



П.Н. Золотарев

БИОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ
ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА
CHLAMYS ISLANDICA
В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ



Федеральное агентство по рыболовству

ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного
хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича»
(ФГБНУ «ПИНРО»)

П.Н. Золотарев

**БИОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ
ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА
CHLAMYS ISLANDICA
В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ**

Мурманск
2016

Russian Federal Fisheries Agency

**Federal State Budgetary Scientific Establishment «Knipovich Polar Research Institute
of Marine Fisheries and Oceanography»
(FSBSE «PINRO»)**

P.N. Zolotarev

**BIOLOGY AND FISHERY
OF THE ICELANDIC SCALLOP
CHLAMYS ISLANDICA
IN THE BARENTS AND WHITE SEAS**

**Murmansk
2016**

УДК 594
3-80

Золотарев П.Н.

3-80 Биология и промысел исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом и Белом морях / П.Н. Золотарев ; ПИНРО. – Мурманск: ПИНРО, 2016. – 289 с.

ISBN 978-5-86349-219-3

В монографии нашли отражение итоги многолетних комплексных исследований исландского гребешка Баренцева и Белого морей, выполненных автором в коллективе специалистов ПИНРО. Освещены основные черты биологии исландского гребешка, структура его поселений. Рассмотрены динамика биомассы запаса, состав уловов гребешка, оценено влияние различных факторов на промысловый запас, показаны перспективы промысла, предложена модель для прогнозирования биомассы запаса.

Монография предназначена для промысловых гидробиологов, морских экологов и специалистов из других областей знаний, интересующихся вопросами рационального использования промысловых запасов двустворчатых моллюсков. Книга также будет полезна студентам ВУЗов, изучающим промысловые морские биологические ресурсы.

Редакционная коллегия:

*К.М. Соколов (ответственный редактор),
Н.А. Стрелкова, И.Е. Манушин, А.М. Сенников*

Zolotarev P.N.

Biology and fishery of the Icelandic scallop *Chlamys islandica* in the Barents and White seas / P.N. Zolotarev ; PINRO. – Murmansk: PINRO, 2016. – 289 p.

The monograph reflects generalized results of the complex long-term investigations of the Icelandic scallop in the Barents and White seas, performed by the author in a team of the PINRO's specialists. Essential features of the biology and settlement structure are elucidated. The stock biomass dynamics, catch composition are also reviewed. The influence of different factors on the commercial stock is estimated, the prospects of the fishery are shown. The prognoses' model of the stock biomass is suggested.

The monograph is designed for hydrobiologists, marine ecologists and specialists from other fields of knowledge interested in rational usage of bivalves stocks. The monograph could also be useful for students learned the marine biological resources.

ISBN 978-5-86349-219-3

© ФГБНУ «ПИНРО», 2016

ОТ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ

Исландский гребешок Баренцева и Белого морей в настоящее время остается единственным видом двустворчатых моллюсков, интенсивно эксплуатируемых в российских водах Северо-Европейского бассейна.

Высокая хозяйственная важность этого промыслового ресурса обусловила значительный научный интерес, проявившийся к нему на протяжении всего XX в.

Одними из первых отечественных исследователей, внесших фундаментальный вклад в понимание основных сторон биологии и экологии исландского гребешка Баренцева и Белого морей, были И.И. Месяцев, Л.А. Зенкевич, В.А. Броцкая и З.А. Филатова.

Последние из опубликованных крупных работ, посвященных исландскому гребешку, увидели свет в 1988-1995 гг. Авторами этих работ были сотрудники ПИНРО и ММБИ Т.Э. Близниченко, С.Г. Денисенко, М.Л. Заферман, С.А. Оганесян, С.И. Филин.

После публикации комплексных работ упомянутых авторов прошло более двух десятилетий. Эти годы характеризовались ярко проявившимся общим потеплением баренцевоморских вод, которое отразилось на состоянии всей баренцевоморской экосистемы в целом и популяции исландского гребешка в частности. На этот период также пришлось стремительное развитие популяций камчатского краба и краба-стригуна опилиовселенцев, устойчиво занявших свое место в бентосном сообществе Баренцева моря и повлиявших на аборигенное донное население. В эти годы продолжался относительно активный драговый промысел исландского гребешка. Все упомянутые события, разумеется, в той или иной степени повлияли на популяцию этого вида двустворчатых моллюсков. Оценка такого влияния, а также результаты изучения многих сторон биологии и промысла исландского гребешка в Баренцевом море и сопредельных водах были представлены в десятках работ российских и зарубежных авторов. Одним из наиболее активных и успешных исследователей, работавших в эти годы в направлении изучения биологии и промысла этого вида двустворчатых моллюсков, являлся Петр Николаевич Золотарев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ПИНРО.

С 1996 по 2014 г. Петр Николаевич ежегодно принимал участие в рейсах научно-исследовательских и промысловых судов, собирая первичный материал. Данные анализировались и обобщались автором совместно с сотрудниками лаборатории промысловых беспозвоночных (позднее – в лаборатории прибрежных исследований) ПИНРО. К работе также привлекались многие сотрудники других подразделений Полярного института. Таким образом, эта книга является результатом труда ряда сотрудников Полярного института, фамилии которых упомянуты автором в разделах монографии.

Накопившиеся в последние два десятилетия материалы, собранные в ПИНРО, вместе с результатами работ других авторов, несомненно, потребовали критического обобщения, успешно выполненного П.Н. Золотаревым и представленного в данной книге.

Предлагаемая вниманию читателя книга нацелена на всестороннее описание биологии и промысла исландского гребешка Баренцева моря и сопредельных вод с начала его исследований и до середины второго десятилетия XXI в.

Принимая во внимание обширность и комплексность изложенного в монографии материала, затрагивающего не только непосредственно биологию и промысел исландского гребешка, но и ряд экосистемных аспектов, редакционная коллегия просит заинтересованных читателей критически отнестись к некоторым из заключений, сделанных автором.

По возникшим вопросам к изложенному в книге материалу просьба обращаться по адресу электронной почты perseu@pinro.ru с указанием соответствующей темы сообщения.

Редакционная коллегия выражает признательность за будущие отзывы и уверенность в том, что поступившие сообщения найдут отражение в следующих произведениях автора.

ВВЕДЕНИЕ

Морские гребешки (*Pectinidae*) – семейство двустворчатых моллюсков, обитающих преимущественно на глубинах до 500 м (некоторые виды живут на глубинах до 7 км). Большинство гребешков встречается только в воде с нормальной океанической соленостью. Число видов, обитающих в солоноватых водах (например, в Черном море), невелико. В пресной воде не отмечены.

Гребешки отличаются от других моллюсков прямым спинным краем раковины с боковыми выростами-ушками и наличием лишь одного мускула-замыкателя. Характерной чертой пектинид является их способность к быстрому перемещению скачками или непродолжительному плаванию в толще воды, осуществляемому за счет выброса воды при смыкании створок раковины (реактивное движение). На дне эти моллюски как бы лежат на боку, а их мантия по краю раковины имеет широкую складку-парус, с помощью которого образуется реактивная струя. Способность плавать появляется только у взрослых особей, так как многие виды гребешков в первые годы жизни прикрепляются к субстрату биссусными нитями, и лишь взрослые свободно лежат на дне. Гребешки обладают развитой нервной системой. В отличие от большинства других двустворчатых моллюсков они имеют многочисленные простые глаза, расположенные по краям мантии.

Гребешки играют особую роль в функционировании донных сообществ, а некоторые виды считаются руководящими в донном биоценозе. Все гребешки являются фильтраторами, получающими пищу из толщи воды, активно очищая ее от взвешенных частиц. Непереваренные остатки попадают на грунт и, в свою очередь, служат пищей для различных видов грунтоедов. Молодь гребешков потребляется рыбами и ракообразными, а крупных особей поедают морские звезды.

Размер раковины большинства видов гребешков не превышает 50 мм, но некоторые достигают 250 мм и массы 1 кг. Крупные виды представляют промысловый интерес и издавна используются для питания человека. Коммерческий промысел гребешков осуществляется с середины XIX в. у берегов Британии, однако значительных величин (нескольких тысяч тонн в год) вылов достиг только во второй половине XX в. Промысловая эксплуатация естественных скоплений гребешков продолжается и в настоящее время.

С развитием аквакультуры двустворчатых моллюсков (в первую очередь устриц) стали создаваться и совершенствоваться технологии выращивания морских гребешков. В европейских странах объем выращивания

гребешков в аквакультуре незначителен – не более 1 тыс. т в год. Больших успехов в аквакультуре гребешков достигли в Японии и Китае. В Японии выращивают более 500 тыс. т гребешков в год, в Китае – более 1 млн т (Scallops: biology, ecology..., 2006).

В России промысел гребешков на естественных банках осуществляется в морях Дальнего Востока (Охотском и Японском) и северных морях (Баренцевом и Белом). Аквакультура гребешка в российских водах в настоящее время развита относительно слабо. Наиболее перспективным следует считать выращивание приморского гребешка (Белогрудов, 1987; Брыков, Колотухина, 2010). В последние годы объем выращенного гребешка в аквакультуре составляет около 1,3 тыс. т в год.

Семейство пектинид включает 10 подсемейств и около 400 видов (WoRMS, 2016). Они широко распространены в Мировом океане. Наибольшее видовое разнообразие этой группы животных наблюдается в субтропической и тропической областях. В российских водах обитают 18 видов гребешков: 12 – в дальневосточных морях (Скарлато, 1960) и 6 – в Баренцевом и Белом морях (Список видов..., 2001).

Наибольшее видовое разнообразие среди морских гребешков, обитающих в российских водах, наблюдается у моллюсков рода *Chlamys*, к которому относятся шесть видов. Из них промысловый интерес представляют три вида – *C. albida*, *C. beringiana* и *C. islandica*. *C. albida*, *C. beringiana* обитают в Охотском море, *C. islandica* – в Чукотском, Карском, Баренцевом и Белом морях. Все эти виды являются промысловыми. Их добывают на естественных банках с помощью драг.

Исландский гребешок (*Chlamys islandica*), обитающий в морях Северной Атлантики и Арктики, – один из немногих промысловых видов двустворчатых моллюсков российских вод на Северном бассейне. Исследования его биологии и промысловых ресурсов начались с 1970-х годов, а с начала 1990-х годов проводится добыча гребешка специализированными судами.

К настоящему времени опубликовано значительное количество работ по исландскому гребешку Баренцева и Белого морей. В 1989 г. вышла в свет монография С.Г. Денисенко (1989), содержащая данные по биологии вида и его запасам, однако эти исследования относятся к периоду до активного промыслового освоения ресурса и частично устарели.

Полярный институт приступил к исследованиям биологии и промысловых ресурсов гребешка в 1987 г. За более чем 25-летний период накоплен обширный материал. Специалистами ПИНРО подготовлен лишь один небольшой сборник статей по методике исследований, биологии и промысловому потенциалу ресурсов гребешка в Баренцевом море, относящийся к периоду начала промыслового использования (Исследования ис-

ландского гребешка..., 1995). Результаты более поздних исследований представлены отдельными статьями в различных источниках, поэтому публикация основных результатов исследований, проведенных в последние 20 лет, в одной книге представляется весьма своевременной и необходимой.

В соответствии с Концепцией развития рыбного хозяйства Российской Федерации на период до 2020 г. поставлена задача осуществления управления водными биологическими ресурсами на принципах устойчивости и долгосрочности. Ее реализация в отношении гребешка возможна на основе знаний о популяционной структуре вида, особенностях его биологии, состоянии и динамике численности промыслового запаса. Для решения этих задач, а также для разработки научно обоснованных мер по рациональной эксплуатации промысловых запасов гребешка проведенные исследования также являются весьма актуальными.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В монографии проанализированы материалы по исландскому гребешку, полученные во время полевых и лабораторных исследований в 1987-2014 гг. Сбор материала в Баренцевом море осуществлен в 61 специализированной экспедиции ПИНРО, которые проводились на основных мелководных (глубины от 5 до 130 м) скоплениях гребешка. В Белом море регулярные исследования выполняли в основном в районе Воронки с 1996 по 2014 г., в других районах (Онежском и Кандалакшском заливах, Горле) проводили лишь эпизодические наблюдения на небольших участках.

Основными методами исследования были учетная драговая и подводная телевизионная съемки. Кроме того, автор использовал материалы по прилову гребешка в трале Campelen, полученные в ходе проведения экосистемных съемок в 2010-2013 гг.

Драговая съемка позволяет оценить основные характеристики гребешка на поселении – их плотность, площадь скопления, размерный состав и биологическое состояние моллюсков, видовой состав других донных беспозвоночных, прилавливаемых во время промысла, а также выявить новые промысловые участки. Во время съемки имеется возможность собрать материал для проведения лабораторных исследований биологии гребешка. Недостатком ее является непостоянный коэффициент уловистости драги, зависящий от типа применяемого орудия лова, грунта и степени ее наполнения.

Съемка, выполняемая с помощью подводного телевидения, дает возможность оценивать характер распределения и плотность поселений гре-

бешка на любых участках, в том числе со сложным рельефом дна и низкой плотностью поселений, где драгирования оказываются малоэффективными. Основными достоинствами подводной телевизионной видеосъемки следует считать возможность непосредственных наблюдений дна в районах промысла, недоступных другим методам исследований, оперативного поиска скоплений и оценки запасов гребешка на обширной площади с выделением участков, наиболее подходящих для производительного лова моллюсков. Недостатком телевизионной съемки является невозможность оценить численность мелких особей, определить размерный состав гребешка, его биологическое состояние. Телевизионная видеокомпьютерная съемка представляет собой современный метод подводных исследований и требует больше средств на монтаж и эксплуатацию оборудования в сравнении с драговой.

Очевидно, что оба метода сбора материала – драговая и телевизионная съемки – дополняют друг друга и при наличии достаточного запаса времени и хорошем уровне финансирования исследований желательны их одновременное использование. В период проведения исследований сбор материала с помощью драг выполнялся ежегодно, а подводные наблюдения – лишь с 1991 по 2001 г.

Орудиями сбора служили промысловые драги различных конструкций шириной от 2 до 5 м, снабженные металлическими кольчугами с внутренним диаметром колец 50-60 мм, а также трал Сигсби шириной захвата 0,9 м, снабженный мешком из дели с ячейей 12 мм. Кроме того, в 1991-1994 гг. также применяли малые экспериментальные драги с шириной захвата 1-2 м, снабженные мешками из металлического троса с размером ячейи 60-80 мм. Продолжительность ловов зависела от типа орудия лова и характера грунта, варьируя от 1 до 30 мин на скорости 2,5-5,5 уз. Съемками охватывали, как правило, акватории всего скопления, но при недостатке времени – лишь часть. В целом материал из драгирующих орудий лова за весь период исследований был собран на 7,9 тыс. станциях (табл. 1).

Подводные телевизионные съемки были начаты в 1991 г. Съемки выполнялись с помощью видеокомпьютерного комплекса с использованием подводного аппарата «OceanRover» и программного обеспечения, позволяющего заносить данные в компьютер и проводить их обработку (Исследования исландского гребешка..., 1995). Комплекс был установлен на специализированном гребешколовном судне «Скаллопер» и проработал до 2001 г. С его помощью были обследованы все основные скопления гребешка в Баренцевом море – Святоносское, в Воронке Белого моря, на Канинской и Северо-Канинской банках.

Анализ улова драг и трала Сигсби проводили в соответствии с методиками, принятыми в ПИНРО (Изучение экосистем рыбохозяйственных...,

2004). Определение массы улова драг производили визуально по степени наполнения мешка драги, исходя из того, что средняя масса улова полной драги шириной 2-3 м, определенная с помощью динамометров, составляла 2 т, шириной 4-5 м – 3 т. Масса улова трала Сигсби определялась непосредственным взвешиванием всего улова или его части.

Таблица 1

Количество станций, выполненных в экспедициях ПИНРО при проведении драговых съемок на скоплениях гребешка в Баренцевом и Белом морях в 1987-2014 гг.

Год	Район								
	Гусиная банка	Североканинская банка	Канинская банка	Канино-Колгуевское мелководье	Арх. Новая Земля	Воронка Белого моря	Прибрежье Кольского п-ова	Восточный Прибрежный район	Арх. Шпицберген
1987	30	23	-	55	52	20	64	173	150
1988	-	1	-	-	8	-	37	38	-
1989	19	58	2	2	-	39	16	79	-
1990	-	4	-	-	-	-	35	852	-
1991	-	-	5	-	-	1	18	166	-
1992	-	-	20	-	-	-	50	319	-
1993	-	-	150	-	-	-	-	64	175
1994	-	-	15	-	-	1	16	69	-
1995	-	-	40	-	25	3	-	130	-
1996	16	-	1	80	8	35	4	79	-
1997	-	-	-	-	-	9	15	314	-
1998	-	-	28	-	-	5	-	244	-
1999	2	12	6	6	39	18	2	163	-
2000	1	88	3	-	-	2	43	282	-
2001	-	220	94	6	-	13	-	310	-
2002	-	-	87	-	-	-	-	282	-
2003	1	3	7	5	-	31	8	441	-
2005	-	-	-	-	-	-	-	58	-
2006	-	-	-	-	-	-	-	171	-
2007	-	-	-	-	-	47	-	46	-
2008	-	-	-	-	-	46	-	46	-
2009	14	25	17	41	-	33	13	49	-
2010	-	-	-	-	-	86	67	128	-
2011	-	-	7	-	-	31	47	148	-
2012	-	-	-	-	-	37	43	143	-
2013	-	-	-	-	-	30	47	142	-
2014	-	-	-	-	-	30	48	123	-
Итого	83	434	482	195	132	517	573	5159	325

Состав уловов определяли методом навески. Навеску массой 25-40 кг отбирали из бункера-накопителя сразу после высыпания улова драги и вручную сортировали на отдельные компоненты – гребешок, другие животные прилова и ракушу. Каждый компонент улова взвешивали на безмене или электронных весах с точностью до 0,1 кг. Гребешка сортировали по полу и штангенциркулем с точностью до 1 мм измеряли размеры его раковины. Также проводили видовую идентификацию донных животных и

их измерение. Отдельно промеряли спаренные (не распавшиеся) створки гребешка. По соотношению количества пустых спаренных створок и живого гребешка в улове рассчитывали уровень его естественной смертности на конкретном участке поселения (Денисенко, 1989).

Среднюю плотность поселений гребешка рассчитывали по формуле:

$$P = \frac{100N_iU}{U_iKLV T},$$

где P – плотность, экз./100 м², г/100 м²;

N_i – масса (численность) гребешка в проанализированной пробе;

U – масса улова, кг;

U_i – масса проанализированной пробы, кг;

K – коэффициент уловистости драги;

L – ширина драги, м;

V – скорость драгирования, м/мин;

T – длительность драгирования, мин.

Величина коэффициента уловистости всех применяемых драг и трала Сигсби сильно варьирует в зависимости от типа грунта и наполнения драги. Специальные сравнительные исследования плотности поселений гребешка и величины уловов с единицы площади для промысловых драг и трала Сигсби проведены в 2001 г. на Канинской банке Т.Э. Близниченко. По ее личному сообщению, коэффициент уловистости разных орудий лова оказался сходным и составлял 0,2. Сходный коэффициент можно получить при сравнении данных подводных видеонаблюдений, проводимых ПИНРО, и уловов промысловых драг на Святоносском поселении. В связи с этим для всех материалов по гребешку коэффициент уловистости промысловых драг и трала Сигсби принимался равным 0,2 (Золотарев, 1997).

На обследованных скоплениях определяли общий и промысловый запас гребешка. Для расчетов использовали принятое в ПИНРО деление акватории Баренцева моря и северной части Белого моря на промысловые районы и квадраты – участки моря с шириной 10' по широте и 30' по долготу (рис. 1). Запас гребешка вначале рассчитывали для каждого промыслового квадрата как произведение средней биомассы моллюска в отдельном квадрате на площадь поселения моллюска. Для получения величины запаса на скоплении в целом данные запаса в каждом квадрате, входящем в скопление, суммировали. Также определяли доверительный интервал полученных значений.

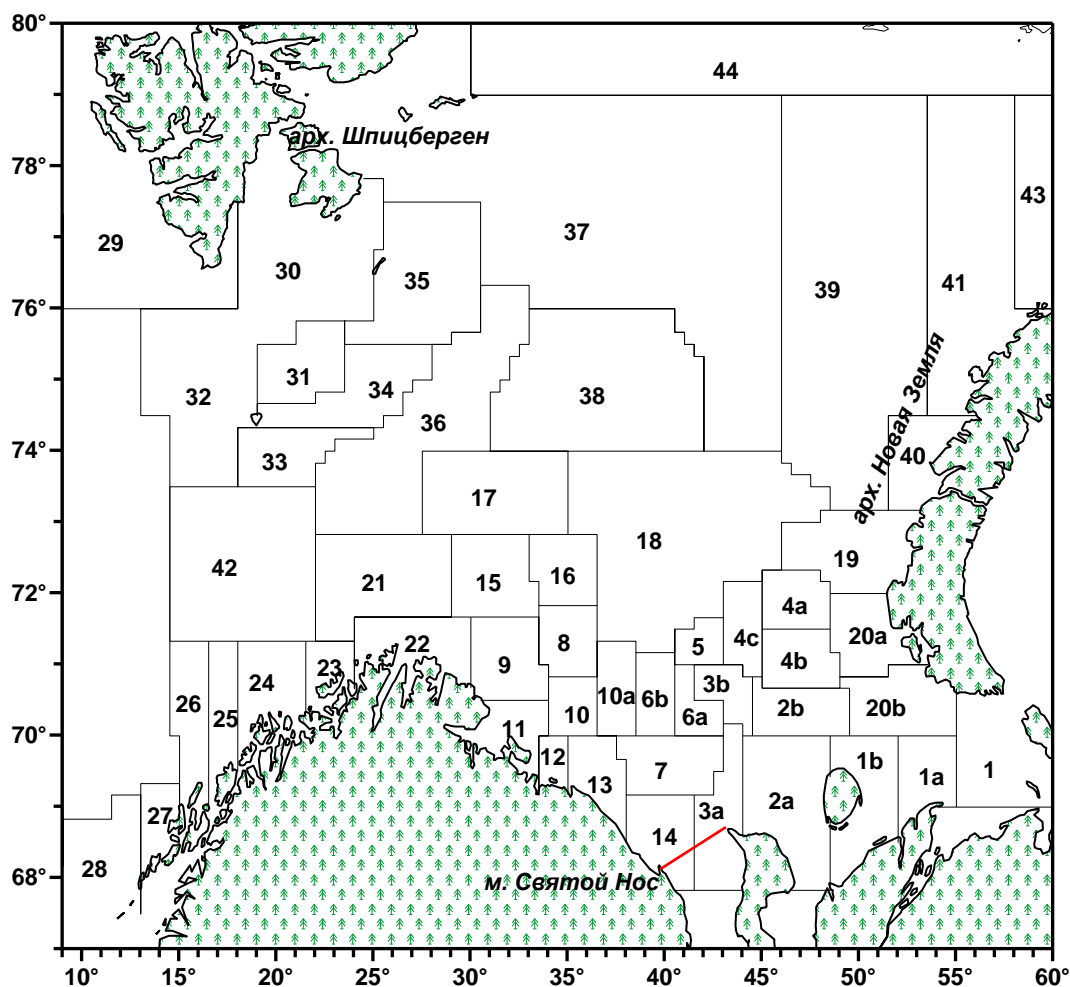


Рис. 1. Схема районирования промысловых районов в Баренцевом море и сопредельных водах.

Красная линия – граница между Баренцевым и Белым морями:

- 1 – Вайгачский район; 1а – Печорский район; 1б – Колгуевский район; 2а – Канино-Колгуевское мелководье; 2б – Северный склон Канино-Колгуевского мелководья; 3а – Канинская банка; 3б – Северо-Канинская банка; 4а – Северный склон Гусиной банки; 4б – Западный склон Гусиной банки; 4с – Южный склон Гусиной банки; 5 – Северо-Центральный район; 6а – Западно-Центральный район; 6б – Северный склон Мурманского мелководья; 7 – Мурманское мелководье; 8 – Северо-западный склон Мурманской банки; 9 – Финмаркенская банка; 10 – Юго-западный склон Мурманской банки; 10а – Северо-Восточный склон Мурманской банки; 11 – Рыбачья банка; 12 – Кильдинская банка; 13 – Западный Прибрежный район; 14 – Восточный Прибрежный район; 15 – Мурманский язык; 16 – Центральное плато; 17 – Демидовская банка; 18 – Центральный желоб; 19 – Северная часть Новоземельского мелководья; 20а – Мелководье Гусиной Земли; 20б – Южная часть Новоземельского мелководья; 21 – Нордкинская банка; 22 – Норвежский желоб; 23 – Сере банка; 24 – Фулей банка; 25 – Маланг банка; 26 – Андей банка; 27 – Вестеролен; 28 – Рёст банка; 29 – Западный Шпицберген; 30 – Зюдкапский желоб; 31 – Шпицбергенская банка; 32 – Западный склон Медвежинской банки; 33 – Южный склон Медвежинской банки; 34 – Восточный склон Медвежинской банки; 35 – Район Надежды; 36 – Западный Желоб; 37 – Возвышенность Персея; 38 – Центральная возвышенность; 39 – Новоземельская банка; 40 – Сухой Нос; 41 – Район полуострова Адмиралтейства; 42 – Район Копытова; 43 – Район мыса Желания; 44 – Район Земли Франца-Иосифа

Наиболее обследован Западный и Восточный Прибрежные районы, в которых было выполнено более 50 экспедиций и проанализировано более 5 тыс. уловов. Также довольно подробно были изучены районы Воронки Белого моря, Канинская, Северо-Канинская и Гусиная банки. Самые се-

верные поселения гребешка в районах Шпицбергена и Медвежинско-Шпицбергенской банки обследовались довольно слабо. Данные о распределении гребешка в центральной части Баренцева моря получены из материалов экосистемных траловых съемок, в ходе которых изучали приловы донных беспозвоночных. Сборы материалов по гребешку из Бассейна Белого моря (район Горла и Онежский залив) были осуществлены автором и сотрудником Северного отделения ПИНРО Д.Т. Менисом (Золотарев, Менис, Самохина, 2011).

В 1996-20012 гг. один-два раза в месяц проводили биологический анализ гребешка, который включал определение величины обрастания моллюсков и массы отдельных частей тела моллюсков. Анализу подвергались от 30 до 100 самок и самцов. У каждой особи измеряли высоту раковины (с точностью до 1 мм), определяли массу тела с раковиной (с точностью до 1 г), массу мягкого тела, мускула и гонады (с точностью до 0,1 г). Иногда также определяли массу раковины. Массу гемолимфы находили по разнице между общей массой гребешка и суммой массы раковины и мягкого тела, определяемых во время биологического анализа. Обрастания (без видовой идентификации) соскабливали со всех анализируемых моллюсков и взвешивали с точностью до 1 г.

Для всей выборки рассчитывали среднюю долю массы обрастаний. Кроме того, для каждого размерного класса моллюсков (высота раковины 70-79, 80-89, 90-99, 100-109, 110-119 мм) определяли:

- среднюю массу гонад и гонадный индекс (ГИ) – отношение массы гонад к массе мягкого тела моллюсков, выраженное в процентах (отдельно для самцов и самок);
- среднюю массу мускула для середины размерного интервала каждого размерного класса (средняя высота раковины – соответственно 75, 85, 95, 100, 105, 110 и 115 мм);
- долю мускула в общей массе моллюска без обрастания (мускульный индекс (МИ)).

Фенотип устанавливали по окраске внутренней части раковины (без учета интенсивности окраски). Для каждой выборки вычисляли частоту встречаемости конкретного фенотипа и среднее число фенотипов. Сравнение выборок производили по критерию идентичности (I). Всего было проанализировано 33 выборки из 1823 раковин из всех районов Баренцева и Белого морей.

Расчеты критерия идентичности осуществляли по формулам, предложенным Л.А. Животовским (1982):

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p_0 + q_0}{4}\right),$$

где N_1 – численность первой выборки;

- N_2 – численность второй выборки;
 p_0 – сумма частот фенотипов первой выборки, не представленной во второй выборке;
 q_0 – сумма частот того же фенотипа второй выборки, которые отсутствуют в первой выборке;
 r – показатель сходства популяций, рассчитанный по формуле:

$$r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \dots + \sqrt{p_mq_m},$$

- где p_1, p_2, p_m – частоты встречаемости фенотипа в первой выборке;
 q_1, q_2, q_m – частоты встречаемости тех же фенотипов во второй выборке.

Рассчитанный критерий идентичности между выборками представлялся в виде матрицы. При анализе данных исходили из того, что величина критерия идентичности распределяется примерно как χ^2 с $m-1$ степенями свободы (где m – количество фенотипов) (Животовский, 1982). Если значение критерия идентичности между выборками не превышало табличных значений χ^2 при принятых уровнях значимости 0,1 и 0,001, мы относили обе выборки к одной генеральной совокупности. В случае его превышения выборки считали принадлежащими к разным генеральным совокупностям. Все расчеты выполняли с помощью пакета программ Excel.

Выделение пространственных фенотипических группировок гребешка осуществлялось с помощью дендрограммы, построенной в пакете программ STATGRAPHICS по матрице критериев идентичности методом Уорда.

Для характеристики выборок и выделенных группировок было рассчитано среднее число фенотипов в выборке по формуле:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2,$$

- где p_1, p_2 и p_m – выборочные значения частот фенотипов.

При вычислении статистической ошибки средней использовалась формула:

$$S\mu = \frac{\sqrt{\mu(m - \mu)}}{N},$$

- где m – число фенотипов;
 N – величины выборки.

Раковины моллюсков, подвергнутых биологическому анализу, использовали для изучения характеристик роста гребешка. Определение возраста моллюска по меткам на лигаменте проводили по методу Йоханессена (Johannessen, 1973). Для изучения индивидуальных характеристик роста гребешка использовали комбинированный метод, при котором одновременно проводили определение возраста по лигаменту и по отметкам на раковине: вначале под бинокулярным микроскопом определяли его возраст

по лигаменту, а затем визуально – по раковине. Метки на раковине выделяли карандашом и проводили измерения высоты раковины гребешка в определенном возрасте. Обязательным условием было совпадение числа отметок на лигаменте и раковине. Этим методом изучен рост гребешка у 744 особей на восьми поселениях (табл. 2).

Таблица 2

Объем выборки гребешка, использованной для изучения возраста и роста на поселениях Баренцева и Белого морей различными методами, экз.

Поселение	Метод исследования	
	по меткам на лигаменте	по двухнедельным чешуйкам
Святоносское	215	1853
Воронка Белого моря	81	60
Губа Ура	224	-
Северо-Канинская банка	50	78
Канинская банка	-	50
Гусиная банка	37	-
Канино-Колгуевское мелководье	47	71
Онежский залив	50	50
О-в Медвежий	40	12
Итого	744	2174

Определение возраста гребешка по числу двухнедельных чешуек на наружной стороне раковины (Денисенко, 1989) проводили под биноклярным микроскопом с увеличением 16х. Отсчитав 24-25 чешуек, получали годовую метку, которую отмечали карандашом на раковине. Получив таким образом все годовые метки роста, их подсчитывали и определяли возраст моллюска. Затем измеряли высоту раковины гребешка в определенном возрасте. С помощью этого метода был определен возраст и темп роста у более чем 2 тыс. особей, обитающих на семи поселениях.

Для изучения основных характеристик роста гребешка рассчитаны параметры уравнения Бергаланфи (Мина, Клевезаль, 1976; Wilbur, Owen, 1964). Как известно, рост исландского гребешка в течение всей жизни невозможно описать одним уравнением, так как в первые 4-5 лет он близок к экспоненциальному, а затем замедляется. Однако для моллюсков старше 2 лет он удовлетворительно описывается уравнением Бергаланфи (Денисенко, 1989). Исходя из этого, расчет параметров уравнения по полученным нами данным был осуществлен для моллюсков в возрасте 2 лет и старше. Так как у гребешка наблюдались значительные индивидуальные различия в темпах роста, параметры уравнения были рассчитаны по граничным ориентирам отдельно для особей с максимальным (быстрорастущие) и минимальным (медленнорастущие) темпами роста, а также средние показатели роста.

Основой для анализа пространственных особенностей размерной структуры гребешка и выявления функциональных структур отдельных частей поселения служили группировки станций, выделяемых с помощью кластерного анализа матриц мер близости, которые рассчитаны по оригинальной программе ПИПРО. В качестве меры близости использовали двухвыборочный критерий согласия Колмогорова-Смирнова (Плохинский, 1970), рассчитываемый по формуле:

$$KS = \max \left| \frac{\sum f_1}{N_1} - \frac{\sum f_2}{N_2} \right| * \sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 * N_2}},$$

где KS – критерий согласия Колмогорова-Смирнова;
 f_1 – сумма накопленных частот по каждому классу первого распределения, начиная с наименьшего, деленная на общее число дат;
 f_2 – то же по второму распределению;
 \max – максимальное абсолютное значение разности частных от деления накопленных частот на численность групп по каждому классу, начиная с наименьшего;
 N_1 и N_2 – общее число дат первой и второй выборок.

Выделение кластеров (группировок станций) проводили на основании построенных дендрограмм по явно выраженной группированности выборок, дистанция между которыми составляла не менее 15 ед.

Для каждой выделенной группировки рассчитывали усредненный размерный состав с классовым промежутком 5 мм и среднюю высоту раковины гребешков в выборке с ошибкой среднего значения. По результатам строили графики многолетних изменений размерного состава выделенных группировок. Для характеристики состояния поселения использовали классификацию, основанную на степени сформированности и стабильности пополнения (Буяновский, 2004).

Возрастную структуру поселений гребешка определяли по разработанному автором размерно-возрастному ключу. Для изучения тенденций в изменении возрастной структуры рассчитывали критерий возрастной гетерогенности (Крамаренко, 2004) по формуле

$$\nabla = \frac{1}{\sum P_i^2},$$

где P_i – доля особей i -й возрастной группы.

Если популяция представлена одновозрастными особями, то показатель возрастной гетерогенности стремится к 1, а для популяции с большим числом возрастных групп, представленных одинаковыми долями, он стремится к бесконечности.

Для оценки вылова гребешка и других беспозвоночных на различных скоплениях Баренцева и Белого морей использована база данных ПИНРО по промыслу.

