиной ($R = 0.42$).

Зависимости плотности молодежи от типа грунта выявлено не было (F расчетное, равное 1.14 было значительно меньше F критического, равного 2.84 для $df = 6$). Наиболее высокая плотность отмечена на скалистом грунте, самая низкая – на илистом (табл. 6). На ракушечном грунте плотность молодежи была в 2–3 раза выше, чем на песчаном и песчано-каменистом грунте, в то время как общая плотность на всех трех указанных типах грунта была приблизительно одинаковой.

Половой состав. Среди моллюсков возраста 2+ половозрелые особи практически отсутствовали, и в заметном количестве появились, начиная с

Таблица 6. Плотность (экз./м²) молодежи и общая плотность гребешка на разных типах грунта. Обозначения типов грунта как в табл. 1

Грунт	И	ИП	П	ПК	К	С	Р
Проба	1	3	4	2	1	2	7
Средняя	0.02	0.07	0.05	0.09	0.03	0.36	0.19
SE	–	0.05	0.02	0.07	–	0.14	0.09
Общая плотность	0.30	1.9	2.1	2.0	0.8	10.4	2.4

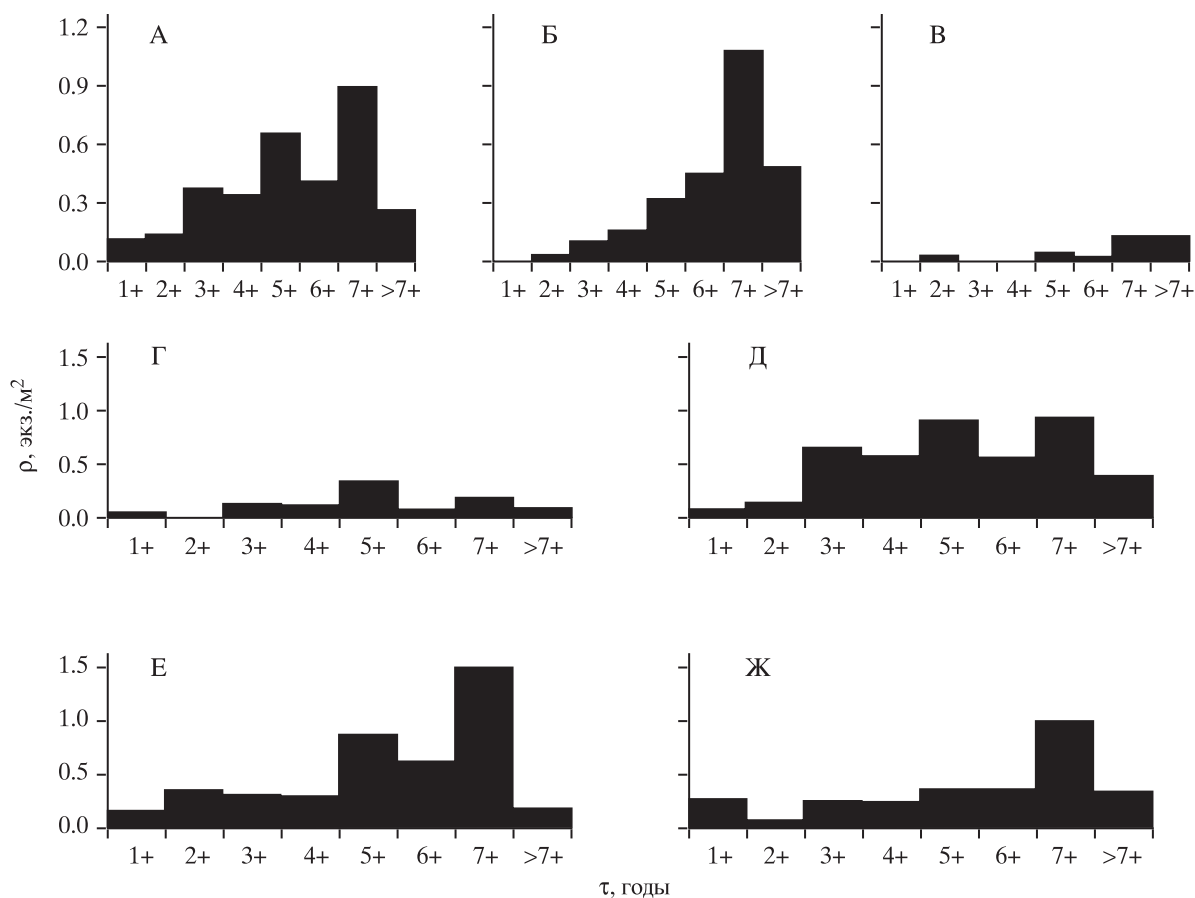


Рис. 2. Возрастной состав поселений исландского гребешка в разных районах губы Ярнышная в 2007 г.: А – внешняя часть (район Красной Скалы), Б – порог (между Красной Скалой и портопунктом), В – кутовая часть (в районе портопункта). Возрастной состав поселений исландского гребешка во внешней части губы Ярнышная в 2007 г. на разных глубинах: Г – 17, Д – 25, Е – 30, Ж – 35 м; ρ – плотность.

Таблица 7. Соотношение половозрелых и неполовозрелых гребешков разного возраста в губе Ярнышная в 2007 г.

Возраст	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	> 7+
Неполовозрелые (экз.)	20	27	48	19	1	2	1	0
Половозрелые (экз.)	0	1	23	40	137	92	130	105
Доля половозрелых	0.00	0.04	0.32	0.68	0.99	0.98	0.99	1.00

возраста 3+ (табл. 7). В диапазоне возрастов 3+ – 5+ доля неполовозрелых моллюсков снижалась и, начиная с возраста 5+, они были скорее исключением, нежели правилом.

Наиболее высокой доля самцов была среди моллюсков возраста 3+ (0.9). С возрастом она снижалась, но для особей 4+ – 5+ была достоверно выше 0.5. Самой низкой она была среди особей возраста 7+, а среди моллюсков старше 8 лет она снова повысилась, и была достоверно ($p = 0.01$) выше, чем среди особей возраста 7+.

Пространственно-временная изменчивость размерного состава. После обработки размерного состава 33 проб – всех проб, собранных в губах

Ярнышная и Долгая в 2004–2007 гг. без двух проб объемом выборки менее 20 экз. – было выделено три группы, объединившие 22 пробы (рис. 3). Размерный состав четырех проб не был отнесен ни к одной из групп, размерный состав семи проб мог быть отнесен к двум группам (1-ой и 2-ой).

Соответствующий 1-ой группе одноименный тип размерной структуры, объединивший пять проб, характеризуется преобладанием особей высотой 40–50 мм, что соответствует возрасту 4+ – 3+ (табл. 5). Структура 2-го типа, объединившего 13 проб, характеризуется приблизительно одинаковой численностью особей высотой 35–75 мм, т.е. возраста 3+ – 6+ (табл. 5). Структура 3-го

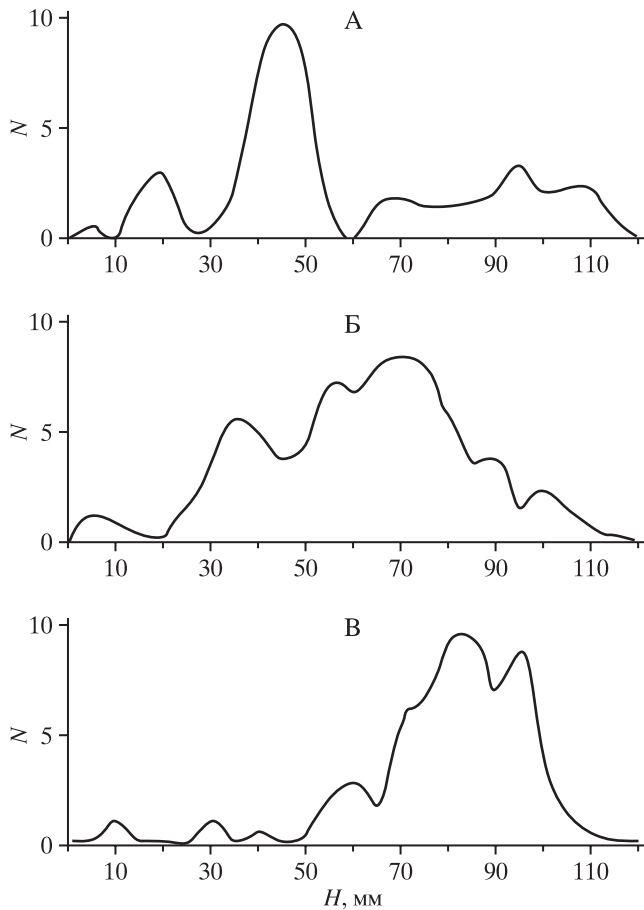


Рис. 3. Основные типы размерной структуры в поселениях исландского гребешка губ Ярнышная и Долгая; А–В – типы размерных структур 1–3 соответственно; *N* – число экземпляров.

типа, объединившего четыре пробы, характеризуется доминированием моллюсков высотой раковины свыше 70 мм, т.е. старше семи лет.

Анализ зависимости распределения типов размерной структуры от пространственно-временных факторов (табл. 8) показывает, что структура 1-го типа встречалась исключительно в 2004 г. В 2006–2007 гг. преобладала структура 2-го типа, особенно на изобатных разрезах. Структура 3-го типа встречена в разные годы и в разных районах, как на градиентных, так и на изобатных разрезах. В губе Долгая выделенные типы размерной структуры практически не встречались, и, вместе с тем, здесь отмечена наибольшая доля проб, размерный состав которых нельзя было отнести ни к одной группе.

Поскольку распределение типов размерной структуры не противоречит разделению акватории на районы на основе густоты выполненных разрезов, то дальнейший анализ пространственно-временной динамики размерного состава базировался именно на данном разделении. В 2004 г. в размерном составе поселения во внешней части губы (рис. 4, А) было выделено три моды, 15, 45 и 95 мм. Почти такие же моды можно выделить и для поселения в ктовой части (рис. 4, Б), где плотность была существенно ниже. В 2006 г. в размерном составе внешней части губы (рис. 4, В) сохранились моды 45 и 90 мм, а вместо моды 15 мм появилась мода 70 мм. Похожий размерный состав был и во внутренней части губы (рис. 4, Г).