В сборе материала по гребешку принимали участие специалисты ПИНРО Баймамбетов Р.А., к.б.н. Беренбойм Б.И., Близниченко Т.Э., Жак Ю.Е., Иванова Т.О., Калашникова М.Ю., к.б.н. Любин П.А., Манушин И.Е., Менис Д.Т., [Самсонова И.Н.], Скрябин И.А., Шевелева Г.К., а также сотрудница ВНИРО к.б.н. Подражанская С.Г., за что автор выражает им глубокую признательность и благодарность. Автор также благодарен экипажам научно-исследовательских и научно-промысловых судов, на которых проводили сбор научного материала.

Автор искренне признателен инженеру-программисту ПИНРО Носовой Т.И. за разработку программы заполнения базы данных по гребешку и их анализа, а также заместителю заведующего лабораторией математического обеспечения оценки запасов гидробионтов ПИНРО к.б.н. Баканеву С.В. за совместные исследования в разработке методики прогнозирования сырьевых ресурсов гребешка в Баренцевом и Белом морях. Большая помощь при подготовке монографии, за которую автор выражает особую благодарность, была оказана главным научным сотрудником ВНИРО доктором биологических наук Алексеем Ильичом Буяновским, научным консультантом данной работы.

2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА

Исландский гребешок является бореально-арктическим видом и широко распространен в северной части Атлантического океана на мелководных банках на плотных ракушечно-песчаных грунтах (Денисенко, 1989; Ekman, 1953; Wiborg, 1963). Распространение гребешка в Баренцевом море впервые детально было описано И.И. Месяцевым (1931). Им было показано, что исландский гребешок обитает на большей части акватории Баренцева моря на глубинах от 10 до 360 м. Наиболее часто поселения встречаются в прибрежной части моря на глубинах от 100 до 150 м. Максимальная высота раковины найденных особей гребешка достигала 84 мм. На глубинах более 200 м обнаружены только мелкие молодые особи.

По материалам более чем десятилетних исследований донных биоценозов восточной части Баренцева моря, В.А. Броцкая и Л.А. Зенкевич (1939) считали исландского гребешка характерным видом второго порядка, а его средняя биомасса оценивалась в 48 г/м^2 . Эта же роль отводилась гребешку и в Мотовском заливе (Лейбсон, 1939), где он был наиболее много-

численным в прибрежной зоне, а его максимальное обилие на отдельных станциях оценивалось в 150 г/м^2 .

Е.П. Турпаева (1953) исследовала питание различных донных животных, в том числе и исландского гребешка. Выяснилось, что гребешок питается в основном детритом, фильтруя его из толщи воды, причем около 10 % пищевого комка составлял песок. К сожалению, автором не указана глубина, на которой собирали моллюсков, из-за чего остается неясным, потребляет ли гребешок живой фитопланктон. Последующие исследования подтвердили питание гребешка преимущественно детритом (Vahl, 1973; Герасимова, Манушин, 1997).

По данным В.А. Зацепина (1946) и Л.А. Зенкевича (1963), исландский гребешок в прибрежной зоне Мурмана является одним из руководящих видов в сообществе *Modiola modiolus-Pecten islandicus* на глубинах до 100 м. Средняя биомасса его в сообществе оценивалась в 85 г/м^2 , а на некоторых станциях достигала 400 г/м^2 . Обследование мурманского побережья Н.Н. Романовой (1969), выполненное в 1960-1961 гг., не выявило плотных скоплений гребешка на большей части акватории. Однако в некоторых губах Мотовского и Кольского заливов обнаружено значительное количество крупных (высота раковины до 14 см) гребешков с высокой плотностью поселения (до 15 экз./ м^2).

М.В. Пропп (1971) при исследовании прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря отметил наличие исландского гребешка в пяти прибрежных сообществах, указав, что численность и биомасса его была незначительной (1 экз./м^2 и 10 г/м^2 соответственно).

А.Н. Голиков и О.А. Скарлато (1977) выявили, что исландский гребешок обитает в районе архипелага Земля Франца-Иосифа, где температура воды постоянно ниже нуля. По-видимому, он здесь редок. Также не ясно, размножается ли гребешок в таких условиях или личинки поставляются из других районов моря.

Наиболее существенный вклад в изучение исландского гребешка в Баренцевом море внес С.Г. Денисенко, изучивший практически все аспекты его биологии. Он исследовал промысловые ресурсы моллюска, основные черты биологии и особенности роста в Баренцевом и Белом морях, предложив новый способ определения возраста (Денисенко, 1979а,б,в, 1982, 1985, 1987, 1989). Наиболее подробно он изучал поселение в районе архипелага Семь Островов (Денисенко, 1979б, 1989), используемом в качестве модельного для других районов Баренцева моря.

Обрастания раковины гребешка – видовой состав и роль в жизнедеятельности гребешка – также подробно были изучены (Денисенко, Савинов, 1984; Денисенко, 1989). Показана негативная роль перфораторов раковины, увеличивающих естественную смертность моллюсков.

С.Г. Денисенко в содружестве с другими исследователями было изучено количественное распределение гребешка в Баренцевом море, в том числе с использованием метода подводной фотографии (Денисенко, Петрунин, 1982; Денисенко, 1983; Гуревич, Казаков, 1987; Гуревич, Денисенко, Казаков, 1988). Эти исследования выявили значительный запас гребешка в Баренцевом море и позволили рекомендовать его к промыслу. Оказалось, что гребешок образует поселения очень высокой плотности в районе мыса Святой Нос, где его биомасса может достигать $4\ 000\ \text{г/м}^2$. Общий запас гребешка в Святоносской провинции (Баренцево море и смежные с ним участки в Воронке Белого моря) оценивался в 565 тыс. т, а возможный вылов – 14 тыс. т. В районе о-ва Медвежий объем добычи гребешка мог бы составлять 3,4 тыс. т, у о-ва Западный Шпицберген – 0,8 тыс. т (Гуревич, Денисенко, Казаков, 1988).

Выявлено, что масса отдельных частей мягкого тела имеет сезонные колебания. Весной у гребешка наблюдается увеличение массы гонад и снижение массы мускула. Вероятно, в ходе этого физиологического процесса мускул используется как источник запасных питательных веществ. Доля мускула начинает увеличиваться в июне, достигает максимума в сентябре-октябре, а с ноября снова снижается (Денисенко, 1989).

С.Г. Денисенко, используя основные параметры биологии гребешка – рост и энергетический баланс особи и популяции, исследованные в основном норвежскими учеными (Vahl, 1980, 1981a,b), в качестве допустимой доли для промыслового изъятия с позиций стабильного уравнившегося улова рекомендовал добычу 2,9 % от промыслового запаса (Денисенко, 1988). В связи со значительным воздействием промысла на донное сообщество он предлагал снижать долю вылова до 2,0-2,5 %, а промысел рекомендовалось проводить с июня по январь, когда наблюдается наиболее высокое содержание мускула в общей массе моллюска, но с перерывом в августе-сентябре, когда происходит оседание личинок.

Несмотря на обширную информацию по гребешку, полученную С.Г. Денисенко, подробности распределения его промысловых ресурсов на отдельных скоплениях оставались не изученными. Также им не могли быть изучены межгодовые изменения запасов под воздействием промысла и возрастной структуры поселений вследствие отсутствия промысла гребешка в период проведения исследований автора.

Первые исследования ресурсов гребешка в целях организации его добычи в Баренцевом море были выполнены в апреле-мае 1986 г. на судах управления «Севрыбпромразведка» СРТМК-1448 «Новокубанск» и СРТМК-0309 «Макшеево». В ходе поисковых экспедиций были обследованы восточная часть Баренцева моря (Кильдинская банка, Западный и Восточный Прибрежные районы, Канинская банка и Канино-Колгуевское

мелководье) и Медвежинско-Шпицбергенский район. Наиболее продуктивными участками для добычи признаны поселения у Семиостровского рейда и о-ва Нокуев, расположенные на глубинах 50-60 м, где уловы драг шириной 2 м достигали 100-200 кг гребешка за 20-30-минутное драгирование. В уловах преобладали особи размером от 95 до 100 мм. На Канинской банке и Канино-Колгуевском мелководье гребешок в уловах отсутствовал. В уловах в районе Западного Шпицбергена преобладали моллюски размером 50-94 мм. В ходе рейсов также были получены некоторые данные о биологическом состоянии гребешка, способах его лова и переработки. Промысловый запас гребешка в Медвежинско-Шпицбергенском районе оценивался в 88 тыс. т, возможный годовой вылов – в 2,2 тыс. т, в юго-восточной части Баренцева моря – 230 тыс. т и 7,8 тыс. т соответственно.

В 1987 г. исследования запасов гребешка были начаты ПИНРО. Первые экспедиции были осуществлены в Медвежинско-Шпицбергенский район, прибрежную зону Восточного Мурмана и юго-восточную часть Баренцева моря. По результатам исследований были оценены запасы гребешка в этих районах и выданы рекомендации по общему допустимому улову гребешка в них. Суммарная величина общего допустимого улова оценивалась в 14,2 тыс. т при вылове 2,9 % от общего запаса гребешка.

С 1990 г. началась добыча гребешка российскими специализированными гребешколовными судами, а с 1991 г. институт приступил к мониторингу состояния запасов гребешка путем выполнения регулярных драговых съемок и подводных видеонаблюдений с помощью видеокомпьютерного комплекса «Ocean Rover». Обследование Святоносского поселения, а также поселений в районе Восточная Лица – о-в Нокуев и в Воронке Белого моря показало, что общая площадь промысловых скоплений составляла 1464 км², а промысловый запас – более 700 тыс. т. Общий допустимый улов при таком запасе достигал 21,7 тыс. т (Сенников, Близниченко, 1992; Сенников, Калугин, 1992). Однако в связи с недостаточной изученностью воздействия промысла на поселения гребешка рекомендовалось выловить лишь 4,7 тыс. т, т.е. около 21 % от ОДУ.

По данным подводных наблюдений, поселения гребешка были агрегированными, максимальная плотность достигала 25 экз./м². На песчаных грунтах плотность составляла 5-10 экз./м². Выявлено, что в разных районах гребешок имел разную степень обрастания раковины. Наибольшая степень обрастания гребешка наблюдалась в Воронке Белого моря. Кроме того, в этом районе оказалось мало площадок для безаварийного промысла. Эти два фактора значительно ухудшали условия промысла гребешка в районе. Рекомендации ПИНРО по районам и объемам вылова гребешка были успешно реализованы добывающим флотом в 1990 и 1991 гг.

К 1994 г. была окончательно разработана методика исследований биологии и запасов гребешка и даны рекомендации по охране его запасов в ходе промысла. Вследствие высокой степени воздействия промысла было предложено снизить величину ОДУ до 1,5 % от промыслового запаса (Исследования исландского гребешка..., 1995). Рекомендовано проводить промысел с января по апрель и с августа по декабрь с перерывом на период нереста гребешка.

Исследователями подчеркнута негативная роль интенсивного лова гребешка, осуществляемого в Баренцевом море в 1988-1995 гг. иностранными государствами. В 1988 г. на Гусиной банке вследствие промысла запас гребешка уменьшился вдвое (Сенников, Близниченко, 1992). Дальнейшие исследования выявили, что поселение потеряло промысловое значение, так как чрезмерные промысловые нагрузки на скопление в течение одного сезона подорвали промысловый запас.

На рубеже XX и XXI вв. канадскими учеными были изучены многие черты биологии исландского гребешка и хищных морских звезд, влияющих на численность гребешка в прибрежных районах, особенно в заливе Фанди (Himmelman, Dutil, 1991; Arsenault, Himmelman, 1998; Gaymer, Himmelman, Johnson, 2001). Установлено, что в ранний период молодь гребешка предпочитает обитать в укрытиях, обеспечивающих лучшее выживание. В последние годы количество публикаций по исландскому гребешку в зарубежной печати резко уменьшилось из-за потери промыслового значения практически всех его скоплений в Северной Атлантике.

3. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА

3.1. Систематическое положение

Тип: Моллюски (Mollusca)

Класс: Двустворчатые моллюски (Bivalvia)

Отряд: Pectinida

Семейство: Pectinidae

Род: *Chlamys*

Вид: исландский гребешок *Chlamys islandica*

3.2. Внешнее и внутреннее строение

Исландский гребешок состоит из двустворчатой известковой раковины и мягкого тела, изнутри прикрепленного к раковине. Раковина выполняет роль внешнего скелета, обеспечивающего защиту и жизнедеятель-

ность моллюска. Раковина гребешка имеет плоско-округлую форму. Верхняя створка более выпуклая, чем нижняя и является левой. Скульптура наружной части раковины обеих створок раковины представлена 35-45 радиальными ребрами, выполненными в виде отдельных чешуек (рис. 2). Между радиальными ребрами скульптура раковины сетчатая (Филатова, 1948).

В вершинной (макушечной) части раковины имеются боковые выросты-ушки, по-видимому, играющие роль боковых стабилизирующих килей для плавания. Ушки неравной длины – передние примерно в 2 раза длиннее, чем задние. На переднем ушке в нижней створке имеется вырез, через который моллюск может выдвигать ногу с биссусной железой для прикрепления к частицам грунта. Обычно на дне моллюск как бы лежит на правом боку, при этом передняя часть располагается слева.

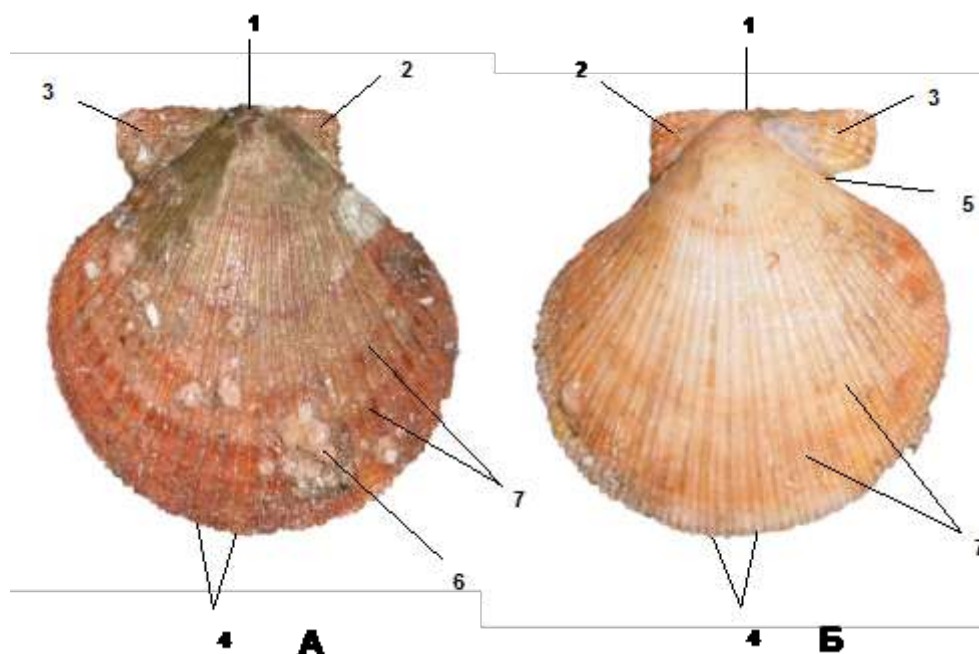


Рис. 2. Раковина гребешка, вид снаружи: А – верхняя (левая) створка; Б – нижняя (правая) створка; 1 – вершина; 2 – заднее ушко; 3 – переднее ушко; 4 – ребра; 5 – биссусная вырезка; 6 – обрастатели (балапусы и мшанки); 7 – кольца нарастания

Из-за неравномерности откладывания скульптурных элементов на раковине по мере роста моллюска на обеих створках раковины наблюдаются концентрические кольца нарастания, отражающие рост. По структурным элементам внутреннего лигамента и скульптурным элементам раковины можно определить возраст моллюска (Денисенко, 1989; Johanessen, 1973).

Внутренняя часть раковины в норме гладкая, дистальная – тонкая и ребристая, на ней хорошо видны отпечатки внутренних органов, из кото-

рых наиболее выраженным является отпечаток мускула (аддуктора) (рис. 3). Створки раковины соединены между собой внутренним и наружным лигамендами, обеспечивающими ее целостность и возможность движений относительно друг друга. Открывание раковины происходит исключительно за счет упругих свойств внутреннего лигамента, а смыкание – за счет мускула-замыкателя.

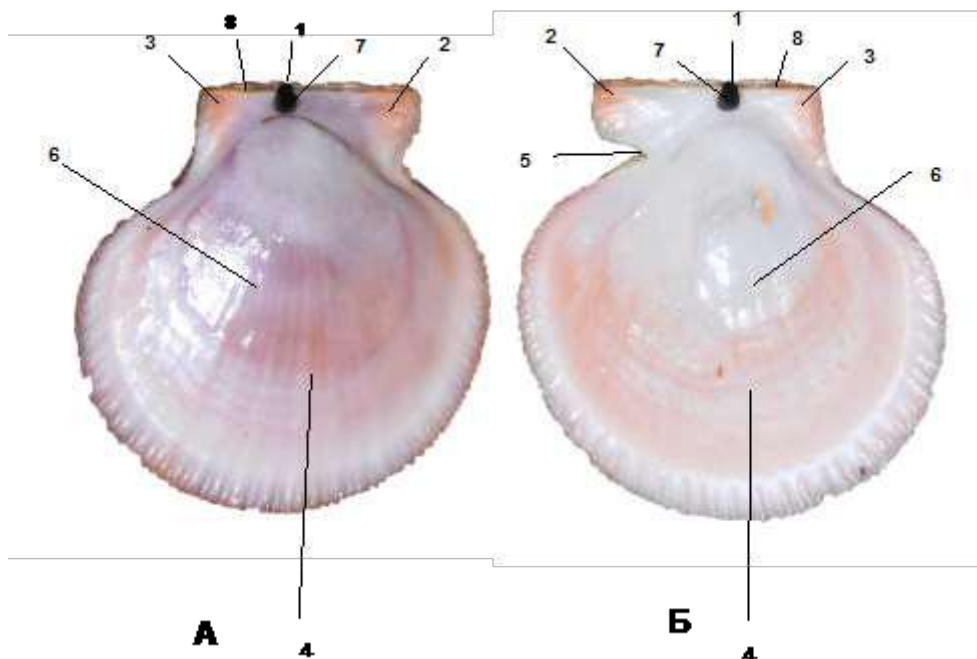


Рис. 3. Раковина гребешка, вид изнутри: А – верхняя (левая) створка; Б – нижняя (правая) створка; 1 – вершина; 2 – заднее ушко; 3 – переднее ушко; 4 – мантийная линия; 5 – биссусная вырезка; 6 – отпечаток аддуктора; 7 – внутренний лигамент; 8 – наружный лигамент

Мягкое тело включает все основные органы моллюска, обеспечивающие его жизнедеятельность. Строение раковины и мягкого тела исландского гребешка подробно описано в работе А.В. Иванова, Ю.И. Полянско-го, А.А. Стрелкова (1985). Мы же ограничимся упоминанием основных органов гребешка, изучаемых в ходе биологического анализа.

Мантия покрывает все остальные внутренние органы, прилегая к раковине, выделяет ее структурные элементы и обеспечивает линейный рост организма. Краевая часть мантии утолщена, образуя парус, используемый моллюском для плавания. Здесь же располагаются щупальца моллюска и около 100 простых мантийных глаз. Органами дыхания служат парные жабры, располагающиеся под мантией (рис. 4).

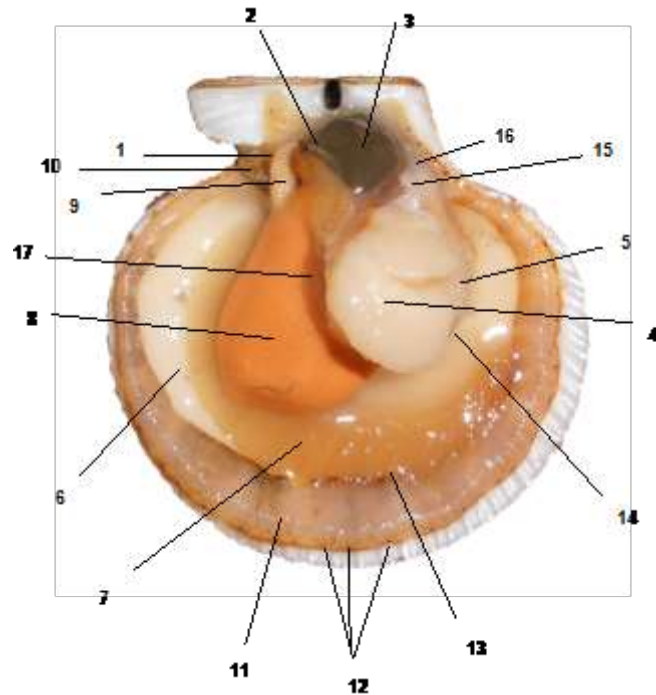


Рис. 4. Строение мягкого тела гребешка: 1 – ротовые лопасти; 2 – область желудка; 3 – гепатопанкреас; 4 – передняя часть аддуктора (большой мускул); 5 – задняя часть аддуктора (мускуленок); 6 – мантия; 7 – правая жабра; 8 – гонада; 9 – нога; 10 – биссус; 11 – парус; 12 – мантийные глазки; 13 – мантийные щупальца (сильно сокращены); 14 – прямая кишка; 15 – мантийные мышцы; 16 – сердце; 17 – почки

Центральную часть мягкого тела занимает аддуктор, включающий два неравных отдела – большой (передний) мускул (состоит из поперечно-полосатых мышц) и малый (задний) (состоит из гладких мышц). Сокращение малого мускула обеспечивает закрывание раковины гребешка и удержание ее в этом положении. Большой мускул используется главным образом для активных движений моллюска (плавания) и как орган, где происходит накопление запасных питательных веществ (Sundet, Vahl, 1981).

Пищеварительная система включает рот с ротовыми лопастями, пищевод, желудок, окруженный гепатопанкреасом, и кишечник. Ротовое отверстие гребешка расположено слева под большими ушками, имеет щелевидную форму, а ниже – нога с биссусной железой. Кишечник проходит через гонаду, где образует петлеобразный изгиб. Здесь же располагается кристаллический стебелек, заходящий в желудок. Гребешок питается в основном фитопланктоном и взвешенным в воде детритом.

Единственная гонада находится ниже рта и ноги, прикрепляясь внутренним изгибом к мускулу. По окраске гонады у зрелых моллюсков можно визуально определить пол: у самцов она белого (кремового) цвета, у самок – оранжевого (см. рис. 4). Зрелые половые продукты выводятся через почечные отверстия в мантийную полость, а затем в окружающую среду.

Распространение. Исландский гребешок является бореально-арктическим видом. Он широко распространен в морях Северной Атлантики, встречаясь у берегов Канады, Гренландии, Исландии, Норвегии и России. В российских водах обитает в Баренцевом, Белом, Карском и Чукотском морях. Диапазон температуры воды, при которой может жить гребешок, составляет от $-1,8$ до $+12$ °С, но при постепенном повышении температуры может выживать до 13 °С (Temperature tolerance of..., 2004), диапазон солености – 23,9-34 (Наумов, Скарлато, Федяков, 1987).

В Баренцевом море обитает на глубинах от 10 до 500 м (Денисенко, 1989), в Белом – от 10 до 75 м (Наумов, Скарлато, Федяков, 1987). По данным этих авторов, встречаемость гребешка в уловах дночерпателей зависит от глубины моря: на глубинах от 10 до 100 м она составляет от 10 до 17 %, максимальных значений – до 25 % – достигает в диапазоне глубин 100-150 м, а затем наблюдается ее постепенный спад до глубин 250-300 м (Денисенко, 1989). На больших глубинах происходит резкое снижение встречаемости и на глубинах 450-500 м она не превышает 2 %.

По результатам наших исследований, а также материалам бентосных и экосистемных съемок ПИНРО, в Баренцевом море гребешок встречается на глубинах от 1,5 до 700 м. Наибольшая встречаемость в уловах наблюдается на глубинах менее 100 м, а затем резко снижается. В Белом море мы отмечали гребешков на глубинах от 35 до 50 м. Наибольшее по площади скопление имеется в центральной части района Воронки. Небольшие поселения располагаются в прибрежной части района Горла, Кандалакшском и Онежском заливах.

Подробные сведения о распределении гребешка в Баренцевом и Белом морях изложены в гл. 4.

3.3. Окраска и фенотипы окраски раковины

Раковина исландского гребешка обычно довольно ярко окрашена с внутренней стороны. В окраске присутствуют три цвета – лиловый, оранжевый и белый, встречающиеся как в чистом виде, так и в сочетании (Золотарев, 2013а). Как известно, окраска раковины моллюсков определяется наличием пигмента в ее составе. Оранжевый цвет обусловлен наличием каротиноидов, лиловый – полиенов (Hedegaard, Bardeau, Chateigner, 2006). Белый цвет раковины связан с окраской основного вещества раковины – арагонита – при отсутствии пигмента. Генетическая обусловленность окраски гребешка до настоящего времени не изучена.

Из комбинации трех цветов в окраске раковины возможны семь вариантов сочетаний. Соответственно выделено семь фенотипов – белый, ли-

ловый, оранжевый, бело-оранжевый, бело-лиловый, лилово-оранжевый или бело-лилово-оранжевый (рис. 5).

Окраска раковины упорядочена. Если в фенотипе моллюска присутствовал лиловый цвет (бело-лиловый, лилово-оранжевый или бело-лилово-оранжевый), то он всегда располагался в привершинной области, а оранжевый и белый цвета – на периферии. У моллюсков бело-оранжевого фенотипа привершинная область раковины была белого цвета, а периферия – оранжевого. Такой тип окраски являлся типичным и встречался в большинстве районов моря. Изредка белый и оранжевый цвета чередовались, располагаясь в виде концентрических линий и повторяя годовые линии нарастания

Однако в некоторых районах массово встречались гребешки с нетипичной окраской раковины. Так, в прибрежной зоне Новой Земли у моллюсков бело-лилово-оранжевого фенотипа лиловый цвет, как обычно, располагался в привершинной области, а остальная часть раковины была окрашена в виде белого и оранжевого сегментов. У некоторых гребешков из мелководной зоны Воронки Белого моря верхняя створка имела зеленоватый оттенок, что, вероятно, было обусловлено окрашиванием ее за счет хлорофилла, выделяемого микроводорослями, поселяющимися на наружной стороне раковины. Очень редко встречались моллюски, раковина которых была окрашена в виде разноцветных пятен неправильной формы или имела сегментированное окрашивание (рис. 6).

У особей с однотонной окраской цвет был наиболее интенсивным. Нижняя и верхняя створки имели одинаковый фенотип, но при этом верхняя створка всегда была окрашена более ярко, чем нижняя.

Наиболее часто в наших выборках встречались особи двухцветных фенотипов (бело-лилового, лилово-оранжевого или бело-оранжевого) (табл. 3). Встречаемость одноцветных особей лилового фенотипа не превышала 10 % (обычно 2-5 % и менее). Моллюски белого фенотипа были достаточно многочисленны в открытой части Баренцева моря и у о-ва Надежды.

Особь оранжевого фенотипа преобладали в прибрежной зоне Кольского п-ова на глубинах 10-15 м. При мониторинге промысла гребешка в юго-восточной части Баренцева моря на глубинах 70-90 м в промысловых уловах также встречался гребешок оранжевого фенотипа. Встречаемость таких гребешков очень редкая – одну особь находили не каждый день при суточном улове 20-30 т (т.е. один моллюск из 300-500 тыс. экз. выловленных гребешков). Их раковины имели темно-оранжевую (почти красную) окраску и заметно отличались от довольно светло окрашенных оранжевых особей из прибрежной зоны.

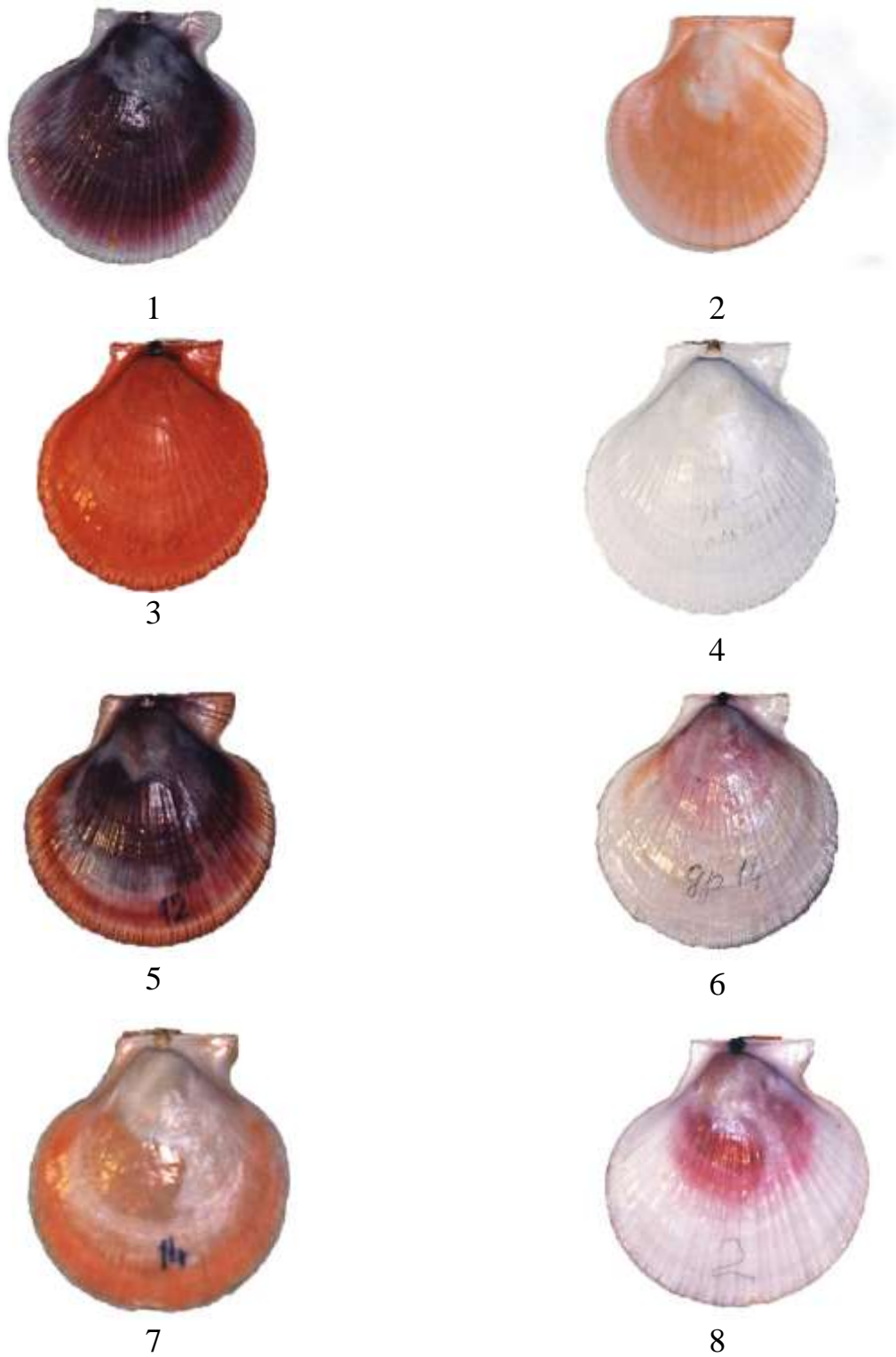


Рис. 5. Фенотипы окраски раковины гребешка: 1 – лиловый; 2 – оранжевый; 3 – оранжевый (из глубоководных районов); 4 – белый; 5 – лилово-оранжевый; 6 – бело-лилово-оранжевый; 7 – бело-оранжевый; 8 – бело-лиловый



Рис. 6. Нетипичные фенотипы окраски раковин гребешка: 1 – бело-оранжевый фенотип с оттенками зеленого; 2 – лилово-оранжевый фенотип с окраской в виде пятен; 3 – бело-оранжевый фенотип с сегментированной окраской

Фенотипы окраски раковины исландского гребешка описаны только автором (Золотарев, 2013б). В литературе имеются сведения о различных фенотипах окраски раковины у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (Шурова, Золотарев, 1984, 1990) и макомы *Macoma balthica* (Булатов, 1984; Cain, 1988). Особенности окраски раковины этих моллюсков оцениваются как маркеры различных популяций.

Значительное количество фенотипов окраски исландского гребешка свидетельствует о широкой изменчивости вида, что позволяет некоторым исследователям (Waller, 1991) предполагать, что исландский гребешок является сборным видом, состоящим из нескольких разных видов. По нашим наблюдениям, широкий диапазон изменчивости наблюдается не только в окраске раковины, но и в окраске мантии и скульптуре наружной поверхности раковины. По мнению автора, исландский гребешок, обитающий в Баренцевом и Белом морях, является единым видом, но имеющим широкий диапазон изменчивости по многим параметрам.

Таблица 3

**Глубина отбора проб, объем выборки и частота встречаемости различных фенотипов
исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях**

Глубина лова, м	Объем выбор- ки, экз.	Частота встречаемости фенотипа, %							Среднее число феноти- пов	Ошибка среднего
		бело- лиловый	бело- лилово- оранже- вый	оран- жево- белый	лилово- оранже- вый	белый	лиловый	оранже- вый		
<i>Баренцево море</i>										
100	13	30,8	30,7	15,4	-	23,1	-	-	3,9	1,0
81-87	50	11,5	38,5	19,2	9,6	7,7	-	13,5	5,5	0,4
61-64	50	9,8	32,9	14,8	26,2	4,9	1,6	9,8	6,0	0,3
64-66	57	7,0	45,6	12,3	14,0	5,3	-	15,8	5,3	0,4
91	9	77,8	-	-	-	22,2	-	-	1,8	1,0
50	22	4,5	18,3	18,2	40,9	4,5	9,1	4,5	5,9	0,5
25	30	22,6	3,2	9,7	54,8	-	6,5	3,2	4,6	0,6
10-15	8	-	-	-	33,3	-	-	66,7	1,9	1,1
115	12	66,7	-	-	-	33,3	-	-	1,9	0,9
104-110	50	78,0	2,0	-	-	20,0	-	-	2,2	0,5
64-67	71	78,9	1,4	-	-	19,7	-	-	2,1	0,4
90-102	176	65,2	2,6	4,8	-	22,0	5,4	-	3,8	0,3
83-89	45	68,9	6,7	11,1	-	13,3	-	-	3,2	0,5
64-68	59	49,1	10,2	5,1	-	30,5	5,1	-	4,1	0,4
63-64	58	53,5	13,8	8,6	-	20,7	3,4	-	4,1	0,5
68-69	60	71,7	8,3	11,7	-	8,3	0	-	3,1	0,4
70-72	60	56,6	23,3	11,7	1,7	6,7	0	-	3,9	0,4
74-75	57	68,4	-	8,8	-	19,3	3,5	-	3,1	0,5
69-75	60	63,2	5,0	1,7	1,7	26,7	1,7	-	3,7	0,5
62-64	59	35,6	28,8	27,1	1,7	6,8	0	-	4,2	0,4
74-76	60	70,0	1,7	5,0	-	18,3	3,3	1,7	3,7	0,5
78	56	66,1	1,8	0	-	32,1	-	-	2,3	0,4
75-77	50	64,0	6,0	10,0	-	20,0	-	-	3,3	0,5
72-73	59	62,7	3,4	6,8	-	27,1	-	-	3,1	0,5
76-82	60	66,6	1,7	20,0	-	11,7	-	-	3,0	0,4
80-84	60	68,3	6,7	10,0	-	13,3	1,7	-	3,6	0,5
72-80	125	58,4	4,0	4,8	1,6	29,6	1,6	-	3,9	0,3
81-85	60	71,7	8,3	3,3	-	15,0	1,7	-	3,4	0,5
80-82	66	71,2	1,5	1,5	-	25,8	-	-	2,6	0,4
<i>Белое море</i>										
43-44	33	3,0	21,2	48,5	21,2	-	-	6,1	4,2	0,6
52	130	61,5	1,5	0,8	0	25,4	10,8	-	3,3	0,3
34-39	8	100	-	-	-	-	-	-	1,0	0,9
27	50	80,0	-	-	-	20,0	-	-	1,8	0,4

3.4. Морфометрия раковины

Изучение морфометрических признаков различных организмов широко используется в систематических и других исследованиях, в том числе при изучении двустворчатых моллюсков (Мясников, Згуровский, Темных, 1992; Кафанов, Данилин, Мощенко, 1997, 1999). Их изучение позволяет найти различия между отдельными видами и популяциями, а также понять

изменения, которые происходят в онтогенезе. В то же время подробные сведения по морфометрии раковин для большинства видов моллюсков в литературе отсутствуют и обычно указываются соотношения длины, высоты и толщины (Наумов, Скарлато, Федяков, 1987; Иллюстрированный атлас беспозвоночных..., 2006). Некоторые морфометрические характеристики исландского гребешка Баренцева моря изучены С.Г. Денисенко (1989), Западной Гренландии – С. Педерсеном (Pedersen, 1994).

Подробные сведения по морфометрии раковины гребешка изложены в работе автора (Золотарев, 2010а). К основным морфометрическим параметрам раковины гребешка отнесены высота, длина, толщина, общая длина ушек, длина правого и левого ушек, ширина левого ушка нижней створки и длина лигамента (рис. 7).

Для изучения морфометрических характеристик гребешка и их изменений в онтогенезе были проведены необходимые измерения. В качестве основного параметра выбраны соотношения размера отдельных признаков к высоте раковины, которая измеряется в ходе проведения всех исследований. На основании измерений были построены графики и рассчитаны уравнения зависимости того или иного признака от высоты раковины, а также индекс признака – отношение значения признака к высоте раковины. Для оценки различий морфометрических параметров раковины гребешка в разных районах обитания проведено сравнение полученных данных по критерию Стьюдента (Лакин, 1973).

Длина-высота раковины. У молодого гребешка длина раковины составляет около 85 % высоты. В процессе роста моллюска длина раковины растет более быстрыми темпами, чем высота (рис. 8А). Зависимость длины раковины от ее высоты близка к линейной, но лучше всего описывается степенным уравнением (табл. 4), при этом индекс длины раковины с увеличением высоты значимо увеличивается (табл. 5). Зависимость была сходной во всех районах исследований. Достоверных различий в разных районах не выявлено.

При достижении высоты раковины 120-130 мм высота и длина раковины становятся равными по величине. Такое равенство наблюдалась только в тех районах, где гребешок достигает крупных размеров: в Баренцевом море – на скоплении вблизи м. Святой Нос и Канинской банке, в Белом море – в районе Воронки (Золотарев, 2003).

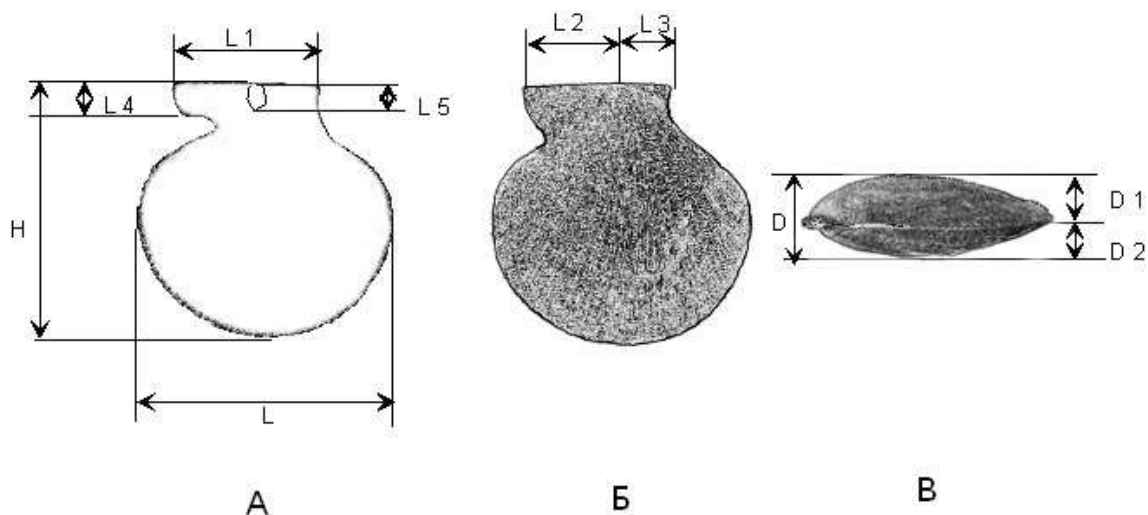


Рис. 7. Схема измерений раковины исландского гребешка: А – нижняя створка; Б – верхняя створка; В – вид сбоку. Н – высота; L – длина; D – толщина; D 1 – толщина верхней створки; D 2 – толщина нижней створки; L 1 – ширина ушка общая; L 2 – ширина правого (переднего ушка); L 3 – ширина левого (заднего) ушка; L 4 – ширина правого ушка нижней створки; L 5 – длина лигамента

Толщина-высота раковины. У молодого гребешка толщина раковины составляет около 25 % высоты. С увеличением высоты раковины относительная толщина раковины растет и у особей крупнее 80 мм составляет 33-35 % высоты раковины (рис. 8Б). Зависимость толщина-высота раковины описывается степенным уравнением (см. табл. 4). Индекс толщины с увеличением высоты раковины слабо увеличивается (см. табл. 5). Различия индекса у моллюсков из разных районов моря отсутствовали.

Таблица 4

Параметры уравнения степенной зависимости ($Y=aN^b$) индексов морфометрических признаков исландского гребешка от высоты раковины

Морфометрический признак (Y)	a	b	Коэффициент корреляции	Численность выборки, экз.	Пределы варьирования индекса, мм	Высота раковины, мм
Длина	$0,686 \pm 0,07$	$1,08 \pm 0,02$	$0,99 \pm 0,03$	1692	4,2-138,5	4,7-150,3
Толщина	$0,19 \pm 0,01$	$1,21 \pm 0,01$	$0,97 \pm 0,07$	1519	1,0-46,7	4,7-150,3
Длина ушек:						
открытая						
часть моря	$0,707 \pm 0,10$	$0,91 \pm 0,06$	$0,99 \pm 0,09$	511	3,2-68,7	4,7-150,3
губа Ура	$0,511 \pm 0,15$	$1,01 \pm 0,02$	$0,97 \pm 0,06$	61	20,2-98,3	41,1-101
Ширина правого ушка						
нижней створки	$0,225 \pm 0,05$	$0,94 \pm 0,01$	$0,99 \pm 0,09$	169	0,9-20,5	4,5-123,2
Длина лигамента	$0,043 \pm 0,009$	$1,1 \pm 0,02$	$0,96 \pm 0,18$	239	0,2-11,5	4,5-133,6

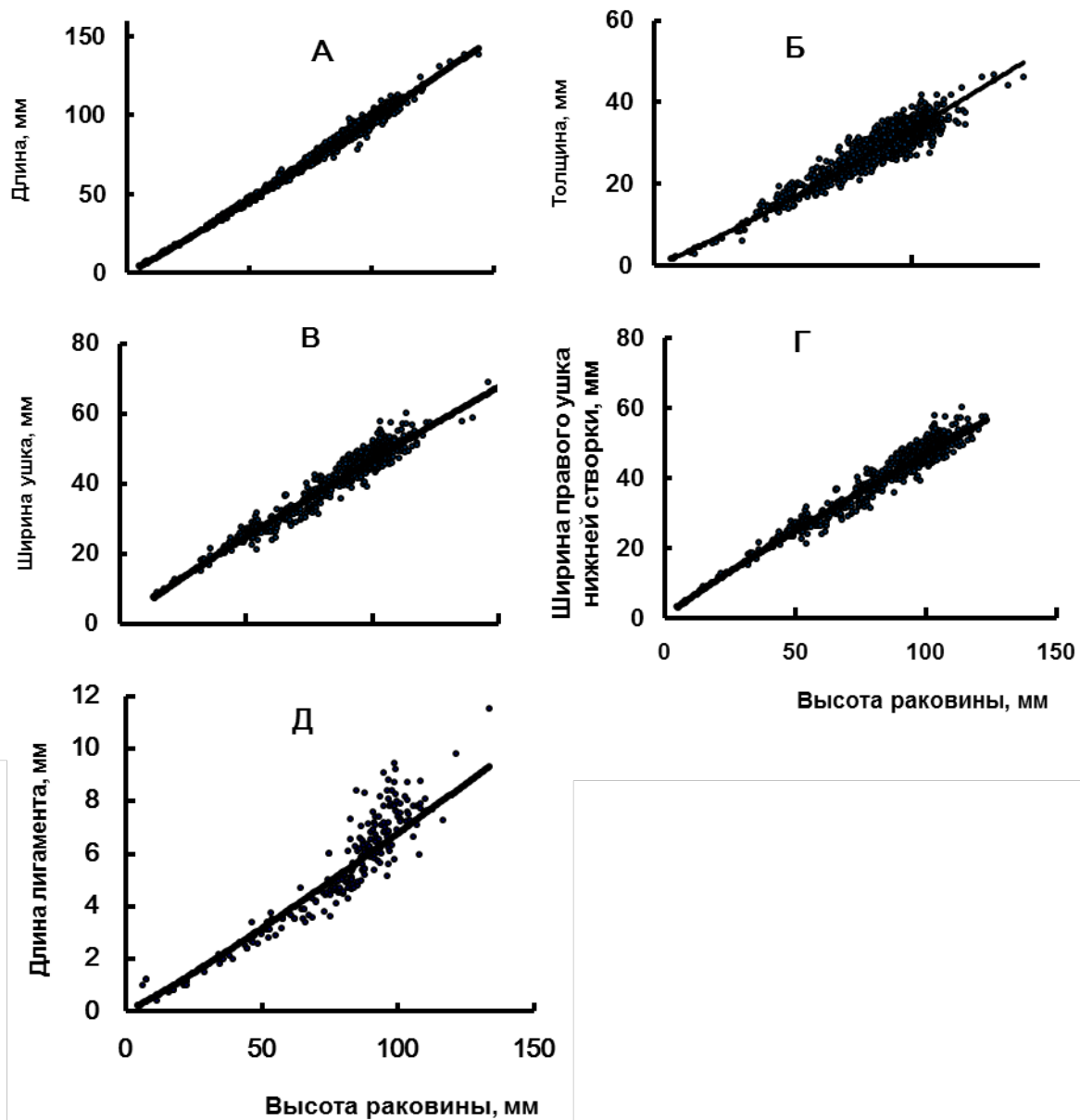


Рис. 8. Графики зависимости основных параметров раковины гребешка от ее высоты:
 А – высота-длина; Б – высота-толщина; В – высота-общая ширина ушек;
 Г – высота-ширина правого ушка нижней створки; Д – высота-длина лигамента

Таблица 5

Параметры уравнения линейной зависимости ($Y=a +bH$) индексов морфометрических признаков исландского гребешка от высоты раковины

Морфометрический признак (Y)	<i>a</i>	<i>b</i>	Коэффициент корреляции	Численность выборки, экз.	Пределы варьирования индекса, мм	Высота раковины, мм
Длина	0,854±0,002	0,0012±0,0001	0,68±0,002	1692	0,78-1,08	4,7-150,3
Толщина	0,29±0,003	0,0004±0,00004	0,28±0,02	1519	0,174-0,412	4,7-150,3
Длина ушек:						
открытая часть моря	0,537±0,005	-0,0007±0,0006	0,47±0,032	511	0,39-0,68	4,7-150,3
губа Ура	0,511±0,0001	0,00001±0,000	0,00003±0,000	61	0,47-0,59	41,1-101
Ширина правого ушка нижней створки	0,198±0,005	-0,003±0,00005	-0,40±0,02	169	0,14-0,29	4,5-123,2
Длина лигамента	0,055±0,00015	0,00015±0,000035	0,26 ±0,01	239	0,035-0,16	4,5-133,6

Отношение толщины верхней створки к толщине нижней на протяжении всей жизни моллюска практически не изменяется. Толщина верхней створки составляет около 57 % от общей толщины раковины, нижней – около 43 %.

Полученные морфометрические характеристики высоты, длины и толщины раковины гребешка и соотношения между ними для Баренцева и Белого морей сходны с таковыми для гребешка из района Западной Гренландии (Pedersen, 1994).

Высота раковины-длина ушек. Общая длина ушек у молодого гребешка составляет около 60 % высоты его раковины. При увеличении высоты раковины длина ушек закономерно возрастает, однако индекс общей длины ушек достоверно уменьшается (см. рис. 8В, табл. 4, 5). У моллюсков крупнее 120 мм он составляет около 0,45.

Уменьшение индекса отмечено для всех исследуемых районов, за исключением гребешка, собранного на мелководье губы Ура. Здесь отношение длины ушек к высоте у всех изученных моллюсков составляло 0,52 в диапазоне размерных групп гребешка от 40 до 110 мм. При этом наблюдалась очень слабо выраженная тенденция к увеличению индекса с увеличением высоты раковины. Причина этого не вполне ясна. Сборы из других мелководных районов Баренцева моря отсутствуют. Вероятно, относительно большая длина ушек у крупных особей гребешка, обитающего в прибрежной зоне, формируется в условиях повышенной динамики вод на небольших глубинах и обеспечивает ему лучшие возможности для передвижения в таких условиях.

В общей длине ушек длина переднего (правого) ушка у мелких моллюсков составляет около 63 %, длина заднего – 37 %. С увеличением высо-

ты раковины относительная длина переднего ушка снижается до 60 %, а заднего увеличивается до 40 %.

Ширина переднего ушка нижней створки-высота раковины. Ширина переднего ушка у гребешков изменяется от 1,5 до 16 мм (рис. 8Г, табл. 6). У молодых гребешков размером менее 25 мм индекс составляет 0,2-0,3, но в процессе роста моллюска он уменьшается до 0,11-0,12 из-за увеличения ширины вырезки для выхода ноги и биссусных нитей (см. табл. 5). Этот морфометрический параметр во всех районах исследований был одинаков, различия недостоверны.

Длина внутреннего лигамента-высота раковины. Длина внутреннего лигамента изменяется от 0,2 до 10 мм. Зависимость параметра от высоты раковины приведена на рис. 8Д и в табл. 4. С увеличением высоты раковины индекс длины внутреннего лигамента возрастает и у крупных моллюсков он больше, чем у мелких (см. табл. 5). Следует заметить, что степенное уравнение недостаточно точно описывает зависимость длины лигамента от высоты раковины, так как у моллюсков крупнее 90 мм темп роста раковины значительно замедляется, в то время как темп роста лигамента не снижается, что хорошо видно на рис. 8Д.

Как видно, большинство рассмотренных выше морфометрических параметров раковины гребешка изменяется по мере роста моллюска, причем относительные значения одних увеличиваются, других – уменьшаются. Наиболее вероятной причиной этого, по мнению автора, является приспособление гребешка к изменению образа жизни в процессе онтогенеза – переход от малоподвижного состояния в первые годы жизни к возможности плавать для взрослых особей, в связи с этим происходит формирование раковины соответствующей формы.

Профиль раковины исландского гребешка напоминает профиль крыла (см. рис. 7В), а при движении моллюска возникает подъемная сила. Форма раковина сходна с таковой дальневосточных гребешков рода *Chlamys*. Как показали экспериментальные исследования движения гребешка Свифта *Ch. swifti* (Даутов, Карпенко, 1983), такой тип раковины позволяет моллюску совершать быстрые и маневренные движения по изобилующему препятствиями каменистому и скальному грунту.

Вероятно, способность к плаванию моллюска развивается постепенно и в наилучшей степени выражена у взрослых особей. Косвенным признаком этого может быть уменьшение удельного веса гребешка (отношение массы к объему) при увеличении высоты раковины, что облегчает плавание в толще воды. Для оценки такого изменения использовали относительный удельный вес моллюска – отношение массы моллюска к относительному объему моллюска, рассчитанному как произведение высоты раковины на ее длину и толщину.

Как оказалось, относительный удельный вес гребешка с увеличением высоты раковины уменьшается (рис. 9), что, по мнению автора, подтверждает выдвинутую гипотезу и указывает на лучшие способности к плаванию крупных моллюсков.

Молодь гребешка ведет скрытый образ жизни (Arsenault, Himmelman, 1998). Особи с высотой раковины менее 70 мм, как правило, прикреплены биссусными нитями к частицам грунта, то есть большую часть жизни практически неподвижны. Более крупные моллюски свободно лежат на грунте. За счет резкого и частого схлопывания створок они могут плавать, преодолевая за один «прыжок» расстояние до 5 м и поднимаясь на высоту до 1 м от дна. Тем не менее исландский гребешок малоподвижен и, по данным подводных наблюдений, относительно редко плавает. Более сильное развитие ушек, играющих роль стабилизационных рулей, мы наблюдали у гребешка из прибрежной зоны. Вероятно, его плавательная активность на мелководье выше, чем в открытой части моря.

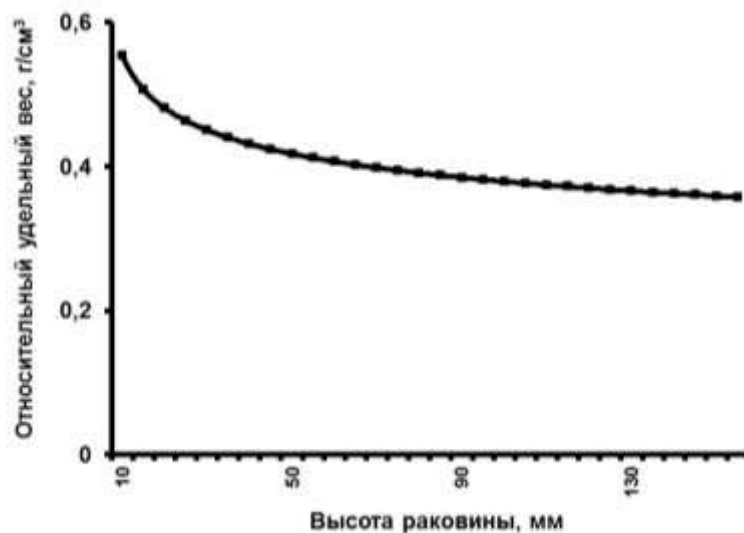


Рис. 9. Зависимость относительного удельного веса гребешка от высоты раковины

Таким образом, изучение морфометрии гребешка позволило лучше понять особенности его биологии и развития в онтогенезе. Установлено, что основные морфометрические параметры раковины исландского гребешка изменяются по мере его роста. Вероятно, неравномерный, аллометрический рост раковины обеспечивает моллюску возможность вести малоподвижный образ в первые годы жизни и для взрослых особей иметь способность плавать в целях концентрации особей во время размножения.

Морфометрические зависимости были аналогичны во всех районах исследований Баренцева и Белого морей. Небольшие различия в соотношениях морфометрических параметров, наблюдаемые в отдельных районах, недостоверны. Предполагается, что изменения основных параметров

раковины гребешка в процессе онтогенеза обусловлены приспособлением гребешка к плаванию. Вероятно, что при длине около 80 мм гребешок более приспособлен к плаванию, чем моллюски меньшего размера. Этим можно объяснить, что большая часть крупных гребешков живет свободно, в то время как мелкие моллюски, как правило, прикреплены к субстрату.

3.5. Изменения основных биологических параметров в онтогенезе

3.5.1. Размерно-массовые соотношения

Исландский гребешок состоит из двустворчатой известковой раковины и мягкого тела, прикрепленного к раковине изнутри. Нормально развиваясь, моллюск непрерывно растет, увеличивается размер его раковины, а также масса мягкого тела и всех органов. Большая часть органов мягкого тела растет прямо пропорционально относительно друг друга (Денисенко, 1989). Исключением являются гонада и мускул, имеющие значительные сезонные изменения массы после достижения гребешком половой зрелости.

Исследования размерно-массовых характеристик исландского гребешка проводились в течение всего периода исследований. Анализ полученных зависимостей позволил изучить основные биологические параметры моллюска и его биологическое состояние. Полученные данные также важны для промысла, так как позволяют оценивать кондиции гребешков и их пригодность для обработки, а также изучать межгодовую изменчивость его основных биологических параметров.

Анализ показал, что размерно-массовые зависимости общей массы гребешка и массы отдельных частей тела от высоты раковины лучше всего описываются степенными уравнениями. Основные параметры уравнений зависимости общей массы тела от высоты раковины для самцов и самок практически одинаковы, показатель степени составляет около 3 (табл. 6).

Таблица 6

Параметры степенных уравнений зависимости массы различных частей тела гребешка (г) от высоты раковины (мм) ($P=aH^b$) и коэффициент корреляции (k)

Часть тела	Самки			Самцы		
	a	b	K	a	b	k
Общая масса	0,0001	3,0666	0,924554	0,0001	3,0235	0,938296
Раковина	0,00003	3,1851	0,922171	0,000006	3,0409	0,966333
Гемолимфа	0,00000008	4,0991	0,59397	0,000003	3,2589	0,652074
Мягкое тело	0,0001	2,7706	0,869713	0,00008	2,901	0,901277
Мускул	0,0001	2,5708	0,787718	0,00006	2,743	0,850353
Гонада	0,000001	3,2884	0,547814	0,0000007	3,48888	0,633246

Установлено, что диапазон варьирования размерно-массовых зависимостей отдельных признаков у исландского гребешка очень широк. Так, общая масса моллюсков одного размера может отличаться в два раза (рис. 10А), что обусловлено индивидуальными особенностями отдельных особей, а также сезонными физиологическими изменениями массы различных органов моллюска. Максимальное зарегистрированное в Баренцевом море значение высоты раковины исландского гребешка составляет 151 мм (Золотарев, 2003) при массе такого моллюска около 500 г.

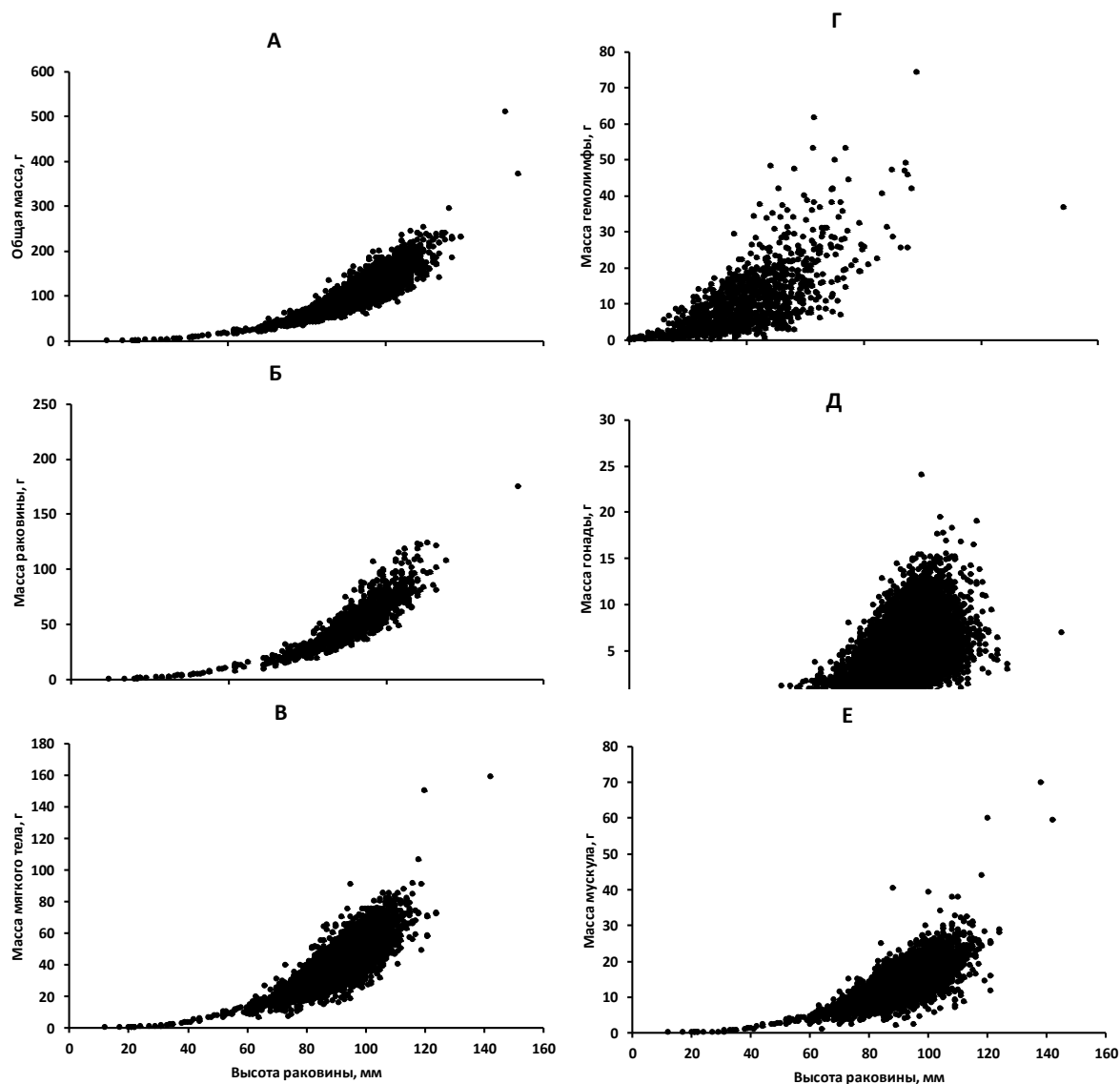


Рис. 10. Размерно-массовые соотношения массы отдельных частей тела гребешка от высоты раковины: А – общей массы; Б – массы раковины; В – массы мягкого тела; Г – массы гемолимфы; Д – массы гонады; Е – массы мускула

Уравнение размерно-массовой зависимости для исландского гребешка обоих полов имеет вид:

$$W = 0,00008 \cdot H^{3,1027}, k=0,92,$$

где W – общая масса моллюска, г;
 H – высота раковины, мм;
 k – корреляционное отношение.

Учитывая широкий диапазон изменчивости и нормальное распределение в соотношении высота раковины-общая масса тела, для оценки всех возможных вариантов варьирования признака автор рассчитал размерно-массовые соотношения для медианы, минимального и максимального значений:

$$\begin{aligned} W_{\text{мед.}} &= 0,0002 \cdot H^{2,9334}, k=0,99; \\ W_{\text{мин.}} &= 0,00005 \cdot H^{2,6148}; \\ W_{\text{макс.}} &= 0,00006 \cdot H^{3,2575}. \end{aligned}$$

Диапазон изменчивости зависимости массы раковины от ее высоты значительно меньше, чем от общей массы моллюска, что обусловлено отсутствием сезонных изменений в массе раковины (рис. 10Б). Тем не менее, ее величина также значительно варьирует вследствие индивидуальных морфометрических особенностей отдельных моллюсков – различным соотношением высоты и ширины раковины, толщины раковины и т.д. (Золотарев, 2010). При этом повышенная масса раковины отдельных моллюсков отмечена у гребешков без признаков поражения раковины симбионтами. Как известно, поражение раковин гребешка перфораторами (в основном губкой *Cliona vastifica*) приводит к значительному увеличению их массы, что наблюдалось в районе архипелага Семь Островов в конце 1980-х годов (Денисенко, 1989). В период проведения наших исследований доля моллюсков с утолщением раковины из-за перфорирования их сверлящими губками в большинстве исследованных районов была незначительной. Максимальная масса раковины у наиболее крупного моллюска достигала 250 г.

Диапазон зависимости массы мягкого тела от высоты раковины также был довольно широким и сходен с таковым для общей массы моллюска (рис. 10В). Масса мягкого тела зрелых гребешков имеет сезонные колебания, обусловленные физиологическими изменениями, связанными с нерестом. У моллюсков с признаками инфекционной болезни масса мягкого тела существенно уменьшается. Максимальная масса мягкого тела достигала 159 г у моллюска с высотой раковины 142 мм.

Зависимость массы гемолимфы от высоты раковины также изменяется в значительном диапазоне (рис. 10Г). Можно предположить, что масса гемолимфы имеет сезонную изменчивость, связанную с физиологическим

состоянием моллюска, на что указывает широкий диапазон ее изменчивости у одноразмерных моллюсков. Вероятно, что в период нереста, после вымета половых продуктов, масса гемолимфы увеличивается относительно быстро, в то время как масса гонады уменьшается в объеме постепенно, примерно в течение месяца.

Из всех органов гребешка наибольший диапазон изменчивости массы от высоты раковины имеет гонада (рис. 10Д). Рост гонад в течение жизни гребешка весьма неравномерен. По наблюдениям, выполненным на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря, у всех моллюсков с высотой раковины менее 50 мм гонада очень маленькая, белого цвета, а ее масса не превышает 0,5 г. Визуально различить пол моллюска невозможно, так как у самок и самцов гонады окрашены практически одинаково. У особей размером крупнее 50 мм наблюдается формирование признаков, характерных для взрослых особей: гонады самок начинают приобретать оранжевую окраску, интенсивность которой возрастает с увеличением высоты раковины; у самцов она остается белой.

По данным биологических анализов, слабое оранжевое окрашивание гонады наблюдается у 25 % самок с высотой раковины 50-59 мм, а у особей размером 60-69 мм – увеличивается до 80 %. Окраска гонад довольно бледная и лишь у особей крупнее 70 мм она становится яркой, сходной с таковой у взрослых самок. Таким образом, можно считать, что в прибрежной зоне Баренцева моря половой зрелости самки достигают при высоте раковины 65-70 мм и более. Возраст таких моллюсков составляет около 8 лет. После достижения зрелости темп роста моллюсков снижается, так как значительная часть пластических веществ используется для выработки половых продуктов, выметываемых в толщу воды, где происходит оплодотворение.

У зрелых самок гонада имеет характерный ярко-оранжевый цвет, а ее масса начинает меняться в зависимости от сезона года – в преднерестовый период она достигает наибольших величин, а после нереста постепенно снижается. По мере роста моллюска абсолютная масса гонады увеличивается. Максимальная масса гонады у самок, зарегистрированная в наших исследованиях, достигала 21,8 г у особи размером 98 мм. Масса гонад самок с высотой раковины более 100 мм в преднерестовый период обычно превышает 15 г.

У самцов в течение жизни наблюдаются аналогичные изменения: заметное увеличение массы гонад отмечается при высоте раковины 63 мм. Вероятно, именно особи такого размера начинают созреть, а самцы крупнее 70 мм практически все являются зрелыми. Максимальная масса гонады самцов во время наших исследований достигала 24 г у моллюска с

высотой раковины 96 мм. Масса гонад самцов с высотой раковины более 100 мм в преднерестовый период обычно превышает 10 г.

У наиболее крупных особей (гребешков с высотой раковины более 130 мм) гонада, вероятно, перестает функционировать как половая железа. Ее масса значительно меньше, чем у моллюсков меньшего размера и не превышает 5 г. Гонада приобретает светло-коричневый цвет, вследствие чего визуально определить пол таких особей невозможно. По нашему мнению, такое состояние характерно для старых моллюсков, утративших способность к размножению. Таким образом, наиболее крупные особи, скорее всего, не принимают участие в нересте.

В скоплениях гребешка, располагающихся в мелководной зоне Баренцева моря севернее 69° с.ш., а также в Бассейне Белого моря, размеры моллюсков значительно меньше, чем в прибрежных поселениях (Золотарев, 2010в). Очевидно, что процесс полового созревания у них начинается при меньших размерах раковины. Судя по кривой роста, гребешок в северных районах Баренцева моря созревает при высоте раковины 50 мм, в районе Бассейна Белого моря – около 40 мм. Возраст моллюсков в обоих случаях составляет около 8 лет. Можно предполагать, что определяющим фактором для созревания исландского гребешка является его возраст, а не размеры тела.

Мускул гребешка растет в течение всей жизни моллюска. Диапазон изменчивости зависимости массы мускула от высоты раковины моллюска у зрелых особей (с высотой раковины более 70 мм) заметно больше, чем у особей меньшего размера, вследствие того, что весной часть пластических веществ мускула у них используется для быстрого созревания гонады (рис. 10Е). К лету масса мускула восстанавливается и происходит ее дальнейшее увеличение. У гребешков наиболее крупного размера, даже в случае дегенерации гонады, масса мускула продолжает увеличиваться, возможно, даже в большем темпе, чем у особей меньшего размера вследствие отсутствия у моллюска затрат на генеративный обмен. Наибольшая масса мускула, отмеченная в период наших исследований, достигала 80 г у самого крупного найденного моллюска с высотой раковины 151 мм.

Состояние зрелости гонад гребешка принято оценивать с помощью гонадного индекса (ГИ – отношение массы гонады к массе мягкого тела, выраженное в процентах). При значении индекса более 20 гонада находится в преднерестовом состоянии (Исследования исландского гребешка..., 1995). После нереста индекс заметно снижается.

Зависимость ГИ от высоты раковины у самок и самцов приведена на рис. 11, из которого видно, что выраженный тренд изменений ГИ от высоты раковины отсутствует.

Очевидно, что сезонные физиологические изменения в гонадах у моллюсков разного размера происходят довольно синхронно. У самцов значения индексов более 20 начинают отмечаться у особей с высотой раковины около 63 мм, у самок – около 75 мм. У более крупных особей он варьирует в широком диапазоне вследствие сезонных физиологических изменений. Среди особей с максимальным значением гонадного индекса (более 25) преобладают самки с высотой раковины 80-110 мм.