Таблица 8. Пространственно-временное распределение типов размерной структуры

Год	Губа, р-н	Станции	Тип разреза	$\bar{N} \pm SE$	1	2	3	0	-1
2004	Я, КС	3–5, 7*	Г	2.6 ± 0.2	3	0	1	0	0
2004	Я, ПП	1–2	Г	0.2 ± 0.0	2	0	0	0	0
2005	Я, ЗБ	8	Г	–	0	0	1	0	0
2006	Я, КС	12–14*	Г	0.9 ± 0.1	0	2	1	0	0
2006	Я, ПП	9–10	Г	0.6 ± 0.1	0	0	0	1	1
2006	Я, КС	15–17, 34–35	И	1.7 ± 0.2	0	2	0	0	3
2006	Я, ЗБ	18	И	–	0	1	0	0	0
2006	Д, ВБ	27–29	И	1.1 ± 0.1	0	0	0	1	2
2006	Д, ЗБю	30–32	И	2.1 ± 0.4	0	1	0	1	1
2006	Д, ЗБс	33	И	6.5 ± 1.3	0	0	0	1	0
2007	Я, КС	20–24	И	3.1 ± 0.2	0	5	0	0	0
2007	Я, КС-ПП	25	И	2.3 ± 0.4	0	1	0	0	0
2007	Я, ПП	19, 26	И	0.2 ± 0.0	0	1	1	0	0

Примечание. * Станции 6 и 11 не были включены в анализ из-за малого объема выборки, $\bar{N} \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка; 1–3 – номера типов размерной структуры; 0 – пробы, размерный состав которых не относится ни к одному из трех типов, -1 – пробы, размерный состав которых может быть отнесен к 1 и 2 типам размерной структуры.

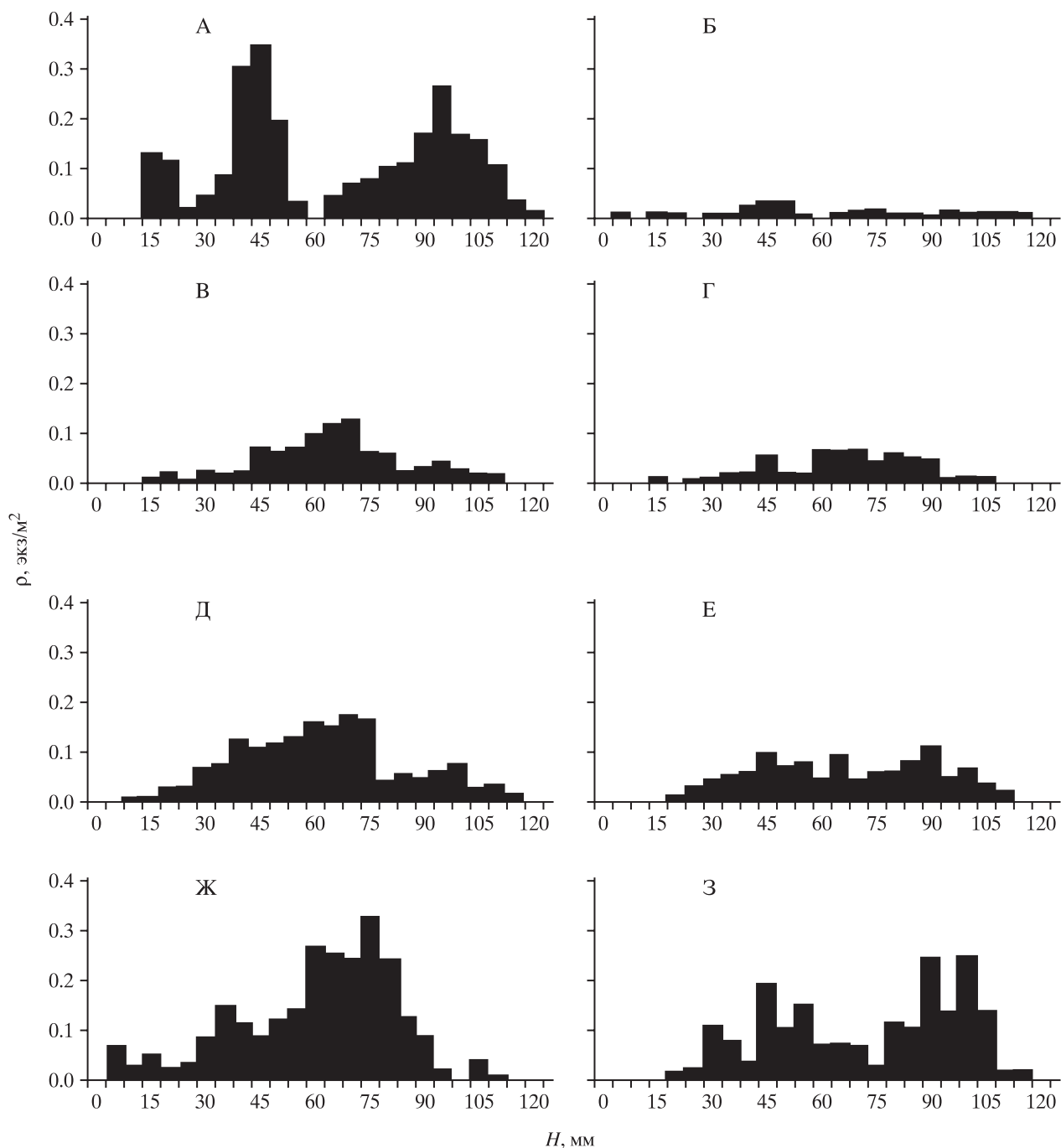


Рис. 4. Динамика размерного состава поселений гребешков в двух районах губы Ярнышная для градиентных разрезов: А – район Красной скалы, 2004 г.; Б – район портопункта, 2004 г.; В – район Красной Скалы, 2006 г.; Г – район портопункта, 2006 г. Динамика размерного состава поселений гребешков во внешней части губы Ярнышная, двух районах губы Долгая для изобатных разрезов. Д – губа Ярнышная, район Красной Скалы, 2006 г.; Е – губа Долгая, восточный берег, 2006 г.; Ж – губа Ярнышная, район Красной Скалы, 2007 г.; З – губа Долгая, западный берег, южная часть, 2006 г.; n – объем выборки; n – 289 (А), 94 (Б), 328 (В), 129 (Г), 251 (Д), 179 (Е), 523 (Ж), 189 (З).

Сопоставляя данные изобатных разрезов, 2006–2007 гг. (рис. 4, Д, Ж) можно отметить: небольшое смещение мод вправо, снижение плотности среди особей высотой свыше 95 мм, и появление мод 5 и 35 мм. В размерном составе гребешков из разных районов обеих губ (рис. 4, Д–Е, З) принци-

пиальных отличий не было: присутствовали особи всех возрастов, начиная с 3+ (табл. 7). Тем не менее, соотношение размерно-возрастных групп несколько отличается: в губе Ярнышная заметно меньше моллюсков высотой раковины свыше 80 мм, в восточной части губы Долгая соотноше-

ние размерно-возрастных групп приблизительно одинаково, а у западного берега относительно много моллюсков высотой свыше 95 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пространственное размещение. Максимальная плотность, 12 экз./м² в губе Ярнышная и 25 экз./м² в губе Долгая уступает значениям, зарегистрированным в поселениях открытого побережья: 30–50 экз./м², но вполне сопоставима с данными, которые приводятся для разных губ: 4–30 экз./м² [11, 19, 20]. Вместе с тем, для губ Долгая и Ярнышная приводятся максимальные значения, 1.5 и 0.1 экз./м², [20] которые существенно ниже указанных в данной работе. Подобные расхождения отмечали и при сравнении оригинальных и литературных данных для губы Вороньей и Кольского залива [20]. Вероятно, разные исследователи, выполняя разрезы в разных районах, “натываются” или на скопления, или на участки с фоновой плотностью.

Полученные данные подтверждают, что наиболее плотные скопления в губах Кольского полуострова располагаются в их средних частях, или на защищенных со всех сторон побережьях островов, в то время как в кутовых частях губ моллюски практически отсутствуют [20]. Наиболее плотное скопление в губе Ярнышной располагается во внешней части, ближе к середине, а оба скопления в губе Долгая находятся в ее средней части (табл. 2). Так же как и в большинстве других обследованных бухт [20] основные скопления в обеих губах располагаются в диапазоне глубин 20–40 м. Некоторые различия в плотности, отмеченные на глубинах 30–35 м (см. табл. 3) указывают на усиление пятнистости распределения моллюсков вдоль нижней границы скопления.

Высокие, (> 200 г/м²), значения биомассы в губе Ярнышная отмечены на разных типах грунта: илисто-песчаном (см. табл. 1: станция 7), песчаном (станция 17), песчано-каменистом (станции 12, 28), ракушечнике (станция 20). Жесткой привязанности максимальных значений к крупнопесчаной фракции, отмеченной ранее для этого района [11], не выявлено. В губе Долгая наиболее высокие значения плотности и биомассы (станции 31, 33) отмечены на скалистом грунте, и эти результаты хорошо согласуются с данными по губе Териберка, где максимальная плотность и биомасса (25 экз./м² и 4310 г/м²) отмечены на валунах. Вместе с тем, в той же губе на других станциях, выполненных на тех же глубинах и на том же грунте плотность могла быть существенно

ниже, 1–3 экз./м² [19]. Различия в предпочтении фракций грунта могут быть связаны с методикой сбора: поскольку твердые грунты плохо облавливаются драгами и дночерпателями, то пробы, собранные этими орудиями [11], должны занижать реальные значения плотности и биомассы. Регистрация сходных значений плотности и биомассы на разных грунтах, и сильно различающихся значений этих показателей на одном и том же грунте, свидетельствует, что в губах тип грунта (может быть, за исключением илистых фракций, где биомасса низкая) может не быть фактором, определяющим формирование скоплений исландского гребешка.

В разных районах степень агрегированности распределения может заметно варьировать (см. табл. 2) по разным причинам. Так во внешней части губы Ярнышная, по данным градиентных разрезов, скопления в 2004 и 2006 гг. занимали относительно малую площадь ($K < 0.25$). В 2006 г. агрегированность (IM) увеличилась за счет более резкого, 17-кратного, снижения плотности в фоновой части популяции (m^0) по сравнению с плотностью в скоплениях (m^*), где она уменьшилась в 2 раза. Вместе с тем, в 2006 г., по данным изобатных разрезов, площадь, занимаемая скоплениями, была выше значений, зарегистрированных по данным градиентных разрезов ($K = 0.41$ и 0.25 соответственно). Подобное расхождение легко объяснить, исходя из представления, что разные виды гребешка формируют скопления в узком диапазоне глубин [1, 35, 42, 60, 68, 76]. В этом случае при градиентном разрезе число пустых рамок будет значительно больше, чем при изобатном, в особенности, если последний выполняется на глубине расположения скопления. С повторением разрезов вдоль изобат, вероятно, связано и сохранение характера распределения в 2007 г. таким же, как в 2006 г. ($K = 0.42$ и 0.41 соответственно).