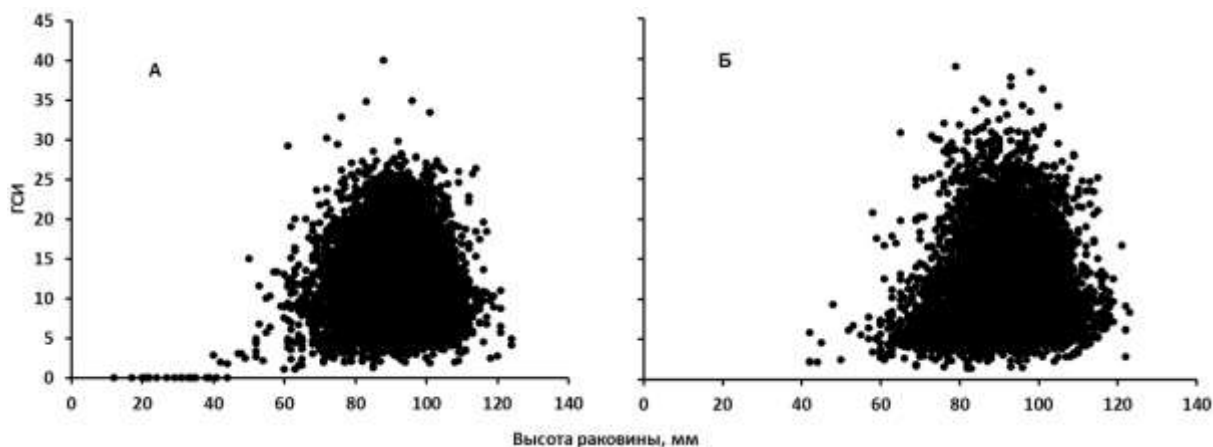


Рис. 11. Зависимость гонадного индекса от высоты раковины гребешка у самцов (А) и самок (Б)

3.5.2. Соотношение массы и индексов массы отдельных органов с общей массой тела

Масса отдельных органов гребешка с увеличением общей массы его тела, как правило, увеличивается прямо пропорционально (Денисенко, 1989). Исключением является гонада, масса которой у зрелых особей увеличивается значительно в большей степени, чем других органов.

По нашим данным были рассчитаны уравнения зависимости массы отдельных органов и общей массы тела моллюска (табл. 7, рис. 12). Расчеты показывают, что для большинства органов тела гребешка эта зависимость лучше всего описывается линейными уравнениями. Долю массы отдельных органов в общей массе тела моллюска мы назвали индексом массы соответствующего органа. Изучение изменений массы отдельных органов и их индекса массы от общей массы тела гребешка в течение его жизни и в разные сезоны года позволяет оценить важные физиологические аспекты моллюска – подготовку к нересту, период нереста и посленерестовое состояние.

Основные параметры линейных уравнений зависимости массы различных частей тела гребешка (г) от общей массы моллюска ($P_i = a P_{общ.}$) и их средняя доля в общей массе (D), %

Часть тела	Самки			Самцы		
	a	k	D	a	k	D
Раковина	0,5201	0,9057	$\frac{51,9 \pm 0,35}{31,8-76,8}$	0,5214	0,9014	$\frac{52,8 \pm 0,35}{31,9-76,8}$
Мягкое тело	0,3836	0,881	$\frac{39,6 \pm 0,54}{16,2-63,6}$	0,3902	0,8922	$\frac{40,1 \pm 0,11}{17,1-64,2}$
Гемолимфа	0,1145	0,6587	$\frac{8,5 \pm 0,74}{2,5-37,4}$	0,1125	0,6817	$\frac{7,1 \pm 0,54}{2,6-37,4}$
Мускул	0,1298	0,7466	$\frac{13,6 \pm 0,06}{2,5-26,3}$	0,1312	0,7584	$\frac{13,8 \pm 0,07}{4,1-25,0}$
Гонада	0,0441	0,424	$\frac{4,5 \pm 0,05}{0,4-17,6}$	0,0497	0,484	$\frac{5,1 \pm 0,05}{0,4-17,2}$

Примечание. k – коэффициент корреляции; D – над чертой – средняя доля органа в общей массе моллюска \pm доверительный интервал, %; под чертой – минимальные и максимальные значения массы органа в общей массе моллюска, %.

Оказалось, что соотношение массы отдельных органов исландского гребешка и индексов их массы имеет весьма широкий диапазон варьирования, как и его размерно-массовые характеристики. Различия у самцов и самок, как правило, незначимы.

Раковина. Максимальная масса раковины достигает 160 г. Средний индекс массы раковины составляет около 52 % при варьировании от 32 до 77 %. В течение жизни моллюсков индекс остается примерно на одном уровне (рис. 13А). У гребешков с признаками инфекционной болезни индекс массы раковины существенно больше вследствие значительного снижения массы мягкого тела из-за дистрофии.

Мягкое тело. Индекс массы мягкого тела варьировал в очень широком диапазоне – от 16 до 64 %, что, вероятно, обусловлено как индивидуальной изменчивостью признака у различных особей, так и сезонным физиологическим состоянием отдельных органов (см. рис. 12Б, 13В). Среднее значение этого индекса у самцов и самок составляло около 40 %. При инфекционном заболевании гребешка значения индекса массы мягкого тела не превышают 20 %, что обусловлено истощенностью моллюска и является одним из признаков болезни.

Гемолимфа. Зависимость массы гемолимфы от общей массы гребешка имеет очень широкий диапазон изменчивости (см. рис. 12В). Индекс массы гемолимфы моллюска варьировал от 5 до 35 % и имел тенденцию к увеличению с возрастанием массы моллюска (рис. 13В), однако коэффициент корреляции низкий вследствие очень широкого диапазона варьирования. Гемолимфа играет особую роль в жизни моллюска. По-видимому, ее

масса может достаточно быстро увеличиваться после нереста, компенсируя потерю массы мягкого тела.

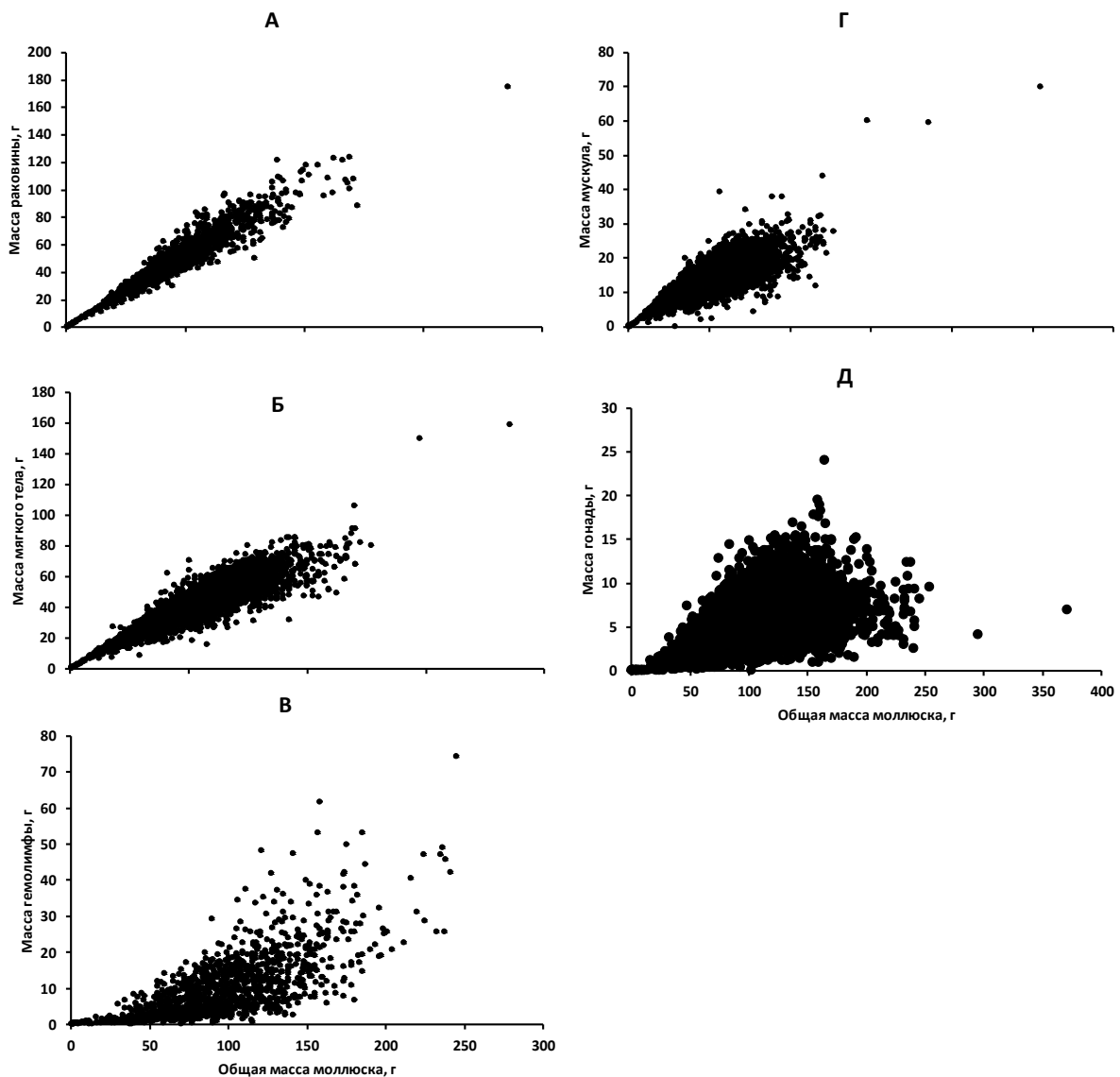


Рис. 12. Зависимость массы отдельных органов гребешка от его общей массы: А – масса раковины; Б – масса мягкого тела; В – масса гемолимфы; Г – масса мускула; Д – масса гонады

Мускул. Масса мускула с возрастанием общей массы моллюска закономерно увеличивается (см. рис. 12Г), однако индекс массы мускула – мускульный индекс (МИ) – имеет тенденцию к снижению (рис. 13Г). При этом наблюдаются сезонные изменения массы мускула у зрелых особей. С начала марта до конца мая наблюдается снижение массы мускула. В

июне-июле происходит ее постепенное восстановление, а в сентябре-октябре масса мускула достигает максимальных значений.

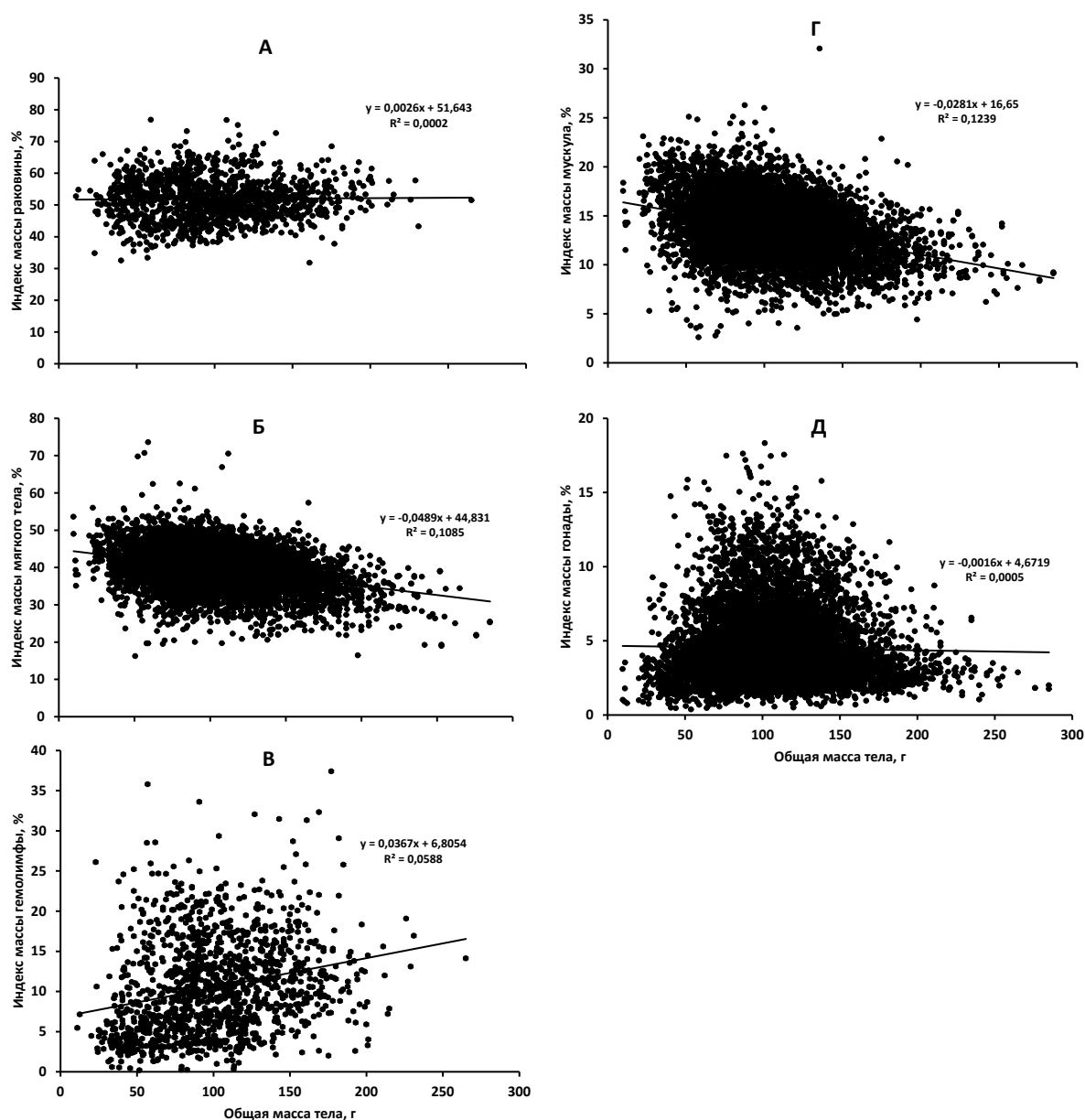


Рис. 13. Индексы массы отдельных органов гребешка и его общей массы: А – масса раковины; Б – масса мягкого тела; В – масса гемолимфы; Г – масса мускула; Д – масса гонады

Гонада. Индекс массы гонады – гонадный индекс (ГИ) – имеет наибольший диапазон изменчивости, так как при наступлении периода половой зрелости моллюска масса гонады значительно увеличивается (см. рис. 12Д) и претерпевает сезонные изменения. Максимальные значения индекса массы гонады наблюдаются у моллюсков массой от 80 до 150 г, а затем они заметно снижаются (см. рис. 13Д).

Сезонные изменения индексов массы гонады и мускула имеют важное значение в жизни гребешка.

3.6. Сезонные изменения гонадного и мускульного индексов

Сезонные изменения в гонаде и мускуле гребешка обусловлены физиологическими процессами, необходимыми для размножения моллюска – созреванием половых клеток, их выметом во время нереста и последующим восстановлением после нереста. Наиболее заметные изменения происходят в состоянии гонады. По данным гистологических исследований, при созревании диаметр овоцитов в гонадах самок увеличивается с 30-50 мкм в период покоя до 50-70 мкм в преднерестовом состоянии (Оганесян, Григорьев, Близниченко, 1992). Соответственно, масса гонады от осени к весне возрастает в два-три раза. Сезонные изменения происходят и у самцов, при этом масса их гонады также увеличивается от осени к весне в два-три раза. Масса мускула также имеет сезонные изменения, обусловленные тем, что мускул используется моллюском как источник пластических веществ для созревания половых продуктов (Денисенко, 1989).

По данным гистологических исследований, нерест гребешка в Баренцевом море начинается в марте-апреле и продолжается около 3 мес. (Оганесян, Григорьев, Близниченко, 1992; Исследования исландского гребешка..., 1995). Нерест порционный, поэтому ГИ меняется постепенно. Окончание нереста обычно наблюдается в июле. Личинка пелагическая. Длительность нахождения ее в пелагиали составляет около 2 мес. (Денисенко, 1989). Наблюдения за нерестом и численностью личинок гребешка в водах Баренцева моря практически отсутствуют. Оседание личинок на дно также изучено довольно слабо. Известно, что личинки для оседания предпочитают нитчатые субстраты или гидроиды (Ржавский, Буяновский, Бригаев, 2010).

Для изучения физиологического состояния гонад и готовности гребешков к размножению обычно используют гистологические методы или анализируют изменения гонадного индекса – весовой доли массы гонады в общей массе мягкого тела (Scallops: biology, ecology..., 2006). В ПИНРО использовались оба этих метода, однако основным являлся метод изучения динамики изменений ГИ в качестве наиболее простого для анализа состояния гонад в полевых условиях.

Проведенный автором анализ обширного биологического материала (более 30 тыс. экз.), собранного в экспедициях ПИНРО, показал, что значения ГИ и МИ у гребешков разных размерных групп довольно сходны. Сезонные изменения массы гонады и мускула у моллюсков разного размера в пределах одного скопления происходят достаточно однообразно и

синхронно (Приложение, табл. 1-10). Соответственно, для характеристики биологического состояния гребешка нет необходимости проводить расчеты индексов для разных размерных групп. Вполне корректно проводить расчеты ГИ и МИ для зрелых самцов и самок (особей крупнее 70 мм) всех размерных групп в целом. Полученные результаты достаточно хорошо характеризуют сезонное физиологическое состояние всего поселения и являются наглядными и удобными для анализа.

3.6.1. Годовой цикл изменений гонадного индекса

Сезонные изменения гонад наиболее подробно изучены у гребешков, обитающих на Святоносском поселении Баренцева моря, так как на этом скоплении осуществлялся практически круглогодичный промысел с 1996 по 2003 г. В последующие годы добыча моллюска проводилась в короткие сроки, в основном в августе-сентябре и наблюдения осуществлялись только в этот период. Описанные ниже закономерности сезонных изменений ГИ касаются в первую очередь гребешков Святоносского поселения. На других поселениях физиологическое состояние моллюсков может несколько отличаться, что обусловлено разным температурным режимом вод.

Анализ полученных данных показывает, что величина ГИ у исландского гребешка в течение года изменяется в широком диапазоне. Наибольшие значения индекса наблюдаются в весенне-летний период. Наименьшие значения ГИ у самок наблюдались в период с августа по ноябрь, у самцов – только в сентябре. Кроме того, в течение всего года значения ГИ самцов были, как правило, больше, чем у самок. В разные годы величина индекса также может изменяться.

Среднегодовой цикл изменений ГИ самок за весь период исследований представлен на рис. 14А. Как видно, минимальные значения индекса не превышали 5, причем моллюски с таким ГИ встречались в течение всего года (табл. 8). Медианные значения индекса варьировали от 7 до 15.

Наименьшие величины медианного значения ГИ у самок наблюдались с сентября по ноябрь. В декабре отмечалось его увеличение, а наибольший уровень средних значений индекса отмечен в апреле-мае. Снижение медианных значений начинается в июне. Величина максимальных значений индекса имела гораздо больший диапазон изменчивости, чем средние значения ГСИ – от 13 до 36. Наименьшие значения максимума наблюдаются в сентябре-ноябре – от 13,6 до 14,3. В декабре происходит увеличение значений индексов, а с февраля по август их величина превышает 20.

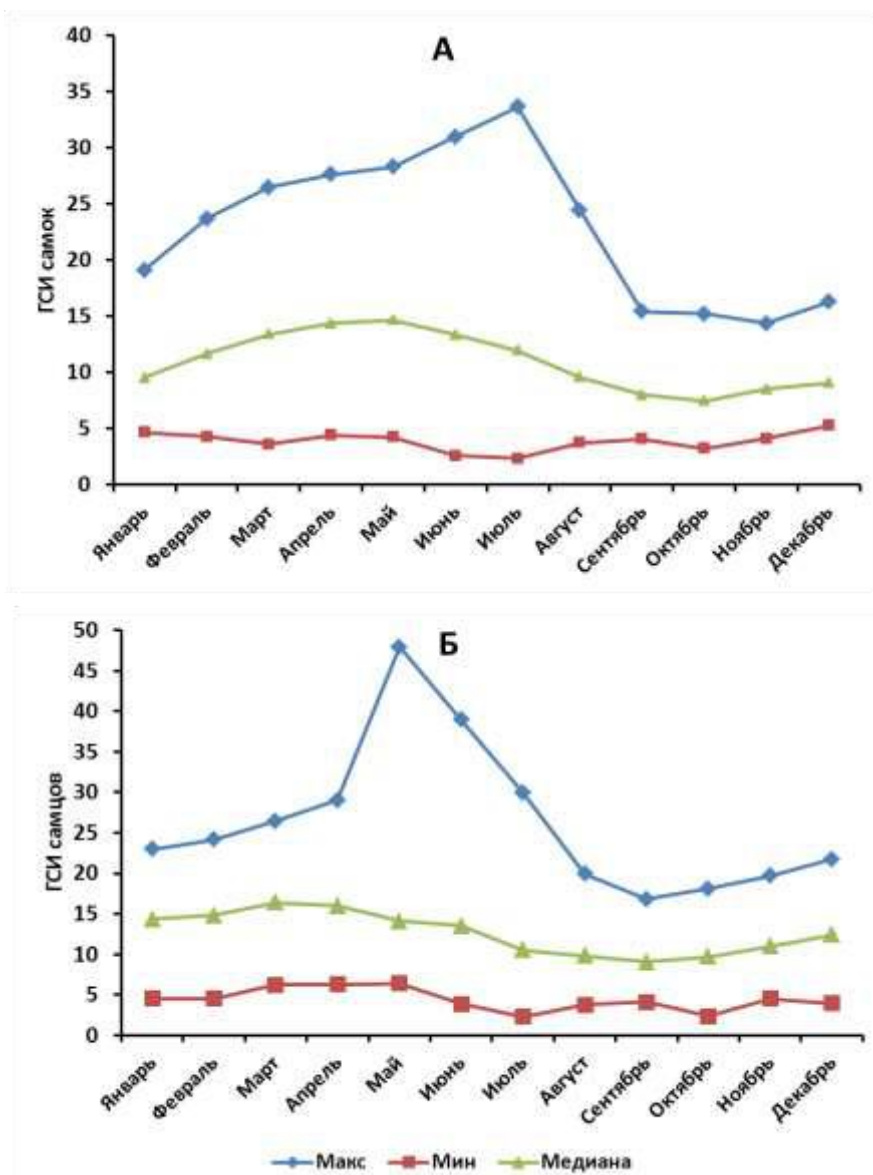


Рис. 14. Сезонные изменения максимальных, минимальных и медианных среднегодовых значений ГИ самок (А) и самцов (Б) исландского гребешка на Святоносском поселении в 1996-2013 гг.

Высокие значения ГИ у самок (более 15) свидетельствуют о преднерестовом состоянии моллюска (Оганесян, Григорьев, Близниченко, 1992). В то же время готовность к нересту у разных особей возникает не одновременно. Оценка доли моллюсков в поселении, имеющих ГИ более 15, позволяет определить степень готовности гребешка к нересту. В период подготовки гонад к созреванию в сентябре-октябре самки с таким значением индекса практически отсутствуют. С февраля их доля резко возрастает и в мае у половины всех самок в поселении ГИ превышает 15 (рис. 15). В июне-июле она постепенно снижается, а в августе происходит резкое падение.

Годовые изменения доли особей с индексом более 15, среднемесячные и максимальные значения ГИ у самок довольно тесно связаны, коэффициент корреляции между этими величинами составляет 0,84 и 0,93 соответственно.

Таблица 8

Сезонные изменения значений ГИ самок гребешка на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1995	-	-	<u>15,4±2,0</u> 2,4-30,6	<u>14,3±2,7</u> 6,4-26,0	-	-	<u>8,8±0,3</u> 1,5-27,3	<u>8,2±0,5</u> 3,9-25,6	-	-	<u>8,7±0,3</u> 3,9-15,2	-
1996	-	<u>11,1±0,6</u> 3,4-23,1	<u>12,7±0,6</u> 2,6-29,0	<u>15,3±0,7</u> 7,1-28,2	-	-	<u>9,1±0,5</u> 2,0-36,5	<u>8,2±0,4</u> 3,3-25,6	-	-	-	-
1997	<u>10,5±0,4</u> 4,5-18,1	<u>12,5±0,5</u> 3,1-23,2	<u>12,9±0,8</u> 3,5-24,3	<u>14,3±0,5</u> 2,8-29,1	-	-	<u>15,3±0,5</u> 1,8-35,3	<u>8,4±0,3</u> 2,7-28,0	<u>7,0±0,2</u> 3,7-11,9	<u>6,9±0,4</u> 5,4-10,8	<u>5,8±0,5</u> 3,1-9,4	<u>8,6±0,5</u> 5,3-13,3
1998	<u>8,8±0,5</u> 4,2-16,5	<u>9,6±0,8</u> 3,1-18,1	-	<u>13,3±1,1</u> 4,3-23,6	-	-	<u>14,8±0,6</u> 1,8-39,0	<u>11,8±0,7</u> 2,2-27,6	<u>8,4±0,3</u> 3,4-22,4	<u>7,7±0,3</u> 1,5-21,5	<u>7,7±0,3</u> 3,7-13,3	<u>7,7±0,3</u> 4,7-11,4
1999	<u>8,5±0,4</u> 4,8-13,8	<u>7,9±0,3</u> 3,1-22,8	<u>9,9±0,3</u> 2,2-24,5	<u>12,1±0,3</u> 1,6-23,5	<u>16,2±0,9</u> 4,5-29,6	-	<u>9,9±0,5</u> 1,8-28,1	<u>6,4±0,2</u> 2,3-13,9	<u>6,8±0,3</u> 2,1-14,8	<u>6,6±0,3</u> 2,0-12,2	<u>9,8±0,7</u> 5,8-13,3	-
2000	<u>10,4±1,7</u> 5,1-28,0	<u>12,7±1,9</u> 4,7-23,4	<u>15,5±2,8</u> 7,8-24,2	<u>17,1±1,7</u> 7,8-26,2	-	-	<u>9,8±0,4</u> 1,4-38,3	<u>7,7±0,4</u> 2,8-23,2	-	-	<u>9,0±0,9</u> 3,3-15,2	<u>10,0±1,0</u> 4,5-24,2
2001	-	<u>13,5±0,7</u> 5,1-28,1	<u>12,9±0,7</u> 4,0-24,5	<u>15,5±0,5</u> 1,6-40,0	-	-	<u>11,1±0,8</u> 4,4-36,2	<u>8,4±0,3</u> 4,2-17,3	<u>7,5±0,3</u> 4,4-14,5	<u>8,8±0,4</u> 2,8-29,0	<u>8,7±0,7</u> 3,3-18,8	-
2002	-	<u>14,1±1,4</u> 7,4-27,2	<u>14,4±0,5</u> 2,8-28,1	<u>14,1±1,6</u> 4,7-27,5	<u>13,0±0,4</u> 4,0-27,0	<u>13,3±1,0</u> 2,6-25,5	<u>16,7±1,9</u> 4,0-28,4	-	-	<u>8,2±0,4</u> 4,4-13,5	-	-
2003	-	-	-	<u>13,2±1,4</u> 3,3-24,4	-	-	-	-	-	<u>9,4±0,7</u> 3,8-13,2	<u>10,0±0,5</u> 5,8-15,2	<u>9,9±0,5</u> 6,6-16,2
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>8,5±1,4</u> 4,4-27,1	<u>7,2±0,5</u> 3,7-10,7	-	-
2006	-	-	-	-	-	-	-	<u>13,1±1,9</u> 3,1-36,9	<u>6,9±0,6</u> 3,7-12,1	-	-	-
2007	-	-	-	-	-	-	-	<u>8,9±0,9</u> 4,5-15,0	<u>7,8±0,5</u> 3,4-11,8	<u>4,9±1,3</u> 2,1-10,2	-	-
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>8,0±0,9</u> 3,7-12,7	<u>7,6±1,1</u> 3,4-15,7	-	-
2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	-	-	-	-	-	-	-	<u>12,2±1,7</u> 5,9-26,0	<u>9,6±0,7</u> 6,0-13,4	-	-	-
2012	-	-	<u>14,9±1,4</u> 3,1-26,4	-	-	-	-	<u>8,3±0,9</u> 3,4-15,4	-	-	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 9 над чертой – средняя ± доверительный интервал при уровне значимости 0,05, под чертой – минимальные и максимальные значения, прочерк – нет наблюдений.

Годовой цикл физиологических изменений гонад у самцов был сходен с таковым у самок, но имел некоторые особенности (табл. 9). Моллюски, имеющие минимальное значение ГИ, также встречались в течение всего года (см. рис. 14Б).

Медианные значения среднего индекса изменялись в несколько больших пределах, чем у самок – от 9 до 16,4. Наибольшие медианные значения ГИ наблюдались с января по июнь, наименьшие – с августа по октябрь. Максимальные значения ГИ превышали 20 с декабря по июль. Самые высокие значения ГИ у самцов (до 33) наблюдались в мае.

Наибольшая доля самцов, имевших гонадный индекс более 15 (более 60 % в выборке), отмечалась в марте, а с февраля по май она превышала 50 %. В сентябре их доля была самой низкой – лишь 3,5 % самцов имели ГИ более 15. Наибольшая корреляционная зависимость годовых изменений наблюдалась между долей особей с индексом более 15 и среднемесячными значениями индекса. Коэффициент корреляции между ними достигал 0,96. В то же время корреляционная связь между годовыми изменениями доли самцов с ГИ более 15 и максимальными значениями индекса была значительно меньшей, а коэффициент корреляции между их значениями составлял лишь 0,57.

Таблица 9

Сезонные изменения значений ГИ самцов гребешка на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1995	-		<u>17,0±1,6</u> 7,3-25,6	<u>19,8±2,0</u> 16,2-25,3	-	-	<u>9,7±0,3</u> 3,1-40,0	<u>9,5±0,4</u> 3,5-16,0	-	-	<u>12,0±0,5</u> 2,4-21,1	-
1996	-	<u>12,5±0,7</u> 2,7-23,2	<u>15,0±0,6</u> 2,8-23,3	<u>16,7±0,8</u> 6,7-25,8	-	-	<u>9,5±0,3</u> 1,9-25,3	<u>7,5±0,6</u> 3,6-16,2	-	-	-	-
1997	<u>16,3±0,6</u> 1,6-26,7	<u>17,7±0,6</u> 2,7-28,0	<u>19,3±0,7</u> 8,1-25,6	<u>16,8±0,5</u> 4,5-34,9	-	-	<u>12,4±0,3</u> 1,9-26,8	<u>8,3±0,3</u> 2,7-23,3	<u>8,7±0,3</u> 3,6-17,6	-	<u>9,1±1,1</u> 4,5-16,1	<u>12,8±0,9</u> 3,9-20,9
1998	<u>14,3±0,9</u> 3,1-24,9	<u>13,4±1,0</u> 1,3-21,8		<u>16,3±1,1</u> 9,0-26,2	-	-	<u>12,7±0,4</u> 2,4-39,4	<u>9,7±0,5</u> 2,9-25,9	<u>7,5±0,4</u> 2,5-15,4	<u>9,3±0,4</u> 3,6-16,9	<u>9,1±0,5</u> 5,5-16,7	<u>12,1±0,7</u> 4,1-20,0
1999	<u>11,4±0,7</u> 6,0-17,3	<u>10,9±0,4</u> 2,4-18,4	<u>13,5±1,1</u> 3,5-21,2	<u>13,0±0,2</u> 1,1-24,0	<u>15,3±0,7</u> 8,2-22,4	-	<u>10,3±0,4</u> 1,8-25,1	<u>8,0±0,2</u> 2,5-20,0	<u>8,3±0,4</u> 2,4-16,4	<u>9,3±0,6</u> 2,4-22,7	<u>12,3±1,0</u> 7,0-18,2	-
2000	<u>15,4±1,1</u> 7,4-23,0	<u>17,1±1,6</u> 8,6-27,5	<u>19,9±2,1</u> 9,9-29,0	<u>17,9±1,6</u> 9,5-27,5	-	-	<u>9,7±0,3</u> 2,0-34,8	<u>8,0±0,4</u> 1,9-19,1	-	-	<u>11,9±1,2</u> 5,9-19,8	-
2001	-	<u>15,5±0,6</u> 2,4-27,5	<u>15,1±0,5</u> 5,2-24,9	<u>14,9±0,4</u> 1,6-27,5	-	-	<u>10,1±0,5</u> 2,6-26,6	<u>9,0±0,3</u> 2,9-19,1	<u>8,3±0,4</u> 3,7-12,7	<u>11,2±0,5</u> 0,8-21,2	<u>11,9±0,9</u> 2,6-24,5	-
2002	-	<u>16,3±0,9</u> 6,2-22,7	<u>16,5±0,5</u> 1,8-35,6	<u>15,6±0,8</u> 1,4-25,4	<u>13,0±0,4</u> 4,6-33,5	<u>13,5±0,9</u> 3,9-28,0	<u>9,9±2,3</u> 2,9-20,8	-	-	<u>10,5±0,7</u> 3,6-17,7	-	-
2003	-	-	-	<u>12,8±0,9</u> 6,5-23,0	-	-	-	-	-	<u>11,7±1,6</u> 3,9-19,3	<u>10,5±0,9</u> 3,8-21,3	<u>12,3±1,1</u> 3,9-24,3
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>8,7±1,1</u> 4,2-14,3	<u>9,9±1,0</u> 0,5-16,3	-	-
2006	-	-	-	-	-	-	-	<u>10,7±1,0</u> 4,8-22,9	<u>8,1±0,9</u> 4,1-15,1	-	-	-
2007	-	-	-	-	-	-	-	<u>10,6±1,3</u> 4,7-18,7	<u>10,1±0,7</u> 4,4-15,7	<u>6,2±1,4</u> 1,7-12,7	-	-
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>8,0±0,9</u> 3,7-12,7	-	-	-
2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	-	-	-	-	-	-	-	<u>12,8±1,2</u> 6,0-18,8	<u>11,6±1,4</u> 6,3-18,4	-	-	-
2012	-	-	<u>14,9±1,2</u> 4,8-22,6	-	-	-	-	<u>10,8±1,5</u> 2,1-21,6	-	-	-	-

Сезонный ход изменений гонадных индексов у самок и самцов несколько различался. Восстановительный период после нереста, когда значения ГИ моллюсков минимальны, у самцов значительно короче, чем у самок, и длится около месяца. Масса гонады самцов начинает увеличиваться

уже в сентябре, но в октябре ее рост приостанавливается (Исследования исландского гребешка..., 1995). Величина средних значений ГИ у самцов с октября по декабрь также остается практически на одном уровне, а доля особей с индексом более 15 в этот период превышает 10 %, у самок наблюдаются минимальные значения индекса, а особи с высоким индексом практически отсутствуют. Резкое увеличение доли самцов в преднерестовом состоянии отмечалось в январе, у самок – в марте. В дальнейшем физиологические изменения гонад и ГИ самок и самцов происходят достаточно синхронно.