В кутовой части г. Ярнышная (район ПП) в 2004 и 2006 гг. относительная площадь, занимаемая скоплениями, была значительно меньше по сравнению с внешней частью ($K = 0.02–0.05$ по сравнению с $0.16–0.25$). Ее резкое увеличение в 2007 г. ($K = 0.87$), вместе с не менее резким снижением плотности внутри самих скоплений (m^* снизилось от 5.5 до 0.3 экз./м²), можно объяснить двумя причинами. С одной стороны, изобатный разрез мог пройти в стороне от скопления, и фактически было дано описание фоновой части, где обширные площади, занятые одиночными особями, перемежались участками, где моллюски полностью отсутствовали. С другой стороны вероятно массовая элиминация моллюсков, в результате которой

скопления полностью исчезли, а в фоновой части появились участки, полностью свободные от моллюсков. Именно в 2006 г. в губе Ярнышная незаконным любительским ловом гребешка занимались многочисленные группы туристов-дайверов.

Тем не менее, при любом варианте, выявляемые математическими методами скопления 2004–2006 гг. и скопления 2007 г. имеют разную природу: в первом случае они являются следствием концентрации моллюсков на определенных участках, во втором – следствием их полного исчезновения из фоновой части поселения.

В губе Долгая, где выполняли изобатные разрезы, распределение у восточного берега было таким же, как во внешней части губы Ярнышная: сравнительно неплотные ($m^* = 2.6$ экз./м²) скопления занимали достаточно обширную относительную площадь. У западного берега, наоборот, чрезвычайно плотные скопления ($m^* = 17.3$ экз./м²) занимали относительно небольшую площадь. Подобное распределение, когда на относительно маленькой ($K = 0.07$) площади формируются сверхплотные скопления ($m^* = 50$ при $N = 12$ экз./м²) отмечено и для открытого побережья [11].

На большинстве разрезов распределение вдоль разрезов было или случайным, или слабо агрегированным. Аналогичные данные получены для губы Дальнезеленецкая, где при плотности 0.6 экз./м² индекс Морисита был равен 1.6, а при плотности 1.8 экз./м² – 1.1 (пересчитано по данным Проппа [22]).

Возрастная изменчивость. Расчетные значения коэффициентов уравнений Броди и Берталанфи близки к значениям полученным ранее [11]: $H_i = 5.55$ и $b = 1.48$; $H_\infty = 109$, $k = -0.33$. Небольшие расхождения могли быть связаны или с использованием разных методик (Денисенко [11] считал возраст по кольцам на наружной поверхности раковины), или с изменениями темпов роста вследствие многолетних колебаний температуры воды. Второе более вероятно, поскольку и возраст наступления половозрелости (см. табл. 7), и изменения полового состава в возрасте трех–шести лет в обоих исследованиях были сходны.

Темпы роста в разных районах губы Ярнышная сходны, не считая участка на пороге, отделяющем кутовую часть от внешней (см. табл. 4; рис. 1), где гребешки росли медленнее. Наиболее вероятной причиной различий является взмучивание осадка вследствие усиления скорости течения, тем более, что данный участок расположен на илисто-песчаном грунте (см. табл. 1, станция 25). Взмучивание осадка приводит к увеличению в сестоне доли неорганики, что в свою очередь замедляет темпы роста моллюсков: известно, что максимальная

скорость роста наблюдается в районах, где соотношение между взвешенным органическим и неорганическим веществом минимально [66, 75]. Особенно ощутимо это влияние на взрослых особей, которым требуется больше пищи, чем молодежи.

Данные о возрастных изменениях в половом составе, в целом, соответствуют результатам, полученным ранее [11], хотя выравнивание в соотношении полов, по нашим данным происходит несколько позже – не в пять, а в шесть лет. Второй, более существенной особенностью является повторное увеличение доли самцов среди особей старше восьми лет. И хотя для окончательной констатации факта пока не хватает статистики (нижняя граница 95%-ного доверительного интервала равна 0.49), можно предположить, что средняя продолжительность жизни самцов несколько выше, чем у самок, и это отличается от выводов, сделанных на основе биохимических исследований энергетического баланса [34].

Функциональная структура поселений. Динамика размерно-возрастного состава наиболее полно исследована на промысловых скоплениях, где ежегодно проводятся учетные съемки. Несмотря на то, что вследствие селективности драг молодь сильно недолавливается, появление на промысловых скоплениях т.н. высокоурожайных поколений, как правило, регистрируется [12, 45, 64]. При этом отчетливо выражена пространственная локализация пополнения: в один год молодь регистрируют в одних поселениях, а в другой в других.