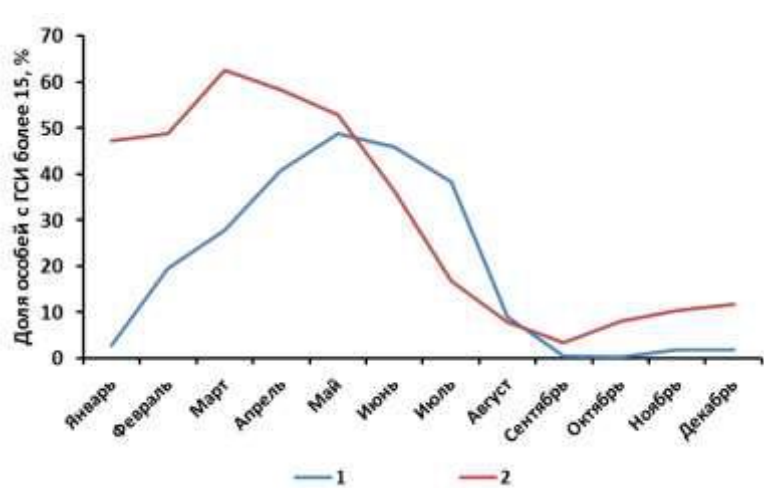


Рис. 15. Сезонные изменения средней доли самок (1) и самцов (2) исландского гребешка с ГИ, превышающим 15 %, на Святоносском поселении в 1996-2013 гг.

В разные годы исследований сроки наступления нерестового периода и его окончания происходят неодновременно, что может быть связано с изменениями цикла созревания гонад в различных гидрологических условиях (Денисенко, 1989). Годовой цикл ГИ гребешка в разные годы также несколько различался. Так, практически во все годы исследований наиболее высокие средние значения ГИ у самок и самцов обычно наблюдаются с марта по июль. Однако в 1999 г. величина индекса в эти месяцы была заметно ниже, чем в другие годы. С 2000 г. в августе-сентябре были более высокие значения ГИ, чем в предшествующие годы. Самые низкие средние значения индекса у самок гребешка (менее 8) на Святоносском поселении наблюдались в сентябре-ноябре в 1997-1999 гг., но в 2000-е годы они, как правило, превышали 8.

Изменчивость годового цикла развития гонад гребешка в 1991-1994 гг. отмечалась во всех районах обитания гребешка (Оганесян, Григорьев, Близниченко, 1992; Исследования исландского гребешка..., 1995; Skreslet, Brun, 1969; Skreslet, 1973; Sundet, Vahl, 1981; Sundet, Lee, 1984; Strand, Parsons, 2006). Очевидно, что начало нереста гребешка определяет-

ся его физиологической готовностью и гидрологическими особенностями в районах поселений.

Одним из критериев такой готовности может служить сумма накопленных градусо-дней после завершения вителлогенеза, равная примерно 380 для района архипелага Семь Островов и залива Ура (Денисенко, 1989; Золотарев, Русяев, Шацкий, 2013). На поселениях гребешка, расположенных в районах Канинской и Северо-Канинской банок, годичный цикл изменений ГИ довольно сходен с таковым на Святоносском поселении (табл. 10, 11), хотя придонные воды на них существенно холоднее. Максимальная доля особей с гонадами, имеющими ГИ более 15, на Канинской и Северо-Канинской банках также наблюдается в апреле. Резкое снижение индекса происходит уже в июле, что указывает на завершение периода нереста. В Воронке Белого моря наблюдения проводились в основном в летне-осенний период, так как зимой этот район, как правило, покрыт льдом. В период наблюдений значения ГИ сходны с таковыми, полученными для Святоносского поселения. Вероятнее всего, сезонные изменения гонад гребешка во всем баренцевоморском регионе проходят примерно одновременно. Таким образом, предложенный критерий готовности гребешков к нересту по сумме накопленных градусо-дней (Денисенко, 1989) в каждом районе разный или он вообще не имеет биологического смысла.

Таблица 10

Годовой цикл изменений ГИ гребешка на Канинском и Северо-Канинском скоплениях и в Воронке Белого моря в 1995-2013 гг.

Район	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
<i>Самки</i>												
Канинская банка	-	-	$\frac{11,5 \pm 0,4}{1,8-25,6}$	$\frac{18,8 \pm 0,6}{7,4-34,5}$	$\frac{15,9 \pm 0,9}{4,3-28,5}$	-	-	$\frac{7,3 \pm 0,3}{4,5-11,3}$	$\frac{7,1 \pm 0,3}{4,4-10,5}$	-	-	-
Северо-Канинская банка	-	-	-	$\frac{15,5 \pm 0,7}{1,6-40,0}$	-	-	$\frac{7,7 \pm 0,4}{2,6-13,1}$	-	-	$\frac{7,7 \pm 0,4}{4,1-29,0}$	-	$\frac{10,0 \pm 1,0}{4,5-24,2}$
Воронка Белого моря	-	-	$\frac{12,6 \pm 1,9}{6,3-24,5}$	-	-	-	$\frac{15,5 \pm 0,6}{3,1-36,5}$	$\frac{6,7 \pm 0,2}{2,8-18,5}$	$\frac{6,1 \pm 0,3}{1,9-10,3}$	$\frac{5,7 \pm 0,5}{2,6-9,7}$	$\frac{5,7 \pm 0,4}{3,3-11,1}$	-
<i>Самцы</i>												
Канинская банка	-	-	$\frac{14,1 \pm 0,5}{1,6-29,2}$	$\frac{18,8 \pm 0,5}{1,2-33,5}$	$\frac{16,1 \pm 1,1}{4,0-29,4}$	-	-	$\frac{8,1 \pm 0,4}{2,9-14,0}$	$\frac{8,4 \pm 0,5}{3,7-12,7}$	-	-	-
Северо-Канинская банка	-	-	-	$\frac{13,1 \pm 0,6}{1,6-21,2}$	-	-	$\frac{10,5 \pm 0,6}{2,9-16,4}$	-	$\frac{10,3 \pm 0,5}{0,8-21,2}$	-	-	-
Воронка Белого моря	-	-	$\frac{14,7 \pm 2,2}{3,5-20,0}$	-	-	-	$\frac{14,2 \pm 0,4}{2,8-27,0}$	$\frac{8,0 \pm 0,2}{1,9-18,3}$	$\frac{8,0 \pm 0,5}{1,4-14,3}$	$\frac{8,0 \pm 0,8}{5,1-15,3}$	$\frac{8,2 \pm 0,6}{2,6-13,4}$	-

Примечание. Над чертой приведено среднее значение ГИ ± доверительный интервал при уровне значимости 0,05; под чертой – минимальные и максимальные значения; прочерк – нет наблюдений.

Известно, что термический режим вод не играет главной роли в развитии гонад и сроках нереста гребешка (MacDonald, Bricelj, Shumway, 2006). Судя по полученным нами данным, нерест гребешка в Баренцевом море, по-видимому, на всех поселениях проходит примерно одновременно. В то же время сроки начала нереста в разные годы не приурочены строго в определенной дате, что может быть обусловлено особенностями термического режима вод или иными, пока не установленными факторами.

Таблица 11

Годовой цикл изменений доли гребешка, имеющего гонады в преднерестовом состоянии (ГИ более 15) на Канинском и Северо-Канинском скоплениях и в Воронке Белого моря в 1995-2013 гг.

Район	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
<i>Самки</i>												
Канинское	-*	-	13,5	76,6	56,7	-	-	0	0	-	-	-
Северо-Канинское	-	-	-	48,9	-	-	0	-	-	0,9	-	-
Воронка Белого моря	-	-	24,0	-	-	-	50,4	0,3	0,0	0,0	0,0	-
<i>Самцы</i>												
Канинское	-	-	35,2	79,4	84,0	-	-	0	0	-	-	-
Северо-Канинское	-	-	-	33,7	-	-	8,3	-	-	15,0	-	-
Воронка Белого моря	-	-	53,3	-	-	-	39,3	1,5	0,0	3,3	0,0	-

*Нет наблюдений.

3.6.2. Годовой цикл изменений мускульного индекса

Мускул гребешка имеет важное значение в его жизнедеятельности. К нему прикрепляются практически все органы мягкого тела. С помощью малого отдела аддуктора моллюск закрывает раковину и удерживает ее в таком положении, а большой отдел аддуктора используется при плавании. Мускул также является органом для запасания пластических веществ, где накапливаются белки и гликоген (Sundet, Vahl, 1981). Кроме того, мускул является основной целью добычи, ради него проводится промысел всех видов гребешков.

Хорошо известно, что масса мускула в течение года претерпевает изменения, обусловленные физиологическими процессами в организме моллюска (Денисенко, 1989; Исследования исландского гребешка..., 1995; 1995; MacDonald, Bricelj, Shumway, 2006). У большинства видов гребешков сезонные изменения массы гонады и массы мускула взаимообусловлены (Taylor, Venn, 1979; O'Connor, Heasman, 1996; Comely, 1974; Faveris, Lubet,

1991; Seasonal changes in..., 1981), причем при использовании запасных питательных веществ из мускула расходуется в первую очередь гликоген (Brokordt, Guderley, 2004).

Изменения МИ гребешка на Святоносском поселении в течение всего периода исследований приведены в табл. 12, 13, усредненная динамика медианных значений МИ в течение года – на рис. 16. Как видно, величина МИ варьировала в достаточно широком диапазоне – от 5 до 30. Максимальные значения индекса обычно превышали минимальные в три-четыре раза.

Таблица 12

Мышечный индекс (МИ) самок гребешка на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1995	-	-	<u>11,5±2,7</u> 5,9-17,1	<u>10,7±2,0</u> 7,6-14,0	-	-	<u>14,8±2,5</u> 5,2-23,6	<u>15,3±2,5</u> 5,4-20,1	-	-	<u>15,5±2,0</u> 9,2-22,1	-
1996	-	<u>14,4±2,7</u> 7,2-21,6	<u>13,1±2,3</u> 6,2-18,7	<u>13,4±2,0</u> 7,2-20,1	-	-	<u>14,8±3,2</u> 3,5-32,1	<u>13,8±1,9</u> 9,1-17,5	-	-	-	-
1997	<u>16,5±8,2</u> 8,7-24,3	<u>14,9±2,4</u> 6,8-26,3	<u>14,3±1,9</u> 9,6-20,5	<u>13,0±2,4</u> 5,0-19,3	-	-	<u>15,3±3,1</u> 6,0-24,8	<u>14,6±2,5</u> 6,2-22,8	<u>14,9±2,5</u> 7,0-23,2	<u>19,3±2,1</u> 8,2-19,3	<u>13,9±2,6</u> 10,0-18,8	<u>15,9±3,4</u> 7,5-23,4
1998	<u>14,0±2,6</u> 9,1-24,4	<u>14,0±2,4</u> 8,0-18,5	-	<u>12,7±2,0</u> 7,6-20,2	-	-	<u>15,6±3,0</u> 6,1-25,8	<u>12,6±2,1</u> 6,1-20,0	<u>13,1±2,1</u> 7,6-19,0	<u>12,8±2,4</u> 7,1-25,1	<u>12,2±2,0</u> 6,7-17,8	<u>12,8±1,9</u> 8,2-17,1
1999	<u>13,4±1,8</u> 10,0-18,0	<u>11,7±2,1</u> 5,8-16,8	<u>10,4±2,1</u> 3,7-18,1	<u>11,6±2,3</u> 2,6-19,1	<u>12,0±2,1</u> 2,8-18,2	-	<u>17,3±3,1</u> 6,8-25,1	<u>13,4±3,4</u> 5,0-27,5	<u>12,9±3,1</u> 5,0-21,3	<u>12,6±2,3</u> 6,0-19,9	<u>13,4±3,4</u> 8,7-22,9	-
2000	<u>15,0±3,2</u> 5,4-21,8	<u>15,1±2,6</u> 9,3-20,8	<u>13,0±2,0</u> 9,7-16,6	<u>12,3±2,4</u> 7,1-17,0	-	-	<u>15,4±3,0</u> 3,7-20,0	<u>14,8±2,7</u> 7,5-22,7	-	-	<u>13,6±2,5</u> 10,0-21,6	<u>15,1±2,6</u> 6,6-21,0
2001	-	<u>12,6±1,8</u> 7,9-17,5	<u>13,1±2,2</u> 5,5-18,3	<u>10,8±1,8</u> 5,4-16,7	-	-	<u>12,9±2,1</u> 6,9-15,0	<u>13,5±2,0</u> 6,6-20,5	<u>13,2±2,0</u> 6,2-18,9	<u>16,2±2,8</u> 4,1-22,2	<u>15,4±2,8</u> 7,6-22,2	-
2002	-	<u>12,2±1,9</u> 8,4-21,0	<u>11,2±1,9</u> 3,8-18,1	<u>10,8±1,8</u> 6,7-16,0	<u>11,2±1,9</u> 5,5-16,6	<u>11,0±1,8</u> 6,9-16,8	<u>10,4±1,6</u> 7,3-16,3	-	-	<u>12,0±2,3</u> 6,9-17,9	-	-
2003	-	-	-	<u>8,4±1,6</u> 3,1-11,8	-	-	-	-	-	<u>11,3±1,5</u> 7,6-14,0	<u>11,4±2,4</u> 7,7-19,6	<u>11,4±2,7</u> 6,4-14,6
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>11,1±1,5</u> 7,9-13,9	<u>12,2±2,2</u> 6,6-16,7	-	-
2006	-	-	-	-	-	-	-	<u>13,8±4,2</u> 8,1-28,3	<u>10,8±2,9</u> 4,9-16,6	-	-	-
2007	-	-	-	-	-	-	-	<u>13,2±1,9</u> 8,5-17,7	<u>12,9±2,4</u> 6,1-18,9	<u>14,6±1,8</u> 8,5-18,1	-	-
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>10,8±1,5</u> 6,2-13,9	<u>10,9±3,9</u> 5,1-17,8	-	-
2009	-	-	-	-	-	-	-	<u>12,8±3,6</u> 6,7-30,0	<u>13,3±1,9</u> 8,7-16,7	-	-	-
2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	-	-	<u>9,3±1,5</u> 5,9-13,2	-	-	-	-	<u>15,4±2,5</u> 11,3-21,2	-	-	-	-
2012	-	-	<u>11,5±1,7</u> 6,3-12,9	<u>10,7±2,0</u> 5,4-12,5	-	-	<u>14,8±1,7</u> 6,9-18,0	<u>15,3±2,6</u> 8,5-22,3	-	-	<u>15,5±2,1</u> 6,3-21,1	-

Примечание. Над чертой приведено среднее значение ГИ ± доверительный интервал при уровне значимости 0,05; под чертой – минимальные и максимальные значения; прочерк – нет наблюдений.

Таблица 13

Мускульный индекс (МИ) самцов гребешка на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1995			$11,3 \pm 2,0$ 7,4-14,9	$10,6 \pm 2,7$ 5,2-14,6			$14,9 \pm 2,7$ 4,9-23,3	$14,9 \pm 2,5$ 6,2-21,0			$15,2 \pm 2,1$ 9,0-22,1	
1996		$13,4 \pm 2,6$ 4,6-20,9	$12,9 \pm 1,8$ 7,7-20,0	$12,5 \pm 1,8$ 7,3-18,1			$15,4 \pm 2,8$ 5,6-23,0	$15,2 \pm 1,6$ 10,2-18,5				
1997	$15,0 \pm 2,3$ 6,3-24,3	$14,2 \pm 2,0$ 5,5-23,4	$13,9 \pm 1,7$ 8,7-18,6	$13,3 \pm 2,0$ 6,8-18,2			$15,9 \pm 2,7$ 7,2-24,6	$15,9 \pm 2,9$ 8,6-34,9	$15,0 \pm 2,5$ 7,4-22,1		$14,9 \pm 2,1$ 10,2-21,6	$15,1 \pm 2,3$ 9,8-19,5
1998	$13,5 \pm 2,6$ 4,4-18,3	$13,6 \pm 2,4$ 6,5-19,6		$12,7 \pm 1,9$ 8,2-17,0			$17,3 \pm 2,7$ 5,2-26,2	$13,7 \pm 2,2$ 8,6-21,0	$13,8 \pm 2,8$ 5,1-30,5	$13,5 \pm 1,9$ 8,7-23,2	$12,7 \pm 2,0$ 7,0-22,2	$15,6 \pm 2,3$ 10,9-21,4
1999	$13,4 \pm 1,5$ 9,8-17,0	$12,3 \pm 2,4$ 6,8-18,9	$10,3 \pm 1,7$ 4,8-17,7	$11,7 \pm 2,2$ 3,8-20,8	$12,3 \pm 1,5$ 9,4-18,5		$17,5 \pm 3,2$ 7,8-26,0	$13,6 \pm 3,0$ 5,4-22,0	$12,9 \pm 2,7$ 6,1-21,1	$12,3 \pm 2,3$ 7,0-20,3	$14,0 \pm 2,8$ 8,8-16,7	
2000	$14,2 \pm 2,0$ 9,0-19,1	$13,7 \pm 2,3$ 9,0-20,0	$11,5 \pm 1,6$ 7,8-14,0	$12,1 \pm 2,0$ 7,8-15,5			$15,9 \pm 2,8$ 5,6-23,9	$15,1 \pm 2,9$ 7,7-23,9			$12,4 \pm 2,1$ 8,3-23,0	
2001		$12,2 \pm 1,9$ 6,0-16,3	$13,8 \pm 2,1$ 5,8-18,6	$10,8 \pm 2,1$ 5,9-24,9			$13,9 \pm 2,3$ 8,1-24,8	$13,8 \pm 2,2$ 5,8-23,8	$13,1 \pm 1,6$ 9,6-16,8	$15,5 \pm 3,0$ 4,6-24,9	$14,7 \pm 3,1$ 6,9-16,1	
2002		$12,0 \pm 1,8$ 9,1-15,9	$10,7 \pm 1,8$ 8,2-14,8	$10,3 \pm 1,9$ 9,1-17,1	$11,7 \pm 1,9$ 6,9-17,1	$11,2 \pm 1,9$ 7,2-17,7	$11,7 \pm 1,6$ 9,2-14,6			$11,8 \pm 1,9$ 7,6-17,1		
2003				$8,6 \pm 1,3$ 6,0-11,9						$11,5 \pm 1,7$ 8,5-15,5	$12,1 \pm 1,7$ 8,6-17,2	$11,2 \pm 1,6$ 7,6-16,4
2005												
2006									$11,3 \pm 1,3$ 9,4-13,6	$13,0 \pm 2,1$ 9,5-17,0		
2007								$12,9 \pm 1,8$ 9,5-18,3	$11,3 \pm 2,3$ 6,3-15,8			
2008								$13,8 \pm 1,5$ 9,3-16,7	$12,6 \pm 2,4$ 6,4-18,0	$12,7 \pm 3,0$ 6,3-17,8		
2009									$11,1 \pm 1,8$ 6,0-14,3			
2010												
2011								$11,5 \pm 2,1$ 7,4-15,9	$12,4 \pm 1,8$ 9,1-30,0			
2012								$11,5 \pm 2,5$ 7,7-20,2	$12,4 \pm 1,8$ 9,1-17,0			

Примечание. Над чертой приведено среднее значение $GI \pm$ доверительный интервал при уровне значимости 0,05; под чертой – минимальные и максимальные значения; прочерк – нет наблюдений.

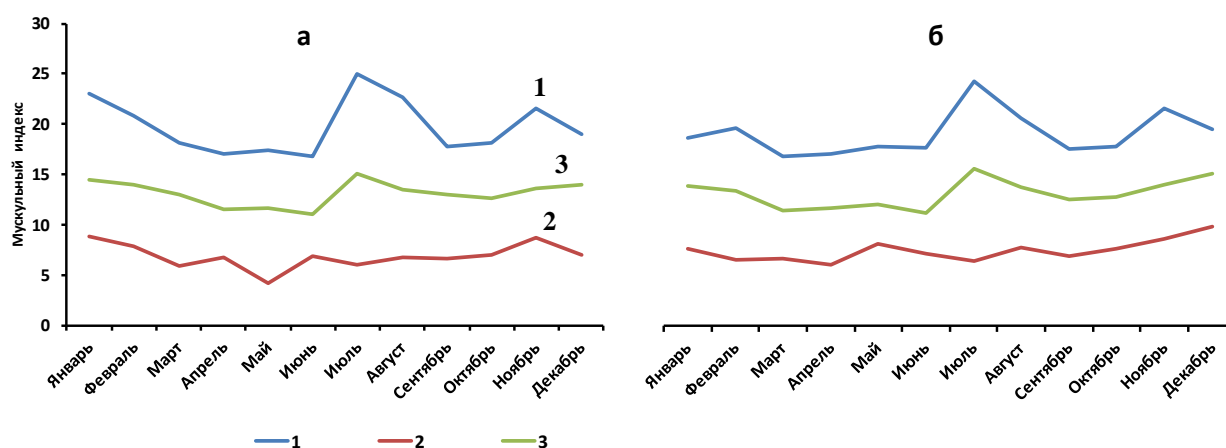


Рис. 16. Изменения максимальных (1), минимальных (2) и средних (3) значений мускульного индекса у самок (а) и самцов (б) гребешка в течение года на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

Изменения индекса у самок и самцов происходили довольно однообразно и синхронно. Минимальные значения индекса в течение года изменялись в узком диапазоне, оставаясь на уровне 6-7. Низкое содержание мускула свидетельствует о дистрофическом состоянии моллюска, обусловленном в первую очередь его болезнью. Медианные и максимальные величины МИ в течение года изменялись достаточно закономерно. С января по май наблюдалось снижение индекса, а в июле-августе – повышение до наиболее высоких значений. С сентября по декабрь наблюдалось достаточно стабильное значение МИ с колебаниями от 12 до 17.

Сезонные значения индекса в разные годы исследований изменялись однообразно. Различия между выборками не достоверны. Однако в последние 10 лет наблюдалось снижение средних значений МИ на 10-20 % – с 14-15 в 1995-2001 гг. до 11-13 в 2002-2012 гг. (рис. 17). Максимальные значения МИ также снизились, а минимальные остались на том же уровне. Наиболее вероятной причиной ухудшения состояния мускула у гребешков на Святоносском поселении является широкое распространение в эти годы инфекционной болезни гребешка.

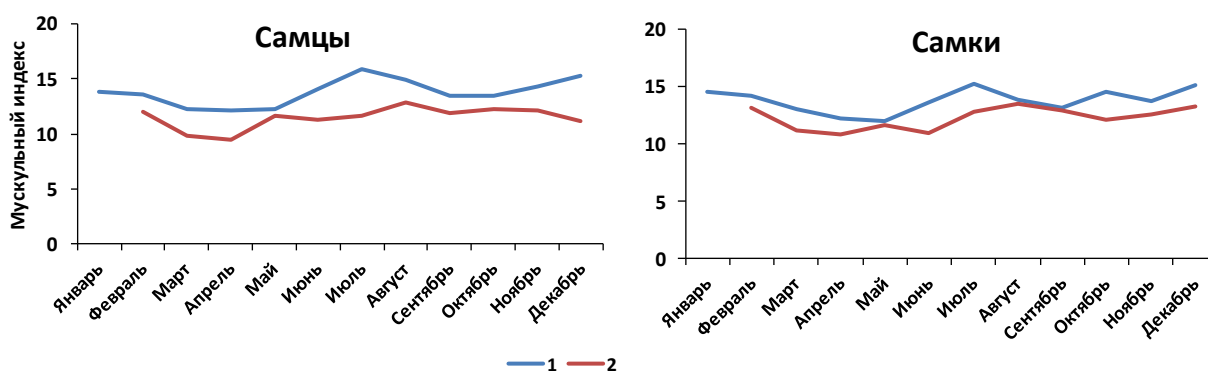


Рис. 17. Изменения медианных значений мускульного индекса у самцов и самок гребешка в 1995-2001 гг. (1) и 2002-2012 гг. (2)

Основные показатели МИ гребешка и их сезонные изменения на других промысловых скоплениях гребешка – Канинской и Северо-Канинской банках, в Воронке Белого моря – довольно сходны с таковыми для Святоносского поселения (табл. 14). Средние показатели МИ на них варьируют от 11 до 17,9, минимальные и максимальные значения составляют 5,5 и 22,7 соответственно. К сожалению, из-за нерегулярности наблюдений не удалось проследить сезонную динамику индекса на этих скоплениях, но на Северо-Канинской банке и в Воронке Белого моря, как и на Святоносском поселении, заметно увеличение индекса в июле. Также недостаточно данных для изучения межгодовых изменений индекса.

Годовой цикл изменений значений мускульного индекса (МИ) гребешка на Канинской банке, Северо-Канинской банке и Воронке Белого моря в 1995-2012 гг.

Район	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
<i>Самки</i>												
Канинское			$12,9 \pm 0,2$ 5,8-20,7	$13,1 \pm 0,2$ 6,4-20,1	$13,7 \pm 0,3$ 7,7-19,0			$13,6 \pm 0,4$ 6,6-16,9	$13,7 \pm 0,4$ 7,3-20,7			
Северо-Канинское				$11,0 \pm 0,2$ 8,3-16,7			$17,9 \pm 0,5$ 9,1-22,9			$14,5 \pm 0,3$ 4,1-21,4		$15,1 \pm 0,7$ 6,6-21,0
Воронка Белого моря			$15,4 \pm 0,7$ 12,4-18,4				$16,2 \pm 0,2$ 6,8-25,1	$13,7 \pm 0,3$ 5,8-22,7	$12,1 \pm 0,4$ 6,9-18,9	$12,5 \pm 1,1$ 6,5-17,6	$14,3 \pm 0,7$ 8,1-22,2	
<i>Самцы</i>												
Канинское			$12,4 \pm 0,2$ 4,5-19,6	$13,0 \pm 0,2$ 6,4-21,5	$13,6 \pm 0,3$ 6,5-17,9			$13,8 \pm 0,4$ 8,7-19,5	$13,5 \pm 0,4$ 10,5-16,8			
Северо-Канинское				$11,0 \pm 0,2$ 5,9-15,6			$17,6 \pm 0,5$ 9,9-22,1			$14,1 \pm 0,4$ 5,9-24,1		
Воронка Белого моря			$14,3 \pm 0,9$ 10,7-17,0				$16,3 \pm 0,2$ 8,9-24,9	$13,8 \pm 0,4$ 5,5-23,9	$11,9 \pm 0,4$ 6,4-18,0	$13,1 \pm 0,7$ 9,5-18,0	$13,9 \pm 0,8$ 6,9-21,2	

Примечание. Над чертой приведено медианное значение МИ \pm доверительный интервал при уровне значимости 0,05, под чертой – минимальные и максимальные значения.

Таким образом, проведенные нами исследования подтвердили, что сезонные изменения массы гонады и мускула гребешка проходят сопряженно. Увеличение ГИ сопровождается снижением МИ с января по июнь (рис. 18). Однако этот процесс у самцов и самок несколько различается. У самцов в январе-феврале изменения ГИ и МИ, как правило, относительно небольшие, а у самок вследствие быстрого роста гонады МИ снижается в большей степени, чем у самцов. С марта по июнь относительная масса мускула у обоих полов наименьшая. В июле МИ довольно резко увеличивается и в последующие месяцы остается примерно на одном уровне.

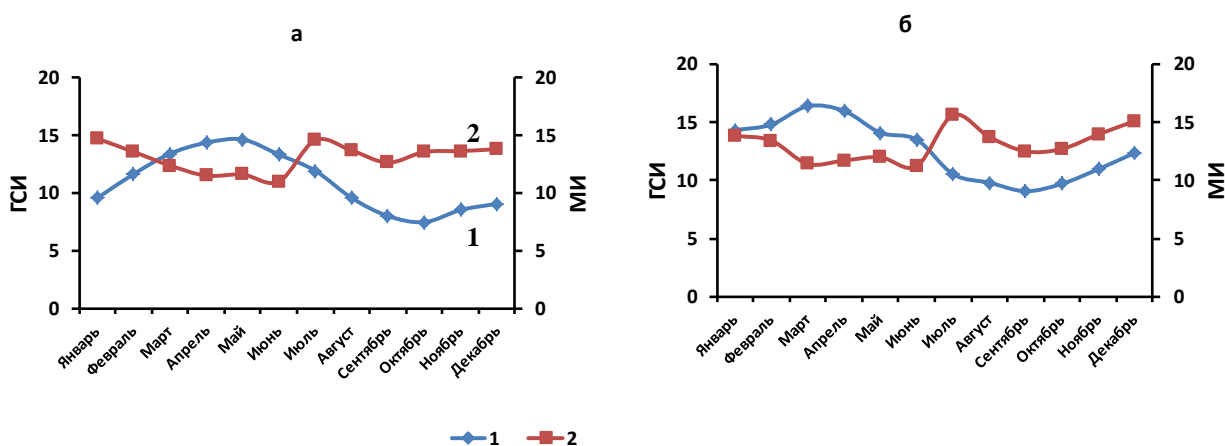


Рис. 18. Изменения медианных значений гонадного (1) и мускульного (2) индексов у самок (а) и самцов (б) гребешка на Святоносском поселении в 1995-2012 гг.

В связи с сезонными изменениями массы мускула его кондиции могут не соответствовать технологическим требованиям, предъявляемым к продукции, вырабатываемой из гребешка. Поэтому одной из задач биологических исследований гребешка, проводимых ПИНРО во время промысла, являлась оценка состояния мускула. Согласно технологическим нормам, доля мускула в общей массе гребешка составляет 11 %, а расчет величины улова гребешка проводится по объему продукции, исходя из переводного коэффициента 0,91. Следовательно, если доля мускула в общей массе гребешка больше 11 %, то величина улова завышается, если меньше – занижается. Согласно полученным нами данным, медианное значение мускульного индекса практически во все годы исследований на всех промысловых скоплениях превышало технологическую норму. Соответственно, можно признать, что пересчет величины общего вылова гребешка по объему выработанной продукции, в свою очередь рассчитанной исходя из технологических норм, велся достаточно корректно.

Лишь в марте-апреле 2000-2012 гг. мускульный индекс был ниже 11 (см. табл. 11, 12), что указывает на некоторое занижение величины общего улова гребешка в эти месяцы. В то же время большую часть года кондиции мускула были выше принятых технологических норм, вследствие чего величина вылова несколько завышалась.

Для выработки продукции используется мускул исключительно белого цвета. Цветные вариации мускула, встречающиеся у исландского гребешка (оранжевый, желтый и серый), отбраковываются. Доля гребешков, имеющих мускул оранжевого и желтого цвета, незначительная – менее 1 % от общей численности улова. Серый мускул является одним из признаков физиологического истощения моллюсков. В преднерестовом состоянии гребешки часто имеют мускул серой окраски. Их доля в марте-апреле составляет 20-30 % от общей численности, а в мае повышается до 50-60 %. При промысле гребешка в этот период величина заявленного рыбаками улова гребешка может занижаться в 1,5-2 раза. В соответствии с Правилами рыболовства на акватории Баренцева и Белого морей устанавливается запрет на промысел гребешка с 1 апреля по 30 июля, что уменьшает вероятность перелова квоты выделенного допустимого объема вылова.

Таким образом, исследования сезонных изменений биологического состояния исландского гребешка выявили, что масса его гонады и мускула изменяются в зависимости от сезона на всех поселениях примерно в одно время. В весенний период ГИ значительно возрастает, а МИ снижается. Нерест обычно происходит с конца мая до конца июля, но в разные годы начало нереста и его продолжительность несколько варьируют в зависимости от гидрологической ситуации.

Величины гонадного и мускульного индексов изменяются в широком диапазоне, что обусловлено как индивидуальными физиологическими особенностями моллюсков, так и наличием заболевших моллюсков в отдельных поселениях. Наличие моллюсков с низким значением ГИ в течение всего года позволяет предположить, что в нересте участвуют не все крупные особи. Однако такое предположение требует проверки и подтверждения с использованием гистологических методов исследования.

Средняя величина МИ гребешков в большинстве скоплений Баренцева и Белого морей несколько выше принятых технологических норм, что свидетельствует о достаточно корректном пересчете величины улова исходя из объема выработанной продукции. Индекс резко снижается в весенний период, вследствие чего промысел гребешка не рекомендуется проводить с 1 апреля по 31 июля. Запрет обусловлен как защитой поселений моллюска от воздействия промысла на время нереста, так и резким увеличением доли гребешков с пониженным содержанием мускула в общей массе тела.

3.7. Продолжительность жизни, линейный и массовый рост

Продолжительность жизни и параметры роста являются важнейшими биологическими характеристиками, позволяющими оценить продуктивность поселений того или иного вида, потребности в питательных веществах и роль в составе сообществ. Рост исландского гребешка изучен в разных районах его обитания в Северной Атлантике – Баренцевом и Белом морях (Денисенко, 1982, 1989; Песов, 2008; Ржавский, Буяновский Ю бритаев, 2010), прибрежной части Норвегии (Johanessen, 1973), районах Канады (Frechete, Daigle, 2002a), Исландии (Thorarinsdottir, 1991, 1994) и Гренландии (Pedersen, 1994).

Установлено, что гребешок в течение жизни растет неравномерно. Только что осевшие личинки имеют высоту раковины около 1,5 мм. В первые пять лет жизни темп роста с каждым годом увеличивается (Денисенко, 1989), во время полового созревания (пять-шесть лет) и особенно после наступления половой зрелости (семь-восемь лет) он снижается, кривая роста приобретает S-образный вид. Продолжительность жизни достигает 18-21 лет.

Прямые наблюдения за оседанием и ростом исландского гребешка на коллекторах показали, что за первый год жизни моллюск достигает размера 5-9 мм, за два года – 15-20 мм (Wallace, 1982; Thorarinsdottir, 1994). Для моллюсков в возрасте три года и старше линейный рост довольно хорошо описывается уравнением Берталанфи (Денисенко, 1989).

Условия среды оказывают значительное влияние на рост гребешка (Wallace, Reinses, 1984, 1985), вследствие чего в искусственных условиях можно подобрать режим культивирования для достижения наиболее высокого темпа роста. В то же время темп роста исландского гребешка низок в сравнении с темпом роста других видов гребешков, поэтому его выращивание для целей аквакультуры признается нецелесообразным (Sundet, Vahl, 1981).

Возраст моллюсков довольно легко определяется по количеству годовых колец на раковине (Segerstråle, 1960; Wiborg, 1963; Wilbur, Owen, 1964). Однако в случае использования этого метода при определении возраста у крупных гребешков можно ошибиться, приняв дополнительные кольца, появляющиеся у особей 3-4 года и старше, за годовые или не заметив годовые отметки у моллюсков старше 12-15 лет из-за небольшого годового прироста.

Возраст гребешка также можно определить по линиям нарастания на внутреннем лигаменте (Johanessen, 1973). С использованием данной методики максимальную продолжительность жизни гребешка в районе Гренландии оценивали в 21 год (Pedersen, 1994), в прибрежной зоне Баренцева моря – в 20-23 года (Денисенко, 1989; Песов, 2008; Ржавский, Буяновский, Бритаев, 2010).

С.Г. Денисенко предложил определять возраст гребешка другим методом – путем подсчета двухнедельных чешуек на внешней поверхности раковины (Денисенко, 1982, 1989). Этот метод позволяет получить индивидуальные характеристики роста моллюска. Максимальная продолжительность жизни гребешка на поселении в районе архипелага Семь Островов, определенная этим методом, составляет 20 лет.

Темп роста раковины и лигамента у моллюсков в возрасте до 8 лет прямо пропорционален, однако у моллюсков старших возрастных групп эта закономерность нарушается (Золотарев, 2010б; Johanessen, 1973). Провести вычисления индивидуального роста раковины гребешков по измерениям годовых меток на лигаменте аналогично вычислениям длины рыб по ростовым отметкам на чешуе для особей старше 8 лет невозможно.

Для изучения индивидуального роста моллюска и сравнения получаемых результатов автор использовал два метода – комбинированный (определение возраста по лигаменту и по отметкам на раковине) и по числу двухнедельных чешуек (Денисенко, 1989).

3.7.1. Исследования линейного роста комбинированным методом

По результатам наших исследований, максимальный возраст гребешка, собранного на разных скоплениях Баренцева и Белого морей и определенный по меткам на лигаменте, варьировал от 23 до 34 лет (табл. 15), на большинстве скоплений он превышал 25 лет. Наименьший максимальный возраст моллюска наблюдался в мелководной губе Ура, наибольший – на Святоносском поселении. Так как используемая автором выборка была относительно невелика, можно предполагать, что максимальная продолжительность жизни гребешка в Баренцевом и Белом морях может превышать полученные нами данные.

Показатели высоты раковины одновозрастных моллюсков значительно варьировали как в пределах одного скопления, так и на разных скоплениях. У моллюсков одного размера разница в возрасте обычно составляет от 3 до 10 лет, что обусловлено наличием в поселениях моллюсков с разным темпом роста. На всех скоплениях выявлены быстрорастущие и медленно растущие особи.

Различия в темпах роста у исландского гребешка проявляются уже с второго-третьего годов жизни и с возрастом увеличиваются. Расчетный предельный размер высоты раковины (L_{∞}) у быстрорастущих и медленно растущих моллюсков отличается весьма значительно. На Святоносском поселении разница между ними превышает 50 мм, а на остальных скоплениях – 20 мм (рис. 19).

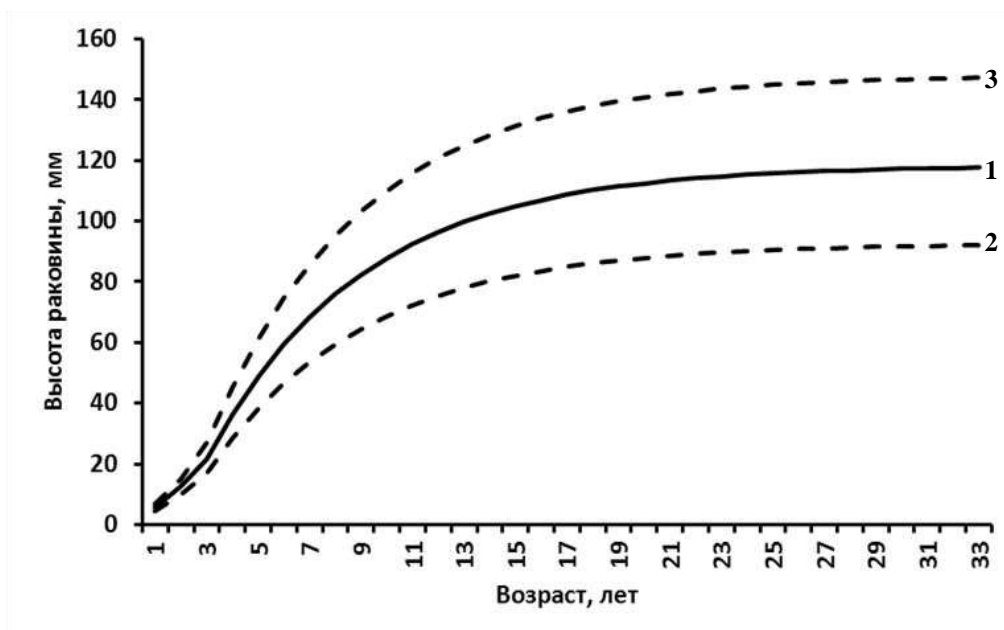


Рис. 19. График линейного роста гребешка на Святоносском поселении: 1 – среднее значение; 2, 3 – минимальные и максимальные значения

Параметры линейного роста исландского гребешка из различных поселений Баренцева и Белого морей, возраст которого определен комбинированным методом

Район	Максимальный возраст, лет	Темп роста	Предельный размер (L_{∞}) (высота раковины), мм	K	t_0
<i>Баренцево море</i>					
Святоносское поселение	34	Средний	118,3 ± 1,2	0,123 ± 0,005	0,88 ± 0,17
		Минимальный	92,5 ± 0,5	0,165 ± 0,005	1,78 ± 0,12
		Максимальный	148,1 ± 2,2	0,095 ± 0,005	-0,03 ± 0,20
Губа Ура	23	Средний	89,6 ± 1,2	0,265 ± 0,018	1,91 ± 0,142
		Минимальный	83,6 ± 0,4	0,279 ± 0,006	1,649 ± 0,12
		Максимальный	95,9 ± 1,4	0,401 ± 0,041	2,09 ± 0,174
Архипелаг Семь Островов	26	Средний	89,4 ± 2,8	0,187 ± 0,032	0,58 ± 0,59
		Минимальный	80,4 ± 3,6	0,139 ± 0,002	0,6 ± 0,57
		Максимальный	103,0 ± 0,7	0,2 ± 0,001	0,94 ± 0,16
Северо-Канинская банка	26	Средний	96,7 ± 1,1	0,152 ± 0,007	1,29 ± 0,151
		Минимальный	90,9 ± 1,6	0,136 ± 0,003	1,03 ± 0,21
		Максимальный	107,7 ± 0,7	0,141 ± 0,005	1,1 ± 0,15
Гусиная банка	28	Средний	92,6 ± 1,2	0,148 ± 0,08	1,17 ± 0,188
		Минимальный	75,6 ± 0,6	0,160 ± 0,005	1,767 ± 0,08
		Максимальный	103,0 ± 0,9	0,171 ± 0,008	1,12 ± 0,15
Канино-Колгуевское мелководье	25	Средний	87,3 ± 0,5	0,185 ± 0,005	1,48 ± 0,009
		Минимальный	84,6 ± 2,6	0,144 ± 0,018	1,34 ± 0,399
		Максимальный	90,4 ± 1,4	0,237 ± 0,019	1,67 ± 0,223
О-в Медвежий	28	Средний	74,2 ± 0,2	0,145 ± 0,02	1,462 ± 0,043
<i>Белое море</i>					
Воронка Белого моря	33	Средний	109,0 ± 1,7	0,128 ± 0,001	0,33 ± 0,37
		Минимальный	97,4 ± 1,9	0,131 ± 0,012	1,17 ± 0,38
		Максимальный	120,7 ± 1,5	0,124 ± 0,38	-0,44 ± 0,38
Онежский залив	32	Средний	57,7 ± 0,7	0,218 ± 0,009	1,439 ± 0,085
		Минимальный	62,7 ± 2,6	0,123 ± 0,012	1,529 ± 0,191
		Максимальный	63,3 ± 5,0	0,258 ± 0,009	1,309 ± 0,07

Наибольшие значения предельных размеров у быстрорастущих особей (более 120 мм) наблюдались на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря. На скоплениях, располагающихся в районе архипелага Семь Островов, губе Ура, на Северо-Канинской и Гусиной банках, предельный размер высоты раковины моллюсков был меньше – от 103 до 108 мм. В поселениях гребешка, обитающих в восточной части Баренцева моря – на

Канино-Колгуевском мелководье (а судя по размерному составу, и в районе архипелага Новая Земля), предельный размер быстрорастущих особей составлял около 90 мм. Темп роста гребешка в поселениях бассейна Белого моря был значительно меньшим, чем таковой в Баренцевом море и Воронке Белого моря. Предельный размер высоты раковины у быстрорастущих особей в Онежском заливе достигал лишь 63,3 мм.

Предельные размеры высоты раковины у медленнорастущих гребешков были существенно меньшими, чем у быстрорастущих особей. На Святоносском поселении и в Воронке Белого моря предельные размеры медленнорастущих особей составляли 92,5 и 97,4 мм, а на других поселениях Баренцева моря варьировали от 75 до 90 мм. Предельный размер медленнорастущих моллюсков в Онежском заливе – 57 мм.

В то же время средние значения темпа роста гребешка в различных поселениях Баренцева моря и Воронке Белого моря довольно сходны, так как диапазон варьирования предельных размеров быстрорастущих и медленнорастущих особей в большинстве поселений совпадает. Лишь на поселениях гребешка в Баренцевом море, расположенных севернее 72° с.ш. и восточнее 43° в.д., обитает тугорослый гребешок, что, вероятно, обусловлено постоянно низкой температурой придонного слоя воды в этой части моря (Introduction to the Barents..., 2011).

Статистическая обработка результатов показала, что варьирование высоты раковины у моллюсков одного возраста имеет характер нормального распределения, при этом размерные кривые разновозрастных особей перекрываются (рис. 20). Степень их перекрытия у молодых моллюсков относительно невелика, но с увеличением возраста значительно возрастает. При принятом в наших исследованиях делении размерного состава гребешка на классы с шагом 5 мм в один классовый промежуток объединяются особи разного возраста. С увеличением высоты раковины число разновозрастных особей в одном классовом промежутке значительно возрастает. Например, на Святоносском поселении у моллюсков крупнее 100 мм в один размерный класс входят моллюски в возрасте от 15 до 30 лет.

Свойство нормального распределения высоты раковины у разновозрастных моллюсков позволяет рассчитать долю особей разного возраста в выделенных размерных классах и получить размерно-возрастной ключ для изучения возрастного состава гребешка по его размерному составу. Поскольку характеристики роста на разных скоплениях гребешка имеют существенные различия, такие ключи разработаны для каждого скопления (табл. 16; см. таблицы Приложения). Зная размерный состав уловов моллюсков, с использованием этих ключей можно получить информацию о возрастной структуре гребешка на разных поселениях.

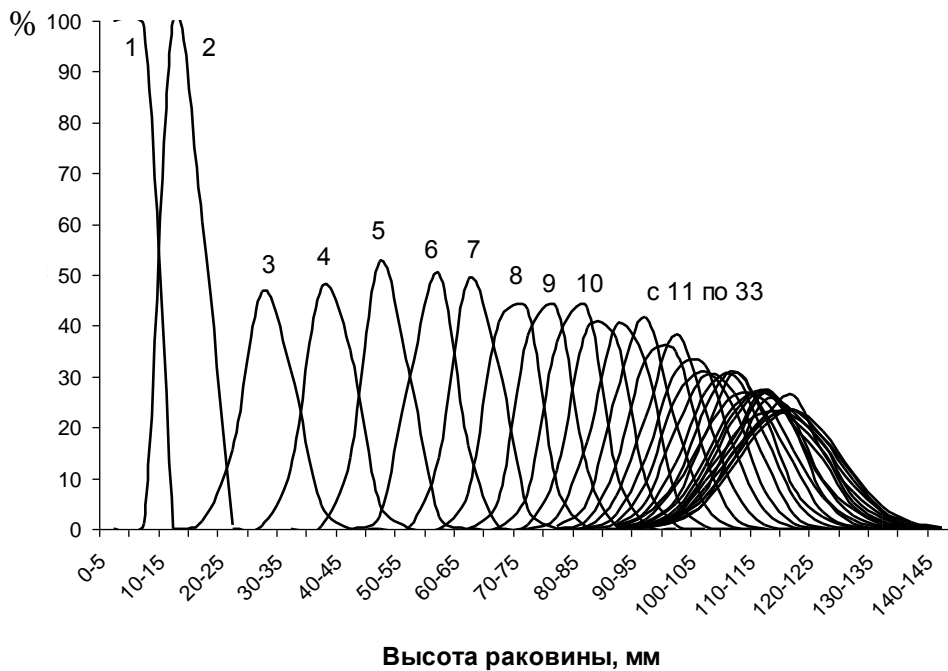


Рис. 20. Нормальные кривые распределения размерно-возрастных соотношений гребешка из юго-восточной части Баренцева моря. Каждая волна соответствует распределению высоты раковины моллюсков одного поколения. Возраст моллюсков указан над вершиной волны

Темп линейного роста гребешка значительно изменяется в течение жизни. Максимальный темп роста наблюдается у моллюсков в возрасте 4-6 лет, а в последующие годы рост раковины замедляется (рис. 21). У особей в возрасте старше 20 лет темп роста обычно составляет лишь доли миллиметра в год.

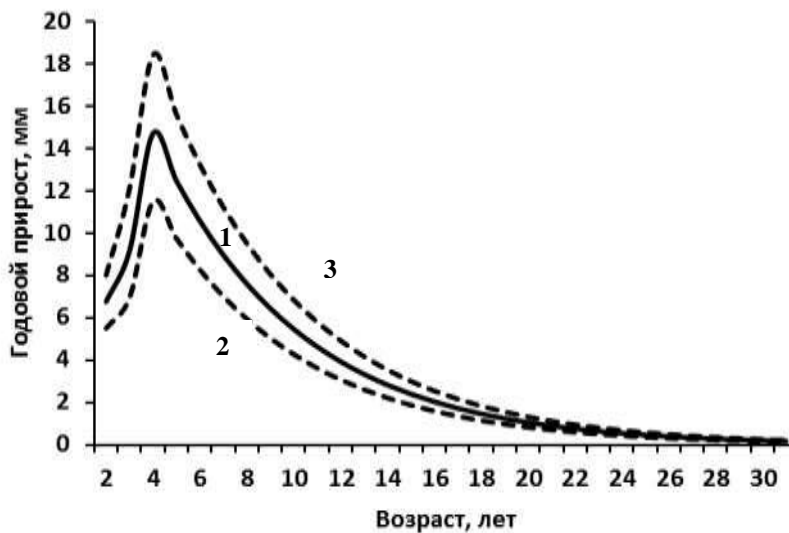


Рис. 21. Годовой линейный прирост высоты раковины гребешка, определенный комбинированным методом: 1 – средний прирост; 2, 3 – минимальный и максимальный прирост

Закономерности изменений темпа линейного роста в течение жизни моллюска на всех поселениях сходны, однако величина прироста отличается. Максимальный темп роста на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря (от 9 до 15 мм в год) наблюдается у гребешков в возрасте 4-7 лет, а у быстрорастущих особей – в возрасте 4-8 лет. В последующие годы темп роста раковины снижается. Все моллюски старше 16 лет имеют годовой прирост не более 2 мм, а особи старше 20 лет – менее 1 мм.

На скоплениях, располагающихся в прибрежной зоне Кольского полуострова (губа Ура, район архипелага Семь Островов), темп роста и предельные размеры моллюсков несколько меньше, чем на Святоносском поселении, но довольно сходны с ними, поэтому для определения возрастной структуры гребешка на них можно использовать тот же размерно-возрастной ключ, что и для Святоносского поселения.

Промыслового размера (80 мм по высоте раковины) гребешки достигают в возрасте 9-12 лет. С увеличением возраста доля особей промыслового размера быстро растет (рис. 22). Промысловыми становятся лишь 12,3 % 9-летних особей, в то время как практически все 12-летние особи промыслового размера. К пререкрутам 1 (гребешкам, достигающим промыслового размера на следующий год) относятся около 50 % особей с высотой раковины 70-80 мм и около 5 % – с высотой раковины 60-70 мм. Пререкруты 2 (гребешки, достигающие промыслового размера через 2 года) включают около 10 % особей с высотой раковины 60-70 мм и около 40 % особей с высотой раковины 70-80 мм.

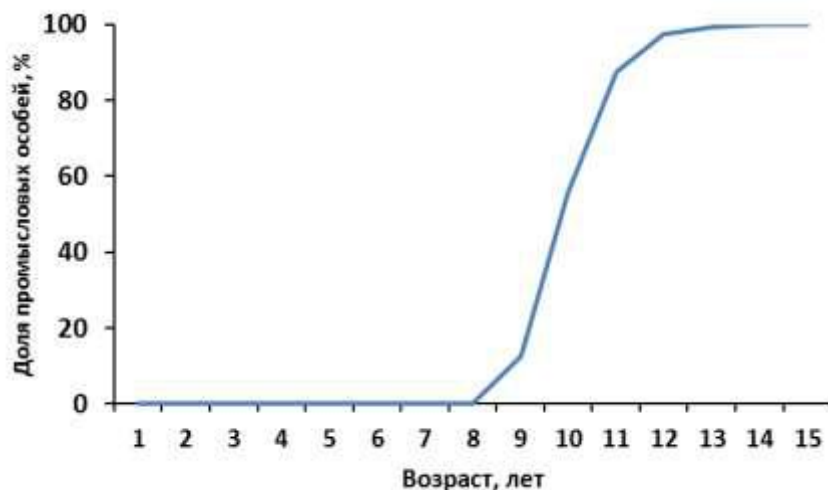


Рис. 22. Доля гребешков, достигающих промыслового размера в различном возрасте

В районах, располагающихся севернее 69° с.ш., минимальный промысловый размер не установлен. По ранее действовавшим Правилам рыболовства к промысловым относили особей с высотой раковины более

60 мм. Такого размера гребешок достигает здесь в возрасте 9-12 лет, т.е. в том же возрасте, что и на более южных скоплениях. К пререкрутам 1 и 2 относятся моллюски размерной группы 50-60 мм. Гребешки, обитающие в глубоководной части Баренцева моря и на поселениях большей части Белого моря, вообще не вырастают до промыслового размера.

Полученные автором параметры роста весьма сходны с таковыми, представленными другими авторами для поселений гребешка в губах Баренцева моря (Ржавский, Буяновский, Бритаев, 2010) и других районах прибрежной зоны Кольского полуострова (Песов, 2008), однако наши исследования позволили уточнить продолжительность жизни гребешка, которая оказалась значительно больше, чем считалось ранее.

3.7.2. Исследование характеристик роста и возраста по двухнедельным чешуйкам на раковине

В ходе изучения роста и возраста гребешка по двухнедельным чешуйкам на раковине по методу, предложенному С.Г. Денисенко (1982, 1989), установлено, что максимальная продолжительность жизни моллюска на разных скоплениях Баренцева моря составляет 17 лет. Предельный размер моллюсков, рассчитанный по уравнению Берталанфи, на Святоносском поселении достигает 158,1 мм, в Воронке Белого моря – 148,9 мм, на Канинской банке – 158,7 мм (табл. 17).

Таблица 17

Средние параметры роста гребешка в уравнении Берталанфи для различных поселений исландского гребешка, возраст которого определен по скульптуре раковины

Скопление	Максимальный возраст, лет	Темп роста	Предельный размер (L_{∞}), мм	K	t_0
<i>Баренцево море</i>					
Святоносское поселение	17	Средний	144,5 ± 8,7	0,184 ± 0,05	1,6 ± 0,18
		Минимальный	131,0 ± 9,3	0,18 ± 0,03	1,72 ± 0,13
		Максимальный	158,1 ± 9,5	0,178 ± 0,05	1,8 ± 0,06
Канинское	16	Средний	125,5 ± 13,5	0,161 ± 0,03	1,68 ± 0,17
		Минимальный	92,2 ± 7,6	0,123 ± 0,25	1,41 ± 0,2
		Максимальный	158,7 ± 13,3	0,138 ± 0,02	1,43 ± 0,21
Канино-Колгуевское	13	Средний	91,15 ± 15,6	0,136 ± 0,02	1,82 ± 0,01
		Минимальный	72,3 ± 12,6	0,15 ± 0,032	1,65 ± 0,4
		Максимальный	110,3 ± 16,8	0,65 ± 0,04	1,99 ± 0,2
<i>Белое море</i>					
Воронка Белого моря	15	Средний	137,3 ± 18,0	0,145 ± 0,03	1,68 ± 0,2
		Минимальный	128,7 ± 16,7	0,192 ± 0,028	1,79 ± 0,16
		Максимальный	148,9 ± 18,4	0,11 ± 0,016	1,66 ± 0,28

Как видно, темп линейного роста гребешков, определенный этим методом, был заметно больше, чем полученный при использовании комбинированного метода. Наиболее высокие значения (более 10 мм в год) на Святоносском поселении наблюдались у моллюсков в возрасте 3-8 лет, на Канинской банке и в Воронке Белого моря – 3-7 лет. Максимальный прирост наблюдался у 4-летних гребешков (рис. 23). После достижения моллюском половой зрелости (7 лет и старше) темп роста снижается незначительно, достигая 5-6 мм в год, и лишь у моллюсков старше 12 лет его величина составляет менее 2 мм.

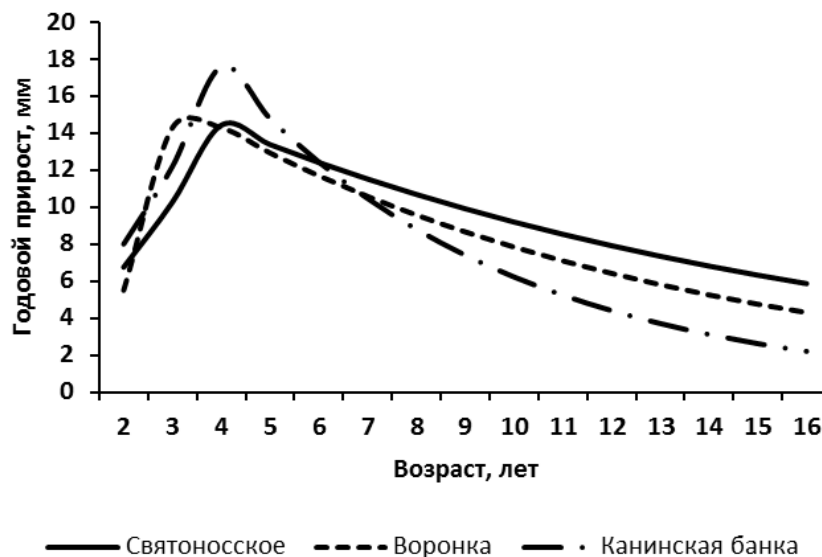


Рис. 23. Годовой линейный прирост высоты раковины гребешка на различных скоплениях Баренцева и Белого морей, определенный по скульптуре на раковине (по методу С.Г. Денисенко)

Основные параметры роста гребешка (предельный размер, темп роста), полученные автором и С.Г. Денисенко (1989) с использованием этого метода, довольно сходны. Величина максимальной продолжительности жизни гребешка также, вероятно, совпадает. Максимальная продолжительность жизни в монографии по биологии исландского гребешка С.Г. Денисенко не приведена. На графике возрастной структуры поселений моллюска в районе архипелага Семь Островов указываются особи в возрасте до 17 лет, а в табл. 12 приведены параметры его роста до 20-летнего возраста. Близкие значения продолжительности жизни у исландского гребешка (20 лет) приведены и в монографии о мировой фауне гребешков (Scallops: Biology, Ecology..., 2006).

Таким образом, величина максимальной продолжительности жизни гребешка при использовании разных методов изучения возраста существенно отличалась: при определении возраста по меткам на лигаменте максимальная продолжительность жизни моллюска оценивалась в 33-

34 года, а по двухнедельным чешуйкам – не более 20 лет. Максимальные значения предельных размеров моллюсков, рассчитанные по уравнению Бергаланфи при использовании обоих методов определения возраста, довольно сходны и хорошо соответствуют максимальным размерам, наблюдаемым в различных поселениях гребешка в Баренцевом и Белом морях (Золотарев, 2003). В то же время темпы линейного роста у моллюсков, возраст которых определяли по двухнедельным чешуйкам на раковине, были значительно выше, чем при использовании комбинированного метода.

Также имелись отличия в параметрах роста моллюска. Очевидно, что один из методов при определении возраста и роста исландского гребешка неправильный.

По мнению автора, при определении возраста моллюска по меткам на лигаменте получают более достоверные данные, объективно описывающие изменения его размерной структуры. Так, на Святоносском поселении в 1991-2011 гг. в размерной структуре гребешка наблюдалось постоянное смещение пика размерной кривой вправо, что обусловлено очень слабым оседанием молоди на 90 % акватории скопления (Золотарев, 2003; Золотарев, 2013а). При этом шаг смещения составлял 1-1,5 мм в год, что примерно соответствует темпу группового роста гребешка, полученному автором при использовании комбинированного метода. Очевидно, что в течение всего периода исследований на Святоносском поселении мы наблюдали поселение нескольких массовых поколений моллюсков, оседание которых произошло по крайней мере за 10 лет до начала исследований, а возраст наиболее старых особей превышал 30 лет.

В то же время возраст гребешков, определенных по скульптуре раковины (двухнедельным чешуйкам), плохо согласуется с приведенными выше наблюдениями. Максимальная продолжительность жизни моллюсков, определяемая этим методом, по материалам автора и литературным данным, не превышает 20 лет. Таким образом, в 1987-2013 гг. мы должны были бы наблюдать полную смену популяции, однако на протяжении всего периода исследований этого не отмечено.

Вероятнее всего, метод определения возраста по скульптуре раковины достаточно объективно описывает возраст только в первые 8-9 лет жизни, когда темп роста моллюсков довольно высок и на раковине хорошо видны двухнедельные чешуйки. У моллюсков старше 10 лет двухнедельные чешуйки наслаиваются друг на друга из-за снижения темпа роста, что не позволяет адекватно оценить возраст особей старшего возраста. Недостоверность определения возраста путем подсчета чешуек на раковине установлена и для дальневосточных гребешков (Силина, 1978).

Экспериментальное исследование роста исландского гребешка проведено только для молоди в возрасте до 3 лет (Wallace, Reinses, 1985). Искусственное выращивание гребешка в течение нескольких десятилетий в условиях марикультуры весьма трудоемко и никем не производилось.

Таким образом, достоверно установленных возрастных регистрирующих структур на протяжении всей жизни гребешка в настоящее время нет. При сравнении двух методов определения возраста исландского гребешка метод подсчета меток на лигаменте следует считать наиболее соответствующим реальным наблюдениям. В связи с этим для дальнейшего анализа характеристик линейного роста гребешка автором использованы данные, полученные только этим методом.

Как показано выше, рост гребешка в разных поселениях Баренцева и Белого морей отличается. В Баренцевом море он, по-видимому, определяется гидрологическими условиями, в первую очередь температурным режимом вод. На обширном мелководье в юго-восточной части моря основные параметры роста гребешка в целом уменьшаются с запада на восток. Предельный размер раковины и темп линейного роста существенно (но не радикально) снижается в районах восточнее $42-43^{\circ}$ в.д. и севернее 72° с.ш., где температура воды у дна в самый теплый период года не превышает 3°C , а зимой достигает отрицательных значений (Introduction to the Varents..., 2011). Наиболее высокий темп роста, максимальная продолжительность жизни и наибольшие предельные размеры моллюсков обнаружены у гребешка, обитающего на скоплении в районе м. Святой Нос.

В характеристиках темпа линейного роста гребешка, обитающего в разных районах Белого моря – Воронке и Онежском заливе, наблюдаются большие различия. В Воронке рост моллюсков практически не отличается от такового в Баренцевом море, в то время как в Онежском заливе встречается только медленно растущий гребешок. По мнению автора, основной причиной таких различий является разница в солености вод – на большей части акватории Белого моря она значительно ниже, чем в Баренцевом море, а в водах Воронки близка к таковой в Баренцевом море (Пантюлин, 1974; Елисов, 1997; Золотарев, Менис, Самохина, 2011).

Обычно вычисления параметров роста по уравнению Бергаланфи позволяют получить усредненную характеристику роста. Возраст организма с их помощью можно оценить весьма приблизительно, так как темпы роста одновозрастных особей изменяются в широком диапазоне. Используя полученные автором размерно-возрастные ключи, можно рассчитывать возрастную структуру гребешка в поселении по размерному составу, как это было сделано для азово-черноморской хамсы (Размерно-возрастной ключ..., 2010). Конечно, для получения результата, наиболее приближен-

ного к реальной возрастной структуре, необходимо регулярное пополнение материала, применяемого для расчетов.

Методика изучения возрастной структуры у исландского гребешка по размерному составу, основанная на свойстве нормального распределения вариаций высоты раковины одновозрастных особей, использована впервые для изучения роста такого долгоживущего вида. Однако она достаточно широко применяется для других видов беспозвоночных, особенно короткоживущих ракообразных, не имеющих возрастных меток (Siegel, Loeb, 1995; Siegel, 2000).

Таким образом, проведенные исследования линейного роста гребешка Баренцева и Белого морей подтвердили довольно низкий темп его линейного роста. Установлено, что продолжительность жизни гребешка значительно больше, чем представлялось до настоящего времени. Большая продолжительность жизни исландского гребешка и довольно значительный размер его раковины обеспечивают возможность формирования скоплений высокой плотности и их стабильность во времени. Такие скопления могут иметь промысловое значение, однако низкий темп линейного роста обуславливает их небольшую продуктивность и уязвимость от промысла.

3.7.3. Массовый рост

Закономерность соотношения «возраст-общая масса тела» у исландского гребешка характеризуется неоднородностью. График этой зависимости имеет очень широкий диапазон изменчивости: она резко возрастает с увеличением возраста моллюска, а максимальная и минимальная масса одновозрастных моллюсков отличаются в три-четыре раза (рис. 24). Закономерность изменений прироста массы моллюска в течение его жизни была сходна с таковой для линейного роста, однако период максимального темпа прироста его массы имеет больший временной промежуток (рис. 25).

Наибольший прирост массы среди моллюсков со средним темпом роста (более 10 г в год) наблюдается в возрасте 6-13 лет, у быстрорастущих особей – в возрасте 5-18 лет. У моллюсков с низким темпом роста прирост общей массы в течение всей жизни не превышает 6 г в год. Средний годовой прирост массы для моллюсков промыслового размера (крупнее 8 см) в среднем составляет около 13 г (20 % от общей массы), снижаясь к 20-летнему возрасту до 4 г (2 % от общей массы).

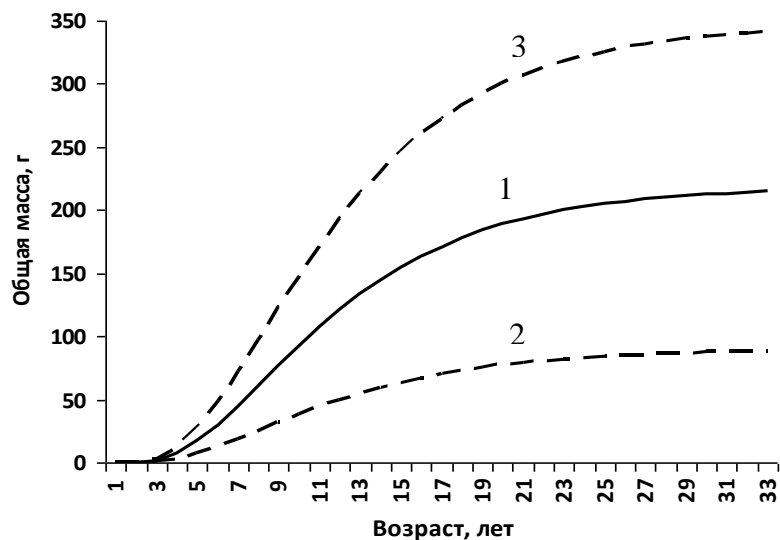


Рис. 24. Рост общей массы исландского гребешка на Святоносском поселении:
1 – средние показатели, 2, 3 – минимальные и максимальные значения

Прирост массы у гребешков, обитающих на разных скоплениях, довольно сильно отличается, что обусловлено различиями в темпах линейного роста. Наибольшие приросты массы наблюдаются на скоплениях, располагающихся в южной части Баренцева моря и Воронке Белого моря. Наименьшие приросты характерны для района Бассейна Белого моря и глубоководной части Баренцева моря. В прибрежной зоне архипелага Новая Земля и у архипелага Шпицберген темп прироста массы больше, чем в Бассейне Белого моря и глубоководной части Белого моря, но существенно меньше, чем на поселениях южной части Баренцева моря.

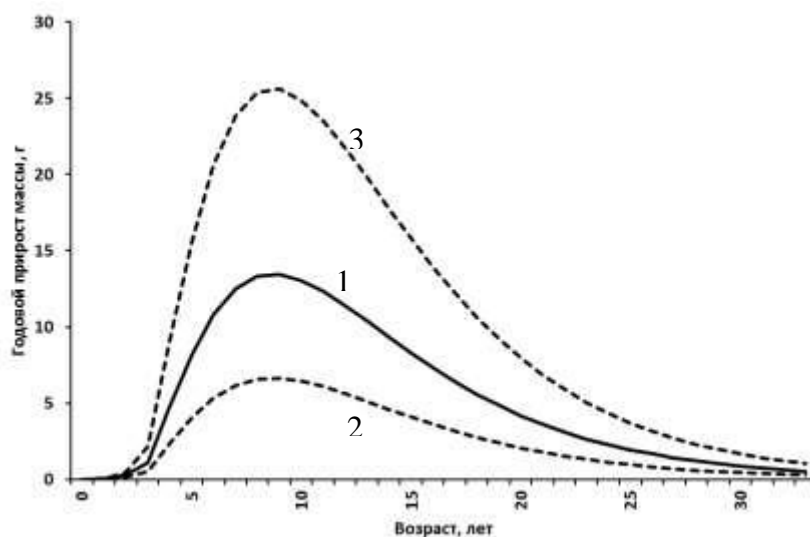


Рис. 25. Изменения темпа роста общей массы исландского гребешка на Святоносском поселении:
1 – средние показатели, 2, 3 – минимальные и максимальные значения

Небольшой прирост массы гребешка (особенно у особей старше 20 лет) подтверждает низкую продуктивность скоплений. Значительная часть прироста общей массы моллюска определяется приростом массы его гонады, в то время как мускул, представляющий наибольший интерес для промысла, растет медленно.