Помимо меняющегося пика в левой части, гистограммы размерного состава содержат второй, относительно постоянный пик в правой части, в области промысловых размеров. Его постоянство связано с большим числом особей старших возрастов, размеры которых сходны – так называемым “накоплением возрастов” [5]. Размерный состав такого поселения может оставаться стабильным в течение нескольких (до 11, а возможно и более) лет [12], и для его пополнения достаточно сравнительно небольшого числа молодежи.

Как показывают наши данные, поселения бухт организованы иначе. Чаще всего в ядре такого поселения, скопления, присутствуют особи всех возрастов, начиная с 3+ (рис. 2, А, Д–Е, рис. 4). При этом доля особей старше восьми лет здесь сравнительно низкая: возможно вследствие увеличения или естественной смертности от перфораторов [11], или промысловой смертности от нелегального любительского водолазного промысла. Аналогичные результаты получены для губы Терриберка, где доля особей высотой свыше 95 мм была существенно ниже доли особей высотой 60–95 мм [19]. Такое распределение соответству-

ет размерной структуре 2-го типа (см. рис. 3, Б). Низкая численность молоди может быть обусловлена двумя причинами – ее обитанием отдельно от взрослых особей, ее недоступностью вследствие малых размеров и пребывания в убежищах. Положительная корреляция между плотностью молоди и взрослых особей, и более высокая, не выводимая из данных предыдущего года, плотность молоди на ракушечнике (рис. 4, Д–В), где потенциальных убежищ больше, чем на песчаном грунте, достаточно убедительно свидетельствует в пользу второго предположения.

Вместе с тем, в бухтах, так же, как и на открытом побережье, бывают годы с хорошим и плохим пополнением. При плохом пополнении численность ранневозрастных когорт снижается, а последующее хорошее пополнение обуславливает бимодальность распределения (рис. 4, А) – размерную структуру 1-го типа (рис. 3, А). Например, почти полное отсутствие в 2002 г. в бухте Териберка моллюсков высотой 25–45 мм [19], соответствующих возрасту 3+ (см. табл. 5), скорее всего, связано с плохим пополнением в 1999 г., а не с методом сбора (как предполагал автор). Тем не менее, резкие колебания численности пополнения в бухтах, вероятно, бывают реже, чем в открытом море, и поэтому бимодальное распределение сменяется не мономодальным, а полимодальным: на той же самой гистограмме из губы Териберка достаточно отчетливо представлена молодь возраста 2+ (15–20 мм).

Описанная динамика размерно-возрастного состава относится к поселению в целом. Следует отметить, что в разных районах одной бухты размерный состав меняется более или менее синхронно (рис. 4). Вместе с тем, в пределах района, на отдельных участках могут формироваться агрегации, состоящие исключительно из взрослых особей – размерная структура 3-го типа (рис. 3, В). Поскольку факты отрицательного воздействия взрослых особей на молодь не приводятся, то более вероятно, что такие скопления формируются за счет локальных миграций взрослых моллюсков. Причины могут быть различные: локальная гидродинамика, микрорельеф, агрегирующий ответ на хищничество, повышение успеха оплодотворения и т.д. [11, 21]. Анализ возрастного состава на разных глубинах (рис. 2, Г–Д) пока не подтверждает существование возрастных миграций, отмеченных в заливе Св. Лаврентия [30, 31].

Итак, несмотря на небольшой ряд наблюдений функционирование поселений исландского гребешка в бухтах можно представить следующим образом. Формирование поселений происходит путем оседания и последующего роста несколь-

ких генераций молоди. По достижении первой генерацией возраста 9–10 лет наиболее быстро-растущие особи достигают максимальных размеров (рис. 1). Шкала размерного ряда заполняется и формируется полимодальное распределение, соответствующее структуре 2-го типа (рис. 3, Б). Она характерна как для всего поселения (района) в целом (например рис. 4, В–Ж), так и для его отдельных участков (проб).

Вместе с тем, на некоторых участках вследствие локальных миграций могут формироваться небольшие скопления, состоящие из взрослых особей – структура 3-го типа (рис. 3, В). “Накопления возрастов” не происходит, и доля особей старше восьми лет сравнительно невысока (рис. 2). В годы с плохим пополнением, которые в губах бывают заметно реже, чем на открытом побережье, отдельные когорты выпадают из размерного состава, что приводит к правосторонне-ассиметричному распределению [19]. После возобновления пополнения формируется бимодальное распределение, соответствующее структуре 1-го типа (рис. 3, А), которое по мере роста моллюсков и появления новых генераций вновь становится полимодальным.

В связи с относительно стабильным пополнением поселений в бухтах, не исключено, что они пополняют и поселения, расположенные в открытой части моря. Учитывая привязанность личинок к локальным круговоротам [1, 14, 69], возможности их массового перемещения представляются более ограниченными, чем это считали раньше. Следовательно, более вероятно, что шансов попасть в поселения прибрежья Восточного Мурмана у личинок из прилежащих губ больше, чем у личинок из Норвегии [11].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Плотность исландского гребешка в губах восточного Мурмана ниже, чем в открытой части моря, но характер распределения сходен – моллюски формируют относительно плотные скопления в средних частях губ в узком диапазоне глубин 20–30 м. Характер грунта не играет определяющей роли в формировании плотных скоплений. Максимальный возраст в разных поселениях варьирует от 11 лет до 21 года. В 2007 г. в поселениях преобладали особи в возрасте пяти–семи лет. На разных участках губы Ярнышная темпы роста сходны, кроме порога, отделяющего кутювую часть от внешней, где моллюски растут хуже. Плотность молоди положительно коррелирует с плотностью взрослых особей, указывая на отсутствие межвозрастного антагонизма, свойственно-

го другим группам двустворчатых моллюсков. Половое созревание начинается в три года и в пять лет все особи становятся половозрелыми. В этом возрасте доля самцов в популяции выше доли самок. По мере роста соотношение между полами выравнивается, а для моллюсков старше восьми лет отмечена тенденция к преобладанию самцов. В отличие от открытой части моря поселения губ пополняются более стабильно: если в поселениях открытой части хорошее пополнение случается раз в несколько лет, то в губах, наоборот, раз в несколько лет бывает плохое пополнение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бажин А.Г., Буяновский А.И. // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 110.
2. Банержи А. Медицинская статистика понятным языком: вводный курс. М.: Практическая медицина. 2007. 287 с.
3. Беренбойм Б.И., Золотарев П.Н. Комплексные исследования природы Шпицбергена // Матер. 5-й междунар. конф. Мурманск. 2005. С. 366.
4. Бритаев Т.А., Ржавский А.В., Павлова П.В., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 314.
5. Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: Изд-во ВНИРО. 2004. 306 с.
6. Буяновский А.И. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 43 с.
7. Буяновский А.И. // Тр. ВНИРО. 2005. Т. 144. С. 12.
8. Буяновский А.И., Поляков А.В. // Тез. докл. Владивосток: Изд-во ОИТ ТИНРО-центра. 2007. С. 25.
9. Гуревич В.И., Денисенко С.Г., Казаков Н.И. Морские промысловые беспозвоночные. М.: Изд-во ВНИРО, 1988. С. 131.
10. Гуревич В.И., Яковлев А.Б. Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: Изд-во ВНИРО, 1992. С. 107.
11. Денисенко С.Г. Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 138 с.
12. Золотарев П.Н. // Тр. ВНИРО, 2003. Т. 142. С. 216.
13. Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики: Аннотированный указатель. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 200 с.
14. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.
15. Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфологические и эволюционные аспекты проблемы. М.: Наука, 1977. 265 с.
16. Крылов В.В. // Океанология. 1969. Т. 9. № 1. С. 172.
17. Крылов В.В. Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука, 1971. С. 37.
18. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
19. Милютин Д.М. // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 192.
20. Милютин Д.М., Песов А.Э., Соколов В.И. // Вопросы рыболовства. 2007. Т. 8. № 2. С. 184.
21. Мясников В.Г. Промысловые гребешки рода *Chlamys* (*Bivalvia*, *Pectinidae*) умеренных вод северо-западной части Тихого океана, их распределение, рост и ресурсы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоологический ин-т РАН. 1992. 22 с.
22. Пропп М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 128 с.
23. Ржавский А.В., Бритаев Т.А. Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 211.
24. Ржавский А.В., Переладов М.В. // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 103.
25. Сенников А.М., Близниченко Т.Э. Экологические проблемы Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. С. 149.
26. Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
27. Смутов А.В., Полищук Л.В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статистический и динамический аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1989. 208 с.
28. Arsenault D.J., Giasson M.C., Himmelmann J.H. // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2000. V. 80. P. 501.
29. Arsenault D.J., Girard P., Himmelmann J.H. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1997. V. 217. N 1. P. 31.
30. Arsenault D.J., Himmelmann J.H. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996a. V. 53. N 4. P. 884.
31. Arsenault D.J., Himmelmann J.H. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996b. V. 140. N 1-3. P. 115.
32. Arsenault D.J., Himmelmann J.H. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998. V. 162. P. 153.
33. Bayne B.L. // J. Anim. Ecol. 1964. V. 33. P. 513.
34. Brokordt K.B., Guderley H.E. // J. Shellfish Res. 2004. V. 23. N 4. P. 25.
35. Cattaneo-Vietti R., Chiantore M., Albertelli G. // Sci. Mar. 1997. V. 61 (Suppl. 2). P. 15.
36. Coan E.V., Scott P.V., Bernard F.R. Bivalve Seashells of Western North America. Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California. Ser. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs, N 2. Studies in Biodiversity, N2. Santa Barbara Museum of Natural History: Santa Barbara. 2000. 766+VIII p.
37. Crawford R.E. // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1992. N 2175. 14 p.
38. Eriksson H. // Nafrannsknir. 1986. N 35. P. 5.
39. Fager W.K. // Ecology. 1957. V. 38. N 4. P. 586.