Для увеличения выхода продукции представляется целесообразным использование наряду с мускулом гонады гребешка, что обеспечит увеличение выхода продукции из улова почти вдвое. Такая продукция уже давно выпускается европейскими и американскими гребешколовными судами. Для ее выработки на российских промысловых судах необходимо устанавливать дополнительное технологическое оборудование.

3.8. Болезни

Двустворчатые моллюски подвержены многочисленным заболеваниям, вызываемым паразитическими организмами – вирусами, бактериями, грибками. В настоящее время в основном изучены болезни, имеющие экономическое значение при искусственном культивировании гидробионтов (Report..., 2004; McGladdery, Bower, Getchell, 2006; Scallops: biology ecology..., 2006). Установлено, что болезни негативно влияют на жизнедеятельность гребешков, ухудшая кондиции моллюсков и увеличивая их смертность. Так, уровень смертности гребешков *Pecten novae zelandiae* от воздействия внутриклеточных паразитов оценивается в 23-39 % от общей численности (Bull, 1976; Epizootiological study of..., 1991). Периодически возникающие эпизоотии на плантациях искусственного выращивания гребешка приводят к практически полной гибели всего урожая и наносят большой экономический ущерб.

Болезни исландского гребешка изучены слабо. Известно, что губки рода *Slyona* могут перфорировать раковину моллюска, вызывая ее утолщение (Денисенко, 1989). Болезнь наблюдается на локальных участках и ухудшает подвижность моллюсков, но к массовой гибели моллюсков не приводит.

Во время биологического анализа гребешка замечено, что у некоторых моллюсков мягкие ткани имеют клинические признаки болезни, отличаясь от нормального состояния меньшим размером мускула и гонады (вплоть до их дистрофии) изменением обычного цвета и размера (рис. 26). У моллюсков с наиболее выраженными признаками болезни определить пол было невозможно из-за слабой выраженности цвета гонады.

Доля мускула в общей массе тела таких моллюсков значительно снижалась – иногда до 3 %, при нормальном содержании – 10-15 %. Для гонад наблюдались сходные соотношения. Мантия у больных гребешков

была дряблой и тонкой, на мантии и жабрах часто отмечался слой слизи. Эти признаки наблюдались у самцов и самок в равной степени. Не вполне ясно, существует ли сезонность появления моллюсков с остановкой роста и «обратным ростом», однако в осенний период (октябрь-ноябрь) доля таких особей возрастала. Можно предположить, что болезнь начинается в весенний период, когда происходят резкие физиологические изменения в организме гребешка из-за преднерестового состояния.

Раковина моллюсков с признаками дистрофии мягкого тела перестает расти, однако моллюск остается жизнеспособным. У большей части больных особей фактические размеры уменьшаются, так как ростовые отметки откладываются в сторону макушки, т.е. в направлении, противоположном нормальному направлению роста моллюска (рис. 27).

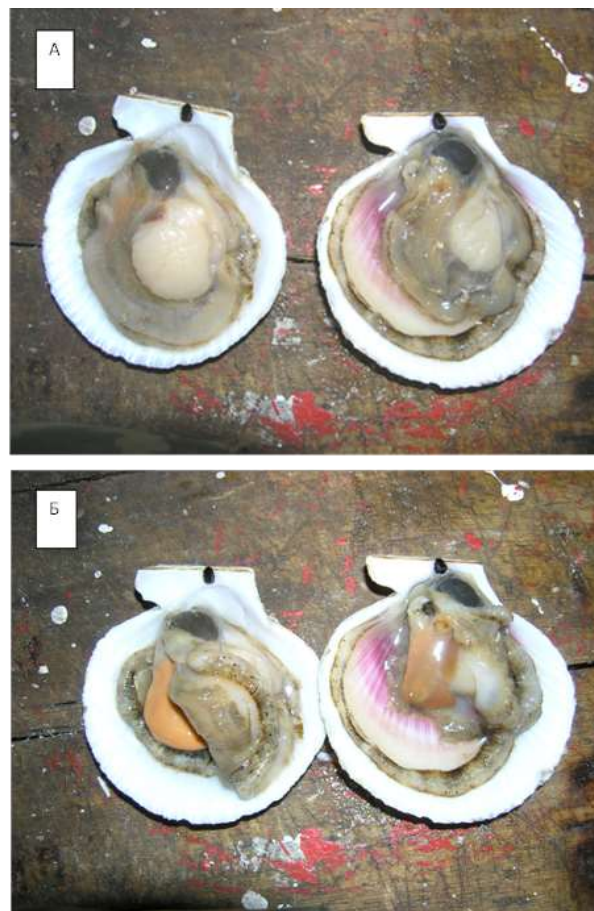


Рис. 26. Гребешок со снятой верхней створкой: слева – без признаков заболевания, справа – с признаками заболевания. Хорошо видна разница в диаметре мускула (А), мантия отвернута, просматриваются оранжевые гонады самок клинически здорового и коричневые – больного моллюсков (Б)

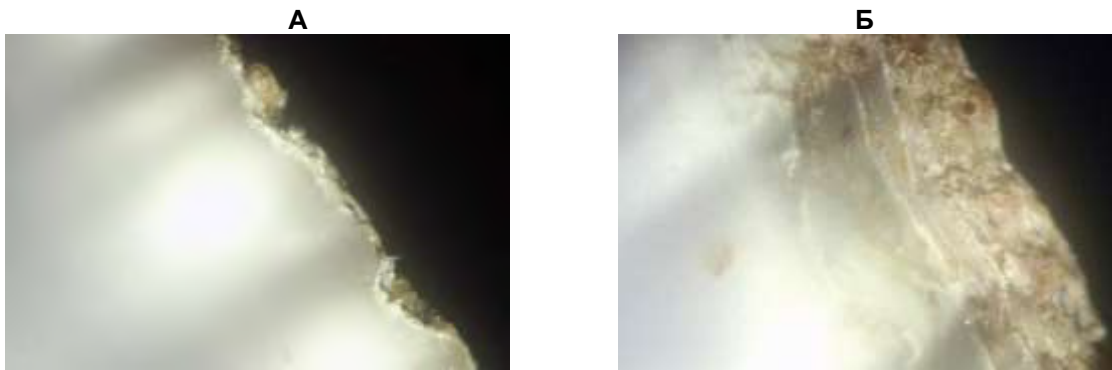


Рис. 27. Фото внутреннего нижнего края раковины нормально растущего гребешка (А) и гребешка с «обратным ростом» (Б)

Таких особей мы называли гребешки с «обратным ростом». Явление «обратного роста» обнаружено у моллюсков с высотой раковины от 60 до 120 мм и у особей меньшего размера не встречалось. Ростовые отметки на внутренней стороне раковины у больных моллюсков по внешнему виду были сходны с нормальными ростовыми отметками на наружной стороне раковины. Поэтому автором выдвинуто предположение, что они откладываются моллюском с той же периодичностью, что и при нормальном росте – примерно один раз в 2 нед. (Денисенко, 1989) и по этим отметкам можно оценить продолжительность жизни моллюска после остановки роста раковины. Максимальное количество двухнедельных отметок при «обратном росте» в наших пробах достигало 50. Соответственно наибольшая длительность остановки роста составляла около 25 месяцев. Таким образом, после остановки роста раковины продолжительность жизни моллюска может немного превышать два года.

Моллюски с клиническими признаками болезни (истощение мягкого тела, остановка роста раковины или ее «обратный рост») встречались на всех поселениях гребешка Баренцева моря. Их доля в 1996-2002 гг. была небольшой, варьируя от 1,5 до 5 %. В 2003-2014 гг. доля таких моллюсков в прибрежных скоплениях увеличилась до 14 %, а на отдельных участках – до 30 %. Наибольшая доля моллюсков с признаками заболевания наблюдалась в Прибрежном поселении, на северо-восточном участке и в западной части центрального участка Святоносского поселения, что свидетельствует об эпизоотии по этому заболеванию в поселениях (подробная карта поселений дана в гл. 4). В то же время на других поселениях Баренцева моря, в Воронке Белого моря, а также в губах и заливах доля моллюсков, имеющих клинические признаки болезни, была значительно меньшей и составляла от 1 до 5 % численности крупных моллюсков.

Изучение гистологических срезов мантии, жабр, гонад и мускула гребешков с признаками болезни, проведенное сотрудниками ПИНРО Т.А. Карасевой и А.С. Блохиной (Прищеп), выявило во всех органах мол-

люска однотипные изменения – некроз тканей, при котором явления жизнедеятельности сочетаются с дистрофическими процессами и гибелью клеток. Исследования, проведенные с помощью гистологических методов, позволили установить, что на поперечных срезах ткани участки некроза имеют вид небольших очагов. В то же время на продольных срезах видно, что очаг поражения вытянут и имеет достаточно большую протяженность. В прилежащих тканях, окружающих очаг некроза, наблюдались признаки дистрофии.

В тканях больных гребешков обнаружены паразиты, относящиеся к простейшим и грибам. В местах локализации паразитов ткани гребешка подвергались глубокому некрозу, а в прилежащих к ним тканях наблюдались дистрофические изменения (Золотарев, Карасева, Карасев, 2004; Золотарев, Карасева, 2006; Блохина, 2010, 2011, 2013).

Из всех органов гребешков наиболее подвержены поражению паразитами гонады. Часто исследуемую ткань больных моллюсков нельзя было идентифицировать, поскольку она находилась в состоянии некробиоза вплоть до полного распада, при этом в гонаде сохранялись лишь отдельные волокна соединительной ткани и небольшие островки живых клеток. Интересно отметить, что в гонадах клинически здоровых гребешков также имеются небольшие участки некроза (Золотарев, Карасева, 2006).

Патологические поражения у моллюсков с признаками болезни наблюдаются практически во всех органах и тканях, что предполагает системный характер заболевания. Некрозу в большей степени подвержены те органы, в которых значительна доля соединительной ткани – мускул, гонады, мантия, пищеварительный тракт. В очагах некробиоза мускула обнаружены клетки *Rhynchodida*-подобных инфузорий овальной или вытянутой формы, которые локализовались в основном между волокнами мышечной ткани (Блохина, 2011). При этом мышечные волокна, окружающие очаги скопления паразитов, выглядели дистрофичными, часто отсутствовала их поперечная исчерченность. Кроме этого, в некротических полостях отмечались разноразмерные круглые и полиморфные спорангии и одноядерные клетки неуставленного систематического положения, которые располагались как внутриклеточно, так и между мышечными волокнами. Несмотря на значительные повреждения, в тканях моллюсков признаки воспаления и фагоцитирующие клетки не обнаруживались. Также не отмечено признаков иммунного ответа организма на патогенные микроорганизмы, что дает основание говорить об анемии, развивающейся у моллюсков вследствие заболевания.

Изучение состава микрофлоры больных гребешков с помощью посева на питательные среды выявило 22 культуры микроорганизмов, из которых семь являлись сапрофитными бактериями родов *Alcaligenes* и

Acinetobacter, три – дрожжеподобными грибами, четыре – мицелиальными грибами и восемь – неидентифицированными микроорганизмами. Основное значение в микробном пейзаже имели простейшие микроорганизмы. Они обнаружены во всех мазках-отпечатках и представлены инфузориоподобными организмами и имели сходство с *Uronema* sp. и *Rhynchodida*-подобными инфузориями. Среди мицелиальных грибов три культуры являлись *Aspergillus* sp., который относится к митоспоровым грибам, класс *Hyphomycetes*.

Из мускула гребешка губы Ура была выделена грибная культура, идентифицированная как *Penicillium citrinum*, а также несколько бактериальных культур, относящихся к родам *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Proteus*. Одна культура гриба была отнесена к митоспоровым грибам рода *Coelomycetes*. Из мускула и гонад больных гребешков также были выделены специфические культуры, имеющие вид светлых кристаллов. Тестирование этих культур в Государственном институте стандартов биоветпрепаратов (ВГИНТИ) не подтвердило их принадлежность к грибам, поэтому они отнесены к группе простейших неопределенного систематического положения – *Protozoa incertae sedis*.

Анализ мазков-отпечатков мускула и гонад больных и клинически здоровых гребешков выявил бактерии, представленные грамотрицательными палочками и кокками, псевдомицелиями дрожжеподобных грибов, несептированными гифами и крупными круглыми спорами низших грибов. Они были обнаружены во всех мазках-отпечатках и представлены гифами, различными спорами и мицелиальными структурами. Полиморфность клеток говорит о том, что в тканях гребешка протекает определенный цикл или этап развития данного микроорганизма. Микроскопическая спороносная структура имеет большое сходство с мицелием грибов. Однако классическое строение гиф, свойственное мицелиальным грибам, не просматривается даже при максимальном увеличении светового микроскопа.

Таким образом, доминирующую группу в микрофлоре больных гребешков составляли бактерии, простейшие организмы и грибы, которые были обнаружены у всех исследованных моллюсков. Предполагается, что в возникновении и развитии болезни наиболее важную этиологическую роль имеют простейшие – патогенные *Rhynchodida*-подобные инфузории, инфузории *Uronema* sp. и микроорганизмы *Protozoa incertae sedis*.

Гистологические и микробиологические исследования свидетельствуют о значительно большем распространении болезни, протекающей у моллюсков без клинических признаков. Можно достаточно обоснованно считать, что практически все гребешки в Баренцевом море болеют грибковыми заболеваниями в скрытой форме (Золотарев, Карасева, 2006; Блохина, 2013). Однако наличие болезнетворных организмов у моллюсков без

клинических признаков болезни не препятствует нормальной жизнедеятельности гребешков и не опасно для использования их в пищу человеком.

Очевидно, что болезнь гребешка является одним из факторов естественной смертности. Она имеет продолжительный латентный период, а развитие симптомов происходит в течение длительного времени. Ее интенсивность в 2003-2013 гг. увеличилась. Очень высокий уровень заболевших гребешков наблюдается на значительной части акватории промыслового скопления в районе м. Святой Нос и прибрежной зоне Кольского п-ова, здесь проявляются признаки эпизоотии. В то же время на остальных поселениях гребешка клинические признаки болезни отмечаются у небольшой части моллюсков. Увеличение естественной смертности гребешка от болезни на отдельных участках поселений в Баренцевом море в последние годы совпадает со снижением промыслового запаса на них (Золотарев, 2006, 2012а). Очевидно, что болезнь является одним из важнейших факторов, определяющих состояние запаса гребешка.

Зараженность гребешка губкой *Clyopa* sp. во время проведения наших исследований была относительно небольшой. Моллюски, перфорированные губкой, в ходе исследований ПИНРО встречались на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря. Доля заболевших гребешков здесь обычно была небольшой – не более 0,1 % от общей численности. Чрезмерного утолщения раковины не отмечено. По мнению автора, это заболевание не оказывает существенного воздействия на состояние запаса гребешка.

3.9. Генетические особенности поселений в Баренцевом море

Генетические методы являются одними из самых современных методов исследований. С их помощью можно наиболее достоверно установить популяционную структуру вида. Изучение генетических особенностей морских беспозвоночных обычно проводится методами изучения состава всей ДНК, состава белков (аллозимный метод) и анализом микросателлитов. Наиболее трудоемким является метод анализа всей ДНК. Аллозимный метод более прост в применении. При анализе используют в первую очередь фенетические признаки, такие как разнообразие белков. Анализ микросателлитов у беспозвоночных проводится реже. Этот метод применялся российскими исследователями для анализа популяционных признаков камчатского краба в Баренцевом море (Исследование популяционной структуры..., 2005).

Наиболее ранние публикации, касающиеся генетики пектинид, появились в 1970-е годы (Beaumont, Gruffydd, 1974, 1975; Mathers, 1975).

Установлено, что исландский гребешок имеет 19 пар хромосом, что характерно и для некоторых других видов гребешков.

В начале 1990-х годов изучена популяционная структура исландского гребешка в районах о-ва Ян-Майен, архипелага Шпицберген и прибрежной зоны Норвегии, с использованием четырех аллозимных локусов белковых ферментов (Fevolden, 1989, 1992). Выявлено, что поселения гребешка достаточно сходны, но имеют определенные генетические различия. В ходе дальнейших исследований (Galand, Fevolden, 2000) установлена генетическая разнородность поселений гребешка на значительно большей акватории, включающей и район Канинской банки Баренцева моря. Подтверждено, что поселения гребешка являются генетически структурированными. Поселение из района м. Канин Нос оказалось наиболее сходно с таковым из района о-ва Медвежий. Реликтовое поселение гребешка из южной части Норвегии (Fauskangerpollen) признано наиболее отличающимся от других.

Российские генетические исследования исландского гребешка малочисленны из-за их недостаточного финансирования. В 2002 г. с участием автора собран и проанализирован материал из района Канинской банки (Генетическое разнообразие исландского..., 2006). Был проведен генетический анализ 100 особей, собранных на глубинах 82-83 м.

В ходе генетического анализа изучены аллозимы девяти ферментов – аспаратаминотрансферазы (*AAT-1*, *AAT-2*), изоцитратдегидрогеназы (*IDHP-1*, *IDHP-2*, *IDHP-3*), лейцинаминопептидазы (*LAP-2*) малатдегидрогеназы (*MDH-1*), общего белка (*GP-1*), супероксиддисмутазы (*SOD-1*, *SOD-2*), фосфоглюкомутаза (*PGM-1*, *PGM-2*), глюкозофосфатизомеразы (*GPI*), эстеразы (*EST-1*), кодируемых 14 генами.

Все исследованные локусы оказались полиморфными, причем в случае *PGM-1*, *GPI* и *EST-1* из-за большого числа аллелей наблюдаемая картина полиморфизма оказалась настолько сложной, что ее не смогли расшифровать. Для локуса *LAP-2* также не удалось разработать хорошо воспроизводимую методику гистохимического окрашивания.

Аллели остальных 10 генов проанализированы полностью. В трех из них отмечены три альтернативных аллеля, в одном – четыре, остальные представляли собой двухаллельную систему (табл. 17). Значимых отклонений от равновесия Харди-Вайнберга для всех 10 изученных локусов не выявлено, что свидетельствует о правильной интерпретации результатов электрофореза.

Сравнение полученных и литературных данных по району Канинской банки (Galand, Fevolden, 2000) по трем локусам (*MDH-1*, *PGM-2*, *SOD-2*) показало, что в обеих выборках, по всей видимости, присутствует один и тот же набор аллелей. Различия в частотах аллелей между выбор-

ками были значимыми ($p < 0,001$) для локусов *MDH-1* и *PGM-2* и незначимыми – для локуса *SOD-2*.

Таким образом, в ходе отечественных генетических исследований исландского гребешка выявлено десять ранее неизвестных полиморфных локусов и адекватно интерпретированы результаты электрофореза семи из них. Показано, что для вида характерен высокий уровень разнообразия по генам, кодирующим белки. Это позволяет в будущем проводить анализ популяционной структуры без применения громоздких и дорогостоящих методик, связанных с полным анализом ДНК.

Таблица 17

Частоты аллелей генов, кодирующих белки, в выборках исландского гребешка

Локус	Частота аллелей	
	Наши данные	Литературные данные (Galand, Fevolden, 2000)
<i>AAT-1</i>	0,485	-
<i>AAT-1</i>	0,515	-
<i>AAT-2</i>	0,885	-
<i>AAT-2</i>	0,115	-
<i>IDHP-1</i>	0,990	-
<i>IDHP-1</i>	0,010	-
<i>IDHP-2</i>	0,885	-
<i>IDHP-2</i>	0,010	-
<i>IDHP-2</i>	0,105	-
<i>IDHP-3</i>	0,965	-
<i>IDHP-3</i>	0,035	-
<i>MDH-1</i>	0,487	0,683
<i>MDH-1</i>	0,278	0,183
<i>MDH-1</i>	0,235	0,133
<i>GP-1</i>	0,690	-
<i>GP-1</i>	0,310	-
<i>SOD-1</i>	0,605	-
<i>SOD-1</i>	0,345	-
<i>SOD-1</i>	0,050	-
<i>SOD-2</i>	0,790	0,845
<i>SOD-2</i>	0,130	0,084
<i>SOD-2</i>	0,080	0,071
<i>PGM-2</i>	0,673	0,689
<i>PGM-2</i>	0,112	0,211
<i>PGM-2</i>	0,041	0,004
<i>PGM-2</i>	0,174	0,096

4. СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ

Исследование пространственной (хорологической), размерной, возрастной и половой структур является важным компонентом изучения био-

логии промысловых видов. Кроме этих основных видов структур, которые изучались у исландского гребешка Баренцева и Белого морей в течение всего периода исследований, мы также можем выявить их фенотипическую структуру, поскольку у гребешка выделено несколько фенотипов окраски раковины. Результаты многолетних исследований различных видов структуры гребешка в Баренцевом и Белом морях и их динамики приведены ниже.

4.1. Пространственная структура поселений

Исландский гребешок встречается практически на всей акватории Баренцева моря на глубинах до 500 м (Денисенко, 1989). По нашим данным, в Белом море гребешок обитает лишь в отдельных районах. Плотность поселений неоднородна. Имеются скопления, на которых плотность распределения гребешка значительно более высокая, чем на окружающей акватории. Между скоплениями плотность распределения моллюсков значительно меньше, чем на акватории скоплений или гребешки вообще отсутствуют. Скопления гребешка имеют достаточно четкие границы, что подтверждается многолетними исследованиями распределения моллюска. Представляется, что образование скоплений может быть обусловлено как особенностями рельефа дна, обеспечивающими лучшие условия для оседания личинок, так и поведением этих моллюсков – их способностью к плаванию. По мнению автора, участки, на которых плотность распределения гребешка заметно больше фоновых значений, следует именовать скоплениями, а участки с однородной низкой плотностью распределения – поселениями. Лишь одно скопление, располагающееся в районе м. Святой Нос, автор традиционно называет Святоносским поселением.

В Баренцевом море скопления гребешка располагаются только на мелководье в диапазоне глубин от 10 до 130 м. На глубинах более 150 м гребешок встречается единично (хотя и неравномерно) и не образует скоплений, поэтому мы считаем, что в глубоководной части моря имеются лишь поселения гребешка.

Скопления гребешка, имеющие потенциально промысловое значение, приурочены к обширным участкам мелководной зоны Баренцева моря, располагающимся в основном в восточной и юго-восточной частях моря, прибрежной зоне Кольского п-ова и Медвежинско-Шпицбергенском районе. Нижняя граница скоплений обычно не опускается ниже 100 м и лишь в отдельных случаях доходит до 130 м. В Белом море скопления имеются в районах Воронки и Горла, а также в Онежском заливе на глубинах от 20 до 60 м.

Наиболее крупные скопления гребешка (автор называл их поселениями) впервые описаны в монографии С.Г. Денисенко (1989). На акватории Баренцевоморского бассейна им описано 23 крупных скопления (в Баренцевом море – 16, Медвежинско-Шпицбергенском районе – 7).

В ходе исследований ПИНРО было выделено восемь крупных скоплений гребешка в Баренцевом море, десять – в районе архипелага Шпицберген и три – в Белом море (рис. 28). Небольшие скопления имеются и в многочисленных бухтах и заливах Баренцева моря. Границы скоплений были довольно стабильны в период исследований.

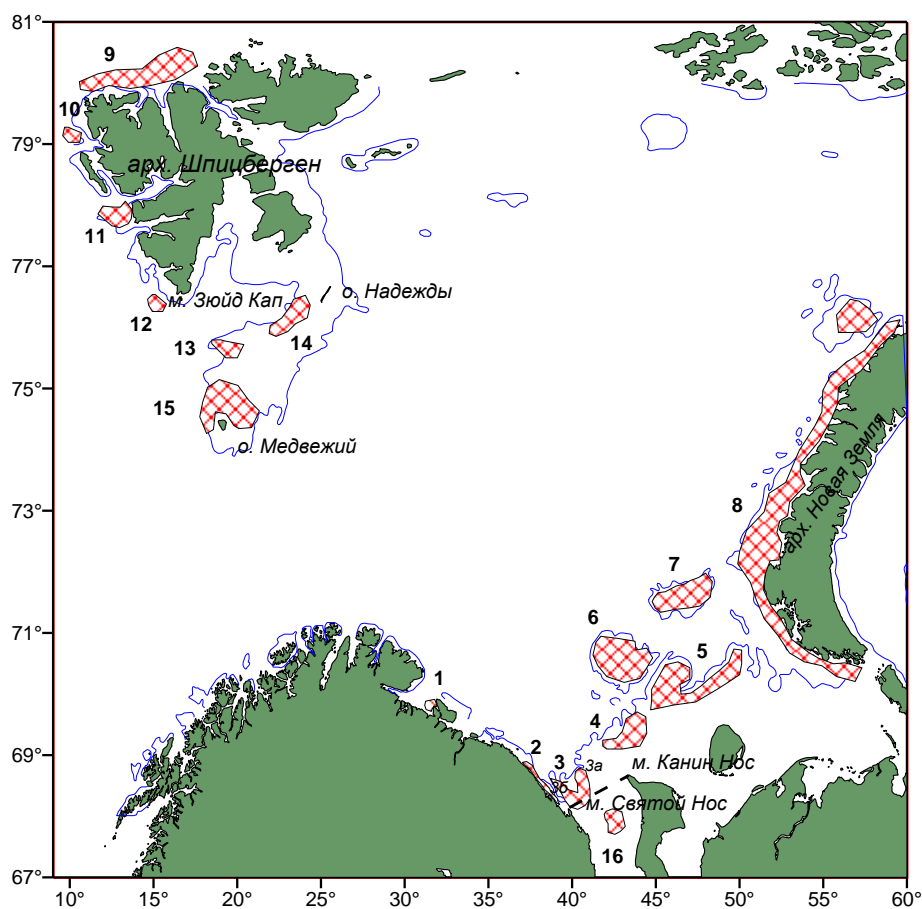


Рис. 28. Основные мелководные скопления гребешка Баренцева моря: 1 – Варангер-фьорд; 2 – Прибрежное; 3 – Святоносское поселение (3а – северо-восточный участок; 3б – центральный участок); 4 – Канинское; 5 – Канино-Колгуевское; 6 – Северо-Канинское; 7 – Гусиной банки; 8 – Новоземельское; скопления района архипелага Шпицберген (9 – Северное; 10 – о-в Амстердам; 11 – Ис-фьорд; 12 – Зюйдкапское; 13 – Северо-Медвежинское; 14 – о-в Надежды; 15 – Медвежинское) и северной части Белого моря (16 – скопление в районе Воронки). Тонкой голубой линией обозначена изобата 100 м; штриховая линия – граница между Баренцевым и Белым морями

Ниже приведены краткая характеристика местоположения крупных скоплений гребешка Баренцева и Белого морей, их площади, особенности гидрологии и грунтовых условий в районах их расположения.

4.1.1. Основные скопления в Баренцевом море

Прибрежные скопления Кольского п-ова. В прибрежной зоне Кольского полуострова выделены два скопления гребешка – скопление в Варангер-фьорде и Прибрежное скопление, располагающееся на участке от архипелага Семь Островов до м. Святой Нос на глубинах 45-100 м.

В открытой части моря на участке от полуострова Рыбачий до архипелага Семь Островов поселений гребешка не обнаружено. Площадь скопления гребешка в Варангер-фьорде составляет 123 км², Прибрежного скопления – 199 км².

Скопления располагаются в зоне влияния прибрежной ветви Мурманского течения. Температура воды здесь в зимнее время в западных районах составляет 2-3 °С, в восточных варьирует от –1 °С в холодные годы до +1 °С в теплые. Максимальная температура наблюдается в сентябре и вдоль всего побережья составляет 8-9 °С (Introduction to the Barents..., 2011).

Грунт в прибрежной зоне Кольского полуострова в основном представлен щебнем с валунами, а в районах обоих скоплений гребешка – песчаный с примесью ракушки и гравия. При наблюдениях с помощью подводного телевидения на акватории Прибрежного скопления выявлены участки каменистых грунтов, мало пригодные для драгового промысла гребешка. Они находятся на участке от о-ва Восточная Лица до о-ва Нокуев и составляют около 50 % от обследованной площади (Калугин, Сенников, 1991).

Святоносское поселение. Располагается в Восточном Прибрежном районе на глубинах от 65 до 105 м. Суммарная площадь Святоносского поселения составляет 2013 км².

Скопление распределяется частично в Исключительной экономической зоне РФ (ИЭЗ РФ), частично – в пределах территориальных вод РФ. Разделяется каньонами с глубинами 100-130 м на три участка:

- северный участок, площадь поселения гребешка 20 км².
- северо-восточный участок, площадь поселения гребешка 648 км².
- центральный участок, площадь поселения гребешка 1 345 км², в том числе в ИЭЗ РФ – 516 км², в территориальных водах РФ – 829 км².

Преобладающим типом грунтов в районе Святоносского поселения является песок с примесью ракушки. В уловах драгами постоянно встречаются отдельные крупные (до 1,5 м в диаметре) валуны. На большей части Святоносского поселения имеются удобные площадки для промысла драгами шириной до 5 м. Участки с валунами, препятствующими промыслу, располагаются в северной и крайней восточной частях центрального участка.

Основное течение, проходящее в прибрежной зоне Кольского п-ова, – прибрежная ветвь Мурманского течения. Скорость этого течения – 1,5-2,0 уз. Температура воды в пределах скопления в придонном слое имеет годовую амплитуду колебаний около 8 °С. Минимальные значения температуры наблюдаются в марте-апреле, составляя около –1 °С, в теплые годы – до 1 °С. Максимальная температура наблюдается в сентябре-октябре. Ее среднемноголетнее значение в Западном Прибрежном районе составляет около 9 °С, Восточном Прибрежном районе – около 6 °С. В теплые годы эти значения на 1-2 °С выше. В 2005-2015 гг. средняя температура воды постоянно превышала норму на 1,5-2,0 °С.

Канинское скопление. Скопление располагается на глубинах от 56 до 110 м, в основном в центральной и северной частях района Канинской банки. Оно достаточно хорошо отделено от других скоплений гребешка, однако в своей западной части распространяется на акваторию Восточного Прибрежного района и Мурманского мелководья, примыкая к Святоносскому поселению. Площадь скопления составляет около 3 500 км².

Гидрологический режим сходен с таковым в прибрежной зоне. Максимальная температура воды в придонном слое наблюдается в сентябре: в южной части района – до 6 °С (в теплые годы – до 7 °С), в северной – до 3,9 °С. Зимой температура отрицательная, лишь в теплые годы она достигает 1 °С. В северной части скопления проходит Канинское течение, отделяющееся от Основной ветви Мурманского течения, в южной части района – Прибрежное течение.

На большей части скопления преобладает илистый песок с многочисленными небольшими валунами диаметром 10-15 см. На скоплении возможна работа большими промысловыми драгами шириной 5 м, однако камни и валуны значительно осложняют процесс промысла и переработки гребешка.

Канино-Колгуевское скопление. Скопление гребешка на Канино-Колгуевском мелководье занимает практически всю акваторию районов Канино-Колгуевского мелководья, северного склона Канино-Колгуевского мелководья и Колгуевский район на глубинах от 26 до 116 м. Его площадь – наибольшая из всех поселений гребешка Баренцева моря – составляет около 24 тыс. км².

Температура воды на основной части акватории скопления гребешка имеет низкие значения практически в течение всего года. Незначительное отепляющее воздействие оказывают ветвь Канинского течения и часть Мурманского течения. Сезонные изменения температуры воды в придонном слое относительно небольшие. Минимальные значения наблюдаются в марте-апреле, когда вся толща воды имеет отрицательную температуру, близкую к температуре замерзания. В мае начинается прогрев вод.

Наибольшие значения температуры воды в придонном слое наблюдаются в октябре-ноябре. Их среднемноголетнее значение составляет около 2 °С, в теплые годы достигает 4 °С. Существенное охлаждение воды наступает уже в декабре.

На северном склоне Канино-Колгуевского мелководья до глубины 100 м преобладают песчаные грунты, глубже – илистый песок. В районе Канино-Колгуевского мелководья дно покрыто в основном песчаным грунтом. В песке встречается немного ракуши, гравия, гальки, отдельные валуны. Грунт на большей части поселения удобен для проведения драгирований.

Северо-Канинское скопление. Гребешок отмечен практически на всей акватории Северо-Канинской банки на глубинах от 56 до 128 м. Общая площадь скопления составляет около 6 тыс. км².

Банка лежит на пути движения теплых вод основной ветви теплого Мурманского течения, в значительной степени отепляющего склоны банки. Температура воды в придонном слое подвержена большим сезонным изменениям. Зимой вода сильно выхолаживается из-за ослабления течения, в холодные годы практически до температуры замерзания. Придонные воды прогреваются медленно – в августе температура составляет около 1 °С. Прогрев начинается осенью, к началу ноября достигает максимума. Среднемноголетняя максимальная температура составляет 2,7 °С в западной части и 2,2 °С в восточной. Температура воды на склонах во все сезоны больше, чем на самой банке. Наибольшая разница наблюдается зимой, когда температура воды на банке понижается до отрицательной, а на западном склоне не понижается ниже 0,5-0,7 °С.

На большей части банки грунт представлен песком с примесью камней, гальки, гравия и ракуши. Практически повсеместно встречаются валуны. Условия для промысла промысловыми драгами шириной 5 м неблагоприятны. Для драг шириной не более 2,5 м можно найти лишь небольшие площадки. Промысел гребешка осложняется приловом мелких камней и валунов, доля которых достигает 50-70 % всего объема улова.

Скопление на Гусиной банке. Скопление гребешка располагается в средней части Гусиной банки и на ее северном склоне на глубинах 60-100 м. Площадь скопления составляет около 3 тыс. км².

Гидрологический режим на банке достаточно суров. Максимальная температура вод наблюдается в декабре. В теплые годы она достигает 3 °С, в холодные – не превышает 1 °С. Минимальные температуры наблюдаются в апреле-июне. Как правило, они положительные, но не более 1 °С. Основное течение – мощная струя Мурманского течения.

Поверхность банки покрыта валунами, щебнем, галькой, целой и битой ракушей. Иногда встречается мелкий алевроитовый песок с гравием.

Такой грунт на восточном склоне распространен до глубины 100 м, на западном и северном – до 150 м. На северном склоне банки имеются удобные площадки для промысла большими промысловыми драгами, однако на основной части скопления грунтовые условия позволяют промышлять только небольшими драгами.