40. FAO-yearbook. Fishery statistics. Capture production: 2005. Food and Agriculture Organization of the UN: Rome. 2007. V. 100. N 1. 539 p.
41. *Frechette M., Daigle G.* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. V. 270. N 1. P. 73.
42. *Fuentes H.R.* // Mem. Queensl. Mus. 1994. V. 36. N 2. P. 247.
43. *Garcia E.G.* // Adv. Mar. Biol. 2006. V. 51. P. 1.
44. *Garcia E.G., Thorarinsdottir G.G., Ragnarsson S.A.* // Hydrobiologia. 2003. V. 503. N 1–3. P. 131.
45. *Giguere M., Brulotte S., Miller R.* // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1995. N 2033. 26 p.
46. *Giguere M., Cliche G., Brulotte S.* // J. Shellfish Res. 1993. V. 12. N 1. 155 p.
47. *Giguere M., Cliche G., Brulotte S.* // J. Shellfish Res. 1994. V. 13. N 1. P. 31.
48. *Giguere M., Nadeau A., Legare B.* // Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Aquat. 1990. N 1748. 34 p.
49. *Gutierrez N.L., Defeo O.* // J. Shellfish Res. 2005. V. 24. N 4. P. 877.
50. *Gruffydd L.D.* // Astarte. 1975. V. 8. N 2. P. 61.
51. *Haddon M., Harrington J.J., Semmens J.M.* Juvenile scallop discard rates and bed dynamics: testing the management rules for scallops in Bass Strait. TAFI, Taroon, Tas. (Australia). 2006. 176 p.
52. *Hart D.R., Rago P.J.* // N. Am. J. Fish. Manage. 2006. V. 26. N 2. P. 490.
53. *Harvey M., Bourget E., Legault C., Ingram R.G.* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995. V. 194. N 2. P. 167.
54. *Harvey M., Bourget E., Miron G.* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 99. N 3. P. 283.
55. *Harvey M., Miron G., Bourget E.* // J. Shellfish Res. 1995. V. 14. N 2. P. 388.
56. *Himmelman J.H., Nadon M.-O.* // J. Shellfish Res. 2006. V. 25. N 1. P. 287.
57. *Jebreen E., O'Sullivan S., O'Neill M., Leigh G.* // J. Shellfish Res. 2006. V. 25. N 1. P. 288.
58. *Joergensen L.L., Primicerio R.* // Hydrobiologia. 2007. V. 590. N 1. P. 47.
59. *Lambert J., Prefontaine G.* // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1995. N 2071. 95 p.
60. *Margus D.* // Acta Biol. Jugosl. (E. Ichthyol.). 1990. V. 22. N 1. P. 69.
61. *Naidu K.S.* // J. Shellfish Res. 1983. V. 3. N 1. P. 98.
62. *Naidu K.S.* // J. Shellfish Res. 1988. V. 7. N 1. P. 61.
63. *Pedersen S.A.* // Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 1988. N 5379. 68 p.
64. *Pedersen S.A.* // J. Northw. Atlantic Fish. Sci. 1994. V. 16. P. 75.
65. *Pettersen I.H.* // Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 1995. N 5638. 110 p.
66. *Reinsnes T.G.* // Norsk. Fiskeoppdrett. 1984. V. 9. N 4. P. 33.
67. *Rodhouse P.G., Roden C.M., Burnell G.M., Hensley M.P., McMahon T., Ottway B., Ryan T.H.* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1984. V. 64. N 3. P. 513.
68. *Stockton W.L.* // Mar. Biol. 1984. V. 78. P. 171.
69. *Strathmann R.R., Hughes T.P., Kuris A.M., Lindeman K.C., Morgan S.G., Pandolfi J.M., Warner R.R.* // Bull. Mar. Sci. 2002. V. 70 (1 Suppl.). P. 377.
70. *Sundet J.H., Hjelset A.M.* // Rapp. Fiskeriforsk. 2002. N 8. 9 p.
71. *Thorarinsdottir G.G.* // Aquaculture. 1991. V. 97. N 1. P. 13.
72. *Thorarinsdottir G.G.* // Aquaculture. 1993. V. 110. N 1. P. 87.
73. *Thorarinsdottir G.G.* // Aquaculture. 1994. V. 120. N 3–4. P. 295.
74. *Tremblay I., Guderley H.E., Frechette M.* // Physiol. Biochem. Zool. 2006. V. 79. N 6. P. 1046.
75. *Wallace J.C., Reinsnes T.G.* // Aquaculture. 1985. V. 44. N 3. P. 229.
76. *Whang H.J., Kim M.N.* // Bull. Fish. Res. Dev. Agency Pusan. 1973. V. 11. P. 25.

Biology and Spatial-Temporal Organization of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica*) Populations in Fjords of the Eastern Murman (the Barents Sea)

A. V. Rzhavsky¹, A. I. Buyanovsky², T. A. Britaev¹

¹ *Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

² *Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia*

A review of the main results on biology of the Iceland scallop (*Chlamys islandica*) is given. The studies were conducted on the eastern Murman coast (the Yarnyshnaya and Dolgaya Fjords) in 2004–2005. The density of the mollusks (4–30 ind./m²) in the bays was lower than that in the open area of the Barents Sea. Mollusks form relatively dense aggregations in the middle parts of the inlets at depths of 20–30 m. The maximal age of mollusks varies from 11 to 21 years. The growth rates of mollusks are similar in different parts of the Yarnyshnaya Inlet except for the threshold between the outer and inner parts where their growth is lower. The positive correlation between the density of juveniles (younger than 2+) and adults attests that antagonism between the age groups is absent. Maturation begins at an age of 3 years, and by 5 years all the individuals become mature. The part of males among the 3–5-year-old individuals is greater than that of females; with time, the ratio between sexes becomes almost equal, and among scallops older than 8 years, the number of males increases. In the inlets, unlike the open sea areas, the mollusk populations are recruited more regularly. The dense recruitment in the open sea and weak recruitment in inlets occur once in several years.