Новоземельское скопление. Скопление гребешка в районе архипелага Новая Земля располагается в прибрежной зоне на глубинах от 60 до 110 м практически вдоль всей южной части Южного острова Новой Земли, в районе м. Сухой Нос, в восточной части банки Горбовых островов и на мелководных участках района мыса Желания. Скопление разделено на отдельные небольшие участки, их общая площадь оценивается в 18,5 тыс. км².

Мелководье Новой Земли отепляется основной ветвью Мурманского течения, но вдоль всего побережья Новой Земли проходит холодное течение Литке. В южной и средней частях района максимальный прогрев воды наступает в ноябре-декабре. В теплые годы наибольшая температура воды достигает 3 °С, на севере Новоземельского мелководья – 1 °С. У Сухого Носа максимум наблюдается в декабре, в теплые годы температура достигает 2 °С, в холодные – варьирует от +1 до –1 °С. Минимальная температура воды в придонном слое наблюдается в апреле-мае (–1,5 °С). В районе полуострова Адмиралтейства температура постоянно ниже –1 °С.

В прибрежной зоне на глубинах до 100 м свыше 75 % грунта составляют грубообломочные материалы – валуны, щебень, галька, ракуша (Гуревич, Яковлев, 1991), что сильно затрудняет проведение драгирований. Глубже количество грубообломочного материала снижается до 5-10 % и преобладает песок с большим количеством валунов и камней.

Скопления в районе архипелага Шпицберген. В районе выделено семь скоплений – Северное, у о-ва Амстердам, в районе Ис-фьорд, Зюйдкапское, у о-ва Надежды, Северо-Медвежинское и Медвежинское. Общая площадь поселений превышает 13 тыс. км² (Беренбойм, Золотарев, 2004).

Гидрологический режим района в пределах обитания гребешка определяют холодные Зюйдкапское и Медвежинско-Надеждинское течения. Температура воды в придонном слое в августе у западного Шпицбергена составляет около 0 °С. На Шпицбергенской и Медвежинской банках период охлаждения очень длительный. Максимальная температура (1,5 °С) наблюдается во второй половине августа, а в октябре она уже ниже 0 °С. На Медвежинской банке самая низкая температура (от 0 до –1 °С) наблюдается весной. К осени в теплые годы температура может подниматься до 3,5 °С, в холодные – отрицательная температура может сохраняться в течение всего года. Вершины банок и прибрежное мелководье архипелага

Шпицберген до глубин 60-85 м покрыты илистым песком и песком с большим количеством камней, битой и целой ракуши, на склонах преобладает песчаный ил. На Шпицбергенской банке грунты представлены в основном гравием, галькой, щебнем и ракушкой. Встречаются участки ракушечного песка с окатанной галькой, щебнем и крупными валунами, обросшими баянусом, пригодные для промысла большими промысловыми драгами. На Медвежинской банке дно покрыто валунами, галькой, щебнем и гравием с примесью зеленовато-серого и серого песка со значительным количеством в нем обломков и целых раковин моллюсков. Участки, пригодные для промысла драгами, небольшие.

4.1.2. Поселение в центральной части моря

По данным ежегодных экосистемных съемок, проведенных ПИНРО в 2005-2011 гг. с помощью трала Кампелена, исландский гребешок встречается практически на всей акватории Баренцева моря до глубины 692 м. Частота его встречаемости в уловах зависит от глубины моря. На глубинах 101-150 м гребешок встречался в 25-30 % траловых уловов. Начиная с глубины 250 м его встречаемость резко снижалась и глубже 350 м гребешки встречались лишь в 4-5 % уловов (рис. 29).

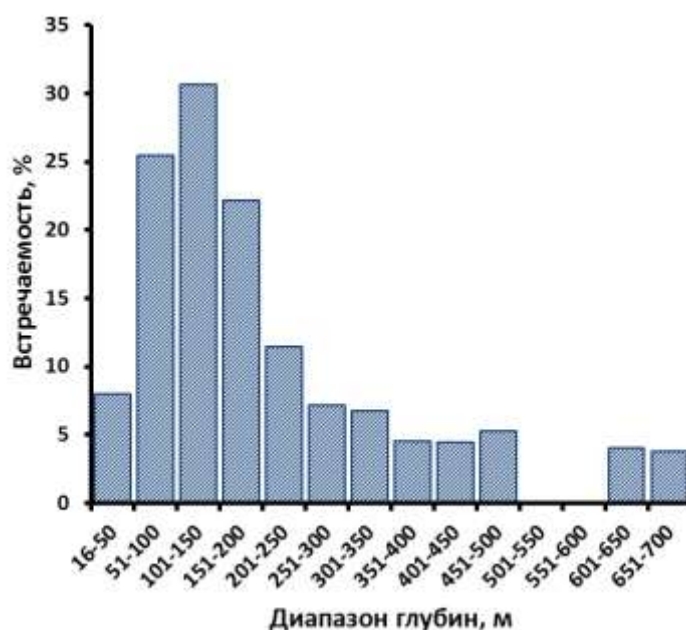


Рис. 29. Частота встречаемости исландского гребешка в Баренцевом море в уловах тралом Кампелен в 2005-2011 гг. в зависимости от глубины

Закономерности изменений встречаемости гребешка в зависимости от глубины моря, полученные в экосистемных съемках по данным уловов

трала Кампелена, были весьма близки к таковым, полученным по данным бентосных съемок (Денисенко, 1989). Однако встречаемость гребешка и диапазон глубин, на которых его находили, в траловых уловах были заметно большими, чем в дночерпательных сборах, что, вероятно, объясняется значительно большей площадью облова при тралениях. Преобладающим типом грунтов в центральной части Баренцева моря являются алевроиты и пелиты (Кленова, 1960).

Температура воды моря в течение всего года низкая – на северо-востоке она обычно около 0 °С и лишь в юго-западной части превышает 5 °С (Introduction to the Barents..., 2011). Сезонные изменения температуры выражены слабо. Общая площадь глубоководной части Баренцева моря огромна и превышает 1 млн км².

4.1.3. Белое море

Поселения исландского гребешка имеются в Воронке и Горле Белого моря, Онежском и Кандалакшском заливах (рис. 30). В Онежском заливе они распределяются на значительной части акватории, в Кандалакшском – лишь на отдельных небольших участках (Наумов, 2006). Поселения гребешка в Воронке и Горле располагаются в основном в центральной части районов на удалении от берега (Наумов, Скарлато, Федяков, 1987, Денисенко, 1989; Золотарев, Менис, Самохина, 2011). В прибрежной зоне гребешок практически отсутствует (Милютин, Песов, Соколов, 2007).

По нашим данным, площадь поселений гребешка в районе Воронки превышает 300 км², в Горле – не более 30 км². Скопление гребешка в Воронке располагается вблизи Святоносского поселения и отделено от него обширным полем мелкого ракушечника из остатков раковин баянусов. По визуальным наблюдениям (Гуревич, Денисенко, Казаков, 1988) и нашим данным, относительно крупные донные беспозвоночные на таком грунте весьма малочисленны.

Скопление гребешка в Онежском заливе нами обследовалось лишь частично и эпизодически. Кандалакшский залив исследованиями не охвачен. Площадь скопления также не известна, но скорее всего она очень небольшая. В литературе эти сведения отсутствуют.

Термический режим Воронки и Горла во все сезоны года довольно сходен. Максимальных значений (около 6 °С) температура воды здесь достигает в летний и осенний периоды. Минимальная температура воды в Воронке составляет 2,1 °С, Горле –1,7 °С. В то же время соленость воды в этих районах отличается во все сезоны года. В Воронке весь год она составляет около 34, а в Горле – не превышает 30. В заливах температура во-

ды в зимний период близка к 0 °С, летом на глубинах до 20 м варьирует в пределах 10-12 °С (Надежин, 1966). Соленость вод изменяется от 25 до 30.

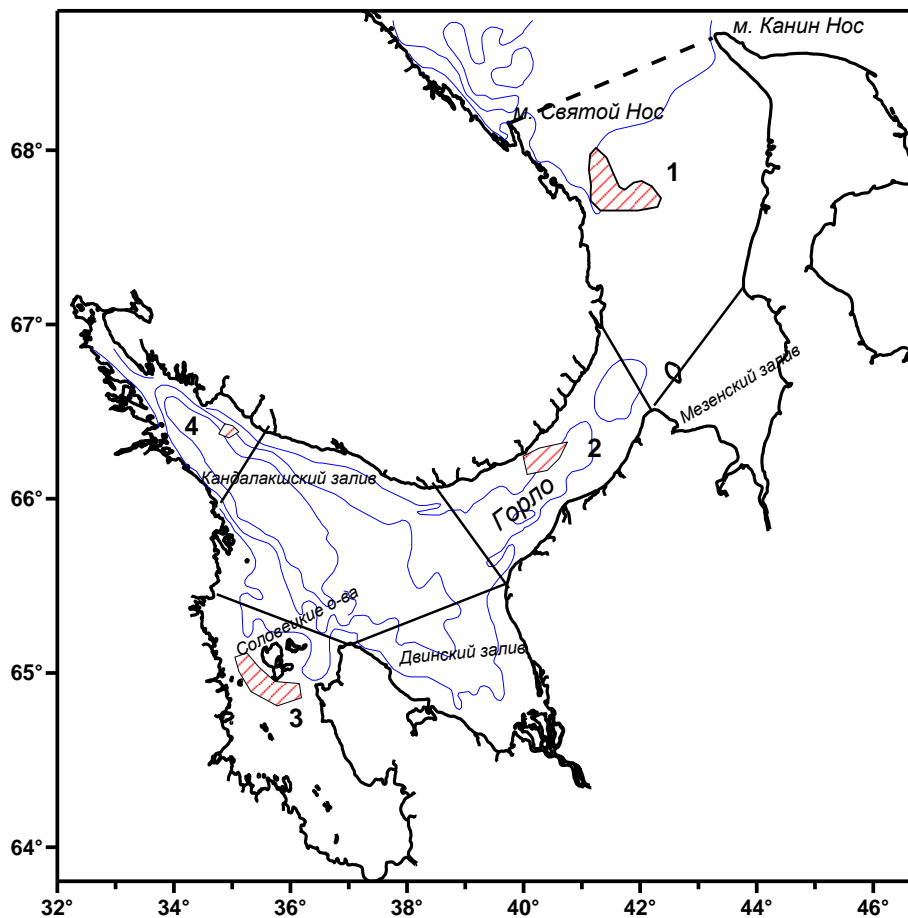


Рис. 30. Скопления гребешка в Белом море: 1 – Воронка; 2 – Горло; 3 – Онежский залив; 4 – Кандалакшский залив

Грунты в районе скопления гребешка в Воронке представлены в основном ракушечником с песком. В значительном количестве встречаются крупные валуны, существенно осложняющие процесс промысла гребешка. По наблюдениям, выполненным с помощью подводного телевизионного аппарата «OceanRover», участки каменистых грунтов составляли около 50 % площади скопления (Калугин, Сенников, 1991). В восточной части скопления имеются участки, на которых возможен промысел большими промысловыми драгами шириной 4-5 м. Поселения гребешка в Бассейне Белого моря (Горле и заливах) обитают на илисто-песчаном ракушечном грунте с большой примесью мелких валунов.

4.2. Фенотипическая структура

Особенности фенотипической структуры поселений гребешка в Баренцевом и Белом морях изучены автором впервые (Золотарев, 2013а). Особенности окраски раковины исландского гребешка в разных районах моря исследователи ранее обычно не придавали большого значения и подробно не описывали. Имеются лишь общие указания, что в Баренцевом и Белом морях преобладают оранжево окрашенные особи (Филатова, 1948; Наумов, Скарлато, Федяков, 1987).

Для выявления структурированности поселений гребешка по различным фенотипам использовался метод, предложенный Л.А. Животовским (1982) и А.В. Яблоковым (1982). Были рассчитаны критерии идентичности между различными выборками и проведен кластерный анализ полученных результатов методом анализа дендрограмм.

Анализ дендрограммы критериев идентичности между различными выборками гребешка показал, что при уровне значимости 0,001 они разделялись на две большие группировки. К первой относились поселения из районов вблизи архипелага Новая Земля, располагающиеся на глубинах от 25 до 87 м, района Воронки Белого моря с глубин 41-43 м и прибрежных участков Кольского п-ова, обитающие на глубинах 10-15 м. Они характеризовались высокой частотой встречаемости оранжевого, оранжево-белого и лилово-оранжевого фенотипов и низкой – белого и бело-лилового фенотипов (табл. 18). Средний уровень критерия идентичности среди этих выборок составлял 16,9, среднее число фенотипов в выделенной группировке – $6,1 \pm 0,2$.

Таблица 18

Средняя доля различных фенотипов в выделенных группировках гребешка, %

Тип поселения	Частота встречаемости фенотипа						Среднее кол-во фенотипов	Ошибка среднего	
	Лило-во-белый	Бело-лилово-оранжевый	Оранжево-белый	Лилово-оранжевый	Белый	Лило-вый			Оранжевый
Фотическая зона	9,7	30,4	19,4	24,0	4,3	2,0	10,2	6,1	0,2
Афотическая зона, в целом	66,3	4,0	5,2	0,2	21,6	2,6	0,1	3,8	0,1
Афотическая зона, переходная зона	44,7	26,5	18,9	1,5	8,4	-	-	4,1	0,3

Во вторую группировку входили поселения гребешка, обитающие в районе о-ва Надежды, открытой части Баренцева моря, районе архипелага Семь Островов на глубинах 60-110 м и Белом море на глубинах 27-54 м. В них преобладали моллюски лилово-белого и белого фенотипов. Среднее

значение критерия идентичности равнялось 8,1, среднее число фенотипов – $3,8 \pm 0,1$. Отдельные выборки имели промежуточные значения и были сходны с некоторыми станциями (как в первой, так и во второй группах). В их составе довольно существенной была доля особей бело-лилово-оранжевого фенотипа, но среднее число фенотипов было сходно с выборками, относящимися ко второй группировке.

Таким образом, по фенотипическим особенностям окраски раковины поселения гребешка на акватории Баренцева и Белого морей достоверно разделяются на две группировки – мелководную и глубоководную. При этом граница между ними в южной части Баренцева моря проходит на глубине 60-70 м, в районе архипелага Новая Земля – на глубине 80-90 м.

В Белом море гребешки на глубинах менее 20 м в наших сборах отсутствовали. По данным А.Д. Наумова, О.А. Скарлато, В.В. Федякова (1987), здесь обитает гребешок оранжевого цвета. В наших сборах преобладали моллюски бело-лилового фенотипа. Соответственно граница между различными фенотипическими группировками гребешка в Белом море проходит на глубинах менее 20 м.

Как известно, достоверные различия в фенотипической структуре характерны для различных популяций вида (Булатов, 1984; Cain, 1988). Соответственно, по этому критерию в Баренцевом и Белом морях можно выделить две популяции гребешка – мелководную и глубоководную. Однако, поскольку у гребешка пелагическая личинка, обитающая длительное время в пелагиали, формирование отдельных соседствующих популяций вызывает сомнения.

В Баренцевом море основными водными массами являются прибрежная, атлантическая и баренцевоморская (Цехоцкая, 1985; Бойцов, 1995), в Белом – поверхностная и глубинная (Пантюлин, 1974). Гребешок в южной части Баренцева моря обитает в прибрежной водной массе, в районе архипелага Новая Земля – в баренцевоморской водной массе, в Белом море – в поверхностной водной массе. Условия среды повсеместно благоприятны для развития моллюска (Денисенко, 1989). Длительно существуя в планктоне, личинки исландского гребешка могут оседать далеко от районов нереста. Таким образом, гидрологические условия должны способствовать формированию единой популяции гребешка с однообразным генотипом.

В то же время граница между выделенными фенотипическими группировками, проходящая на глубинах 60-80 м, хорошо совпадает с глубиной фотического слоя в районах обитания гребешка. По данным Г.И. Несветовой (1995), глубина фотического слоя в Баренцевом море в наиболее продуктивный период составляет 45-60 м, в Белом море – 10 м (Налетова, Сапожников, 1993; Несветова, Чепурнов, 1989).

По типу питания исландский гребешок считается сестонофагом, однако значительную долю в составе его пищи составляет детрит (Турпаева, 1948, 1953; Наумов, Скарлато, Федяков, 1987). Изучение питания гребешка, обитающего в юго-восточной части Баренцева моря на глубинах 80-95 м, подтвердило, что моллюск в течение всего года потребляет в основном детрит (Герасимова, Манушин, 1997). Можно предположить, что в мелководных районах, расположенных в пределах фотической зоны, гребешок питается преимущественно фитопланктоном, а глубже – в основном детритом.

В процессе онтогенеза и под воздействием изменений окружающей среды гребешок может менять окраску раковины. По нашим наблюдениям, от 70 до 85 % особей в первые два-три года жизни (моллюски с высотой раковины не более 35 мм) на всех глубинах обитания имеют лиловую окраску, остальные – белую. По мере их роста в фотической зоне окраска раковины меняется на оранжевую, а в афотической – на белую. Соответственно формируются наиболее массовые фенотипы окраски раковины – лилово-оранжевый, бело-оранжевый и бело-лиловый.

В связи с этим автор предполагает, что в возрасте трех-четырех лет у большинства гребешков изменяется обмен веществ, вследствие чего синтез полиенов, окрашивающих раковину в лиловый цвет, снижается или прекращается, а окраска раковины начинает зависеть от условий питания. В фотической зоне в результате питания фитопланктоном, содержащим значительное количество каротиноидов, этот пигмент усваивается моллюском и определяет оранжевый цвет раковины. В афотической зоне при питании моллюсков детритом, содержащим небольшое количество каротиноидов, в составе раковины присутствует только арагонит, поэтому цвет раковины остается белым. У гребешков, обитающих на глубинах, близких к области разделения фотической и афотической зон, формируется бело-лилово-оранжевый фенотип за счет периодического обитания моллюсков в той или иной зоне.

Вероятно, что у небольшой части моллюсков, обитающих в афотической зоне и имеющих однообразную лиловую или оранжевую окраску раковины, обмен веществ с возрастом не изменяется. По-видимому, это определяется их индивидуальными генетическими особенностями.

Наши предположения о зависимости фенотипа гребешка от условий среды частично подтверждаются наблюдениями С.Г. Денисенко (1988). В его опытах по культивированию исландского гребешка на коллекторах выяснилось, что если моллюсков из глубоководной зоны выращивать в садках на небольшой глубине, то их раковина окрашивается в яркий оранжевый цвет.

Очевидно, что достоверная разница между выделенными фенотипическими группировками гребешка отражает, в первую очередь, особенности условий обитания и питания моллюска в Баренцевом и Белом морях. В связи с этим наиболее вероятно, что в этих морях существует единая популяция гребешка. Но так как вопрос до конца не исследован, не ясно, насколько тесно связаны фенотипические группировки гребешка между собой. Во время нереста оплодотворение яиц осуществляется непосредственно в местах нереста, т.е. моллюсками сходного фенотипа. Сроки нереста гребешка в прибрежной зоне и открытой части моря также могут различаться. Процесс оседания личинок гребешка и последующее их выживание изучены недостаточно.

При исследовании генетической структуры поселений исландского гребешка в Северной Атлантике наиболее отличающейся оказалась группировка из залива Фускангерполлен (Galand, Fevolden, 2000). Авторы связывали это с ее изоляцией от остальных поселений. В то же время различия по глубине обитания гребешка ими не анализировались, хотя из статьи ясно, что группировка из этого залива является мелководной, а остальные исследованные выборки – глубоководными.

Выделить популяции у гребешков с помощью генетических методов удалось только для поселений в районах, достаточно далеко отстоящих друг от друга. Например, описаны популяции *Chlamys albida*, обитающего в Охотском море и у Курильских островов (Мясников, Згуровский, Темных, 1992), и *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* из различных заливов Японского моря (Долганов, Пудовкин, 1998).

Известна генетическая зависимость выживания молоди моллюсков от глубины обитания их родителей. Так, у молоди беломорской мидии, оседающей на коллекторы на разных глубинах, обнаружены генетические различия (Сухотин, Сергиевский, 1995). По мнению авторов, они были обусловлены происхождением личинок из глубоководной или мелководной части популяции мидий и преимущественным выживанием наиболее приспособленных к определенным глубинам особей. Отбор происходит как на стадии оседания личинок, так и в процессе онтогенеза моллюска. По аналогии с мидиями у гребешка также возможно ожидать генетические различия между поселениями, обитающими на мелководных и глубоководных участках моря.

Таким образом, исследования фенотипической структуры поселений исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях выявили наличие двух пространственных фенотипических группировок. Граница между ними определялась глубиной фотического слоя воды. Наиболее вероятной причиной их возникновения являются разные условия питания моллюска в

фотической и афотической зонах, но не исключены и какие-либо генетические отличия между группировками.

4.3. Размерная структура поселений

Размерная структура является одной из наиболее важных характеристик популяции, которая изучается в ходе всех исследований сырьевых ресурсов морских гидробионтов. Под размерной структурой обычно понимают усредненный размерный состав поселений каких-либо организмов, хотя это не одно и то же, так как их размерный состав в различных частях района обитания может быть однородным или различаться. Соответственно размерная структура поселений может быть однородной или структурированной.

В монографии А.И. Буяновского (2004) и других работах этого автора (Буяновский, 2005а,б) описаны методы изучения особенностей размерной структуры на исследуемой акватории с использованием кластерного анализа. Для оценки состояния популяции какого-либо вида изучение особенностей размерной структуры и ее пространственно-временной изменчивости очень важно.

Гребешок расселен практически на всей акватории Баренцева моря, а его размерный состав в разных частях моря значительно отличается. Более того, даже в пределах одного скопления могут наблюдаться различия в размерном составе, обусловленные гидрологическими и грунтовыми условиями, а также составом донного биоценоза. Используя методику А.И. Буяновского, автор попытался изучить особенности размерной структуры отдельных скоплений исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях, их изменчивость во времени и пространстве и функциональное состояние. Исследования проводились методом кластерного анализа всех имеющихся данных по размерному составу моллюска с использованием коэффициента сходства Колмогорова-Смирнова.

4.3.1. Баренцево море

Святоносское поселение. Исследование размерного состава гребешка на скоплении проводилось в течение более чем 20-летнего периода – с 1991 по 2013 г. Из-за большого объема собранного материала анализ выполняли отдельно для северо-восточного и центрального участков.

Результаты кластерного анализа размерного состава гребешка на северо-восточном участке показали, что его размерная структура была довольно однородной и изменялась однообразно в течение всего периода

наблюдений. Лишь в 2001-2003 гг., когда наблюдалось увеличение доли молодежи в центральной части участка, на кладограммах выделяются небольшие группы станций, размерный состав гребешка в которых отличался от остальной части скопления (рис. 31). Однако в последующие годы такие участки не наблюдались. Гистограммы размерного состава во все годы исследований имели сходный вид с преобладанием особей одной размерной группы. Год от года наблюдалось постепенное смещение вправо наиболее многочисленных размерных классов за счет естественного роста моллюска (рис. 32).

Преобладающий размер моллюсков постепенно увеличивался: в 1991-1993 гг. он составлял 85-89 мм по высоте раковины, 1995-1997 гг. – 90-94 мм, 1998-2001 гг. – 95-99 мм, 2002-2013 гг. – 100-104 мм (табл. 19). Доля моллюсков преобладающего размера в течение всего периода исследований была высокой и обычно превышала 30 % общей численности. Соответственно возрастали средние значения высоты раковины и массы моллюсков.

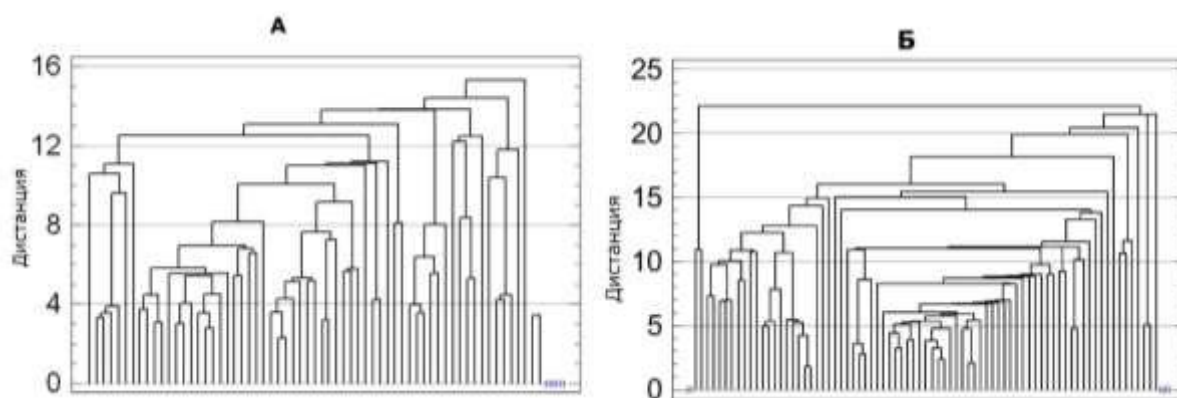


Рис. 31. Матрицы коэффициентов сходства Колмогорова-Смирнова размерного состава гребешка из уловов на северо-восточном участке Святоносского поселения в 1992 г. (А) и 2003 г. (Б)

Доля молодых гребешков с высотой раковины менее 70 мм (незрелых особей, потенциальных пререкрутов) в первые годы исследований (1991-1993 гг.) была относительно высокой и составляла 6-9 %, но в 1995-2000 гг. резко снизилась до 1 % и менее. В 2001-2002 гг. наблюдалось увеличение доли молодежи до 5-10 %, но затем она снова уменьшилась и в 2003-2013 гг. не превышала 3 % от общей численности.

По классификации А.И. Буяновского (2004), такие изменения размерной структуры свидетельствуют о деградирующем состоянии популяции. Деграляция, наблюдаемая в размерной структуре поселения гребешка на северо-восточном участке Святоносского поселения, сопровождалась значительным снижением средней биомассы моллюска – с 600-700 г/м² в

1991-1998 гг. до 50-100 г/м² в 2003-2012 гг., что обусловлено недостаточным пополнением скопления и негативным воздействием промысла. В 2013 г. средняя биомасса промысловых особей составляла лишь 5,4 г/м², а биомасса непромысловых гребешков была близка к нулю.

Таблица 19

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка на северо-восточном участке Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

Год	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г
1991	85-89	86,4±1,0	77,3
1992	85-89	86,7±1,2	78,1
1993	85-89	85,4±1,2	74,7
1995	90-95	90,2±0,8	88,3
1996	90-95	91,4±0,8	92,0
1997	90-95	93,1±0,9	97,3
1998	95-99	94,9±0,8	103,2
1999	95-99	96,6±0,8	109,0
2000	95-99	97,1±1,3	110,8
2001	95-99	94,5±1,8	101,9
2002	100-105	91,7±2,1	92,9
2003	100-105	99,2±1,2	118,1
2006	100-105	101,3±1,4	125,9
2009	100-105	103,8±0,7	135,8
2010	100-105	104,2±1,4	137,6
2011	100-105	101,7±2,6	127,7
2012	100-105	104,9±3,2	140,3
2013	105-109	101,4±3,3	126,5

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

Кластерный анализ коэффициентов сходства размерного состава гребешка на центральном участке Святоносского поселения выявил, что в 1991-1994 гг. поселение было практически однородным. Повсеместно преобладали особи с высотой раковины 85-89 мм, доля гребешков с высотой раковины менее 70 мм варьировала от 10 до 20 % (табл. 20).

С 1996 г. на участке можно было выделить две хорошо выраженных пространственных группировки (рис. 33), граница между которыми была довольно устойчивой в течение всего последующего периода исследований. Первая располагалась в западной части участка и занимала около $\frac{3}{4}$ всей площади скопления, вторая – в юго-восточной части на $\frac{1}{4}$ площади участка. Размерный состав группировок отличался главным образом долей молодых особей с высотой раковины менее 70 мм.

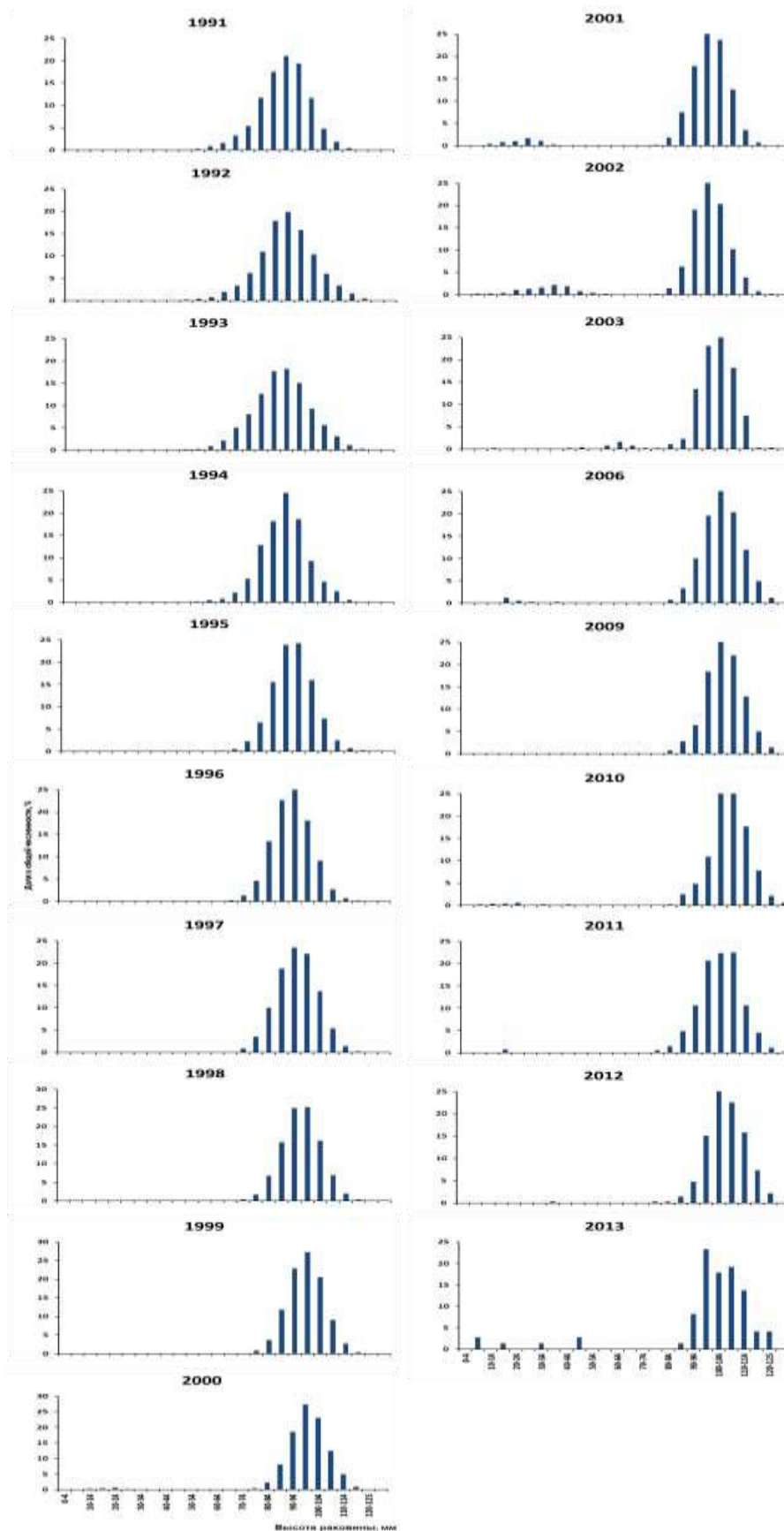


Рис. 32. Размерный состав гребешка в уловах на северо-восточном участке Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

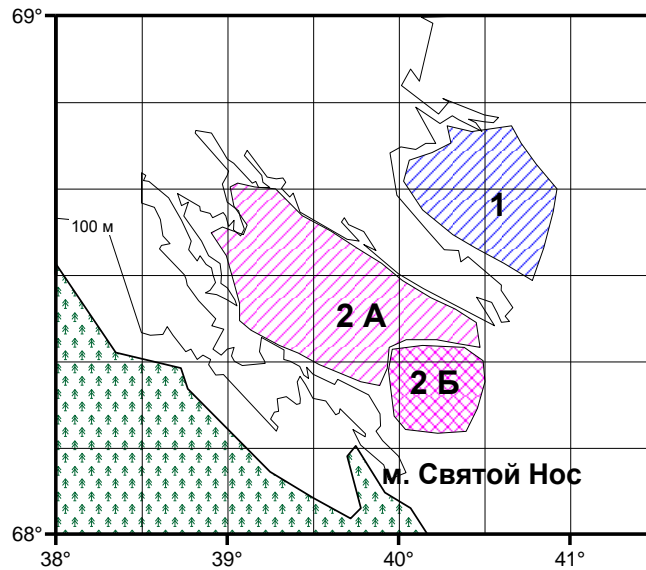


Рис. 33. Расположение отдельных участков на Святоносском поселении гребешка:
1 – северо-восточный участок; 2 – центральный участок; 2А – часть центрального участка, занятая группировкой 1 типа; 2Б – часть центрального участка, занятая группировкой 2 типа.
Тонкая линия соответствует изобате 100 м

Таблица 20

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка на центральном участке Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

Год	Зона группировки 1 типа			Зона группировки 2 типа		
	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Преобладающий размер, мм	M±S, мм	Средняя масса, г
1991	85-89	87,1±1,0	79,3	85-89	90,4±1,2	88,9
1992	85-89	89,0±0,9	84,8	90-94	90,3±1,7	88,5
1993	85-89	88,4±0,8	83,0	-**	-	-
1994	85-89	89,4±0,8	85,6	-	-	-
1995	90-94	91,5±0,8	92,3	-	-	-
1996	90-94	91,8±0,8	93,1	95-99	77,3±2,7	55,1
1997	90-94	93,4±0,9	98,3	95-99	77,0±2,3	72,1
1998	90-94	92,9±1,0	96,7	95-99	84,4±2,3	72,1
1999	90-94	94,1±0,8	100,5	75-79	66,4±2,4	34,5
2000	95-99	89,5±2,2	86,2	80-84	67,9±3,1	37,0
2001	95-99	92,9±1,8	96,6	95-99	82,1±3,0	66,1
2002	95-99	97,4±1,3	111,6	-	-	-
2003	95-99	96,2±1,1	107,8	95-99	83,1±2,5	68,7
2005	100-104	99,4±1,1	118,8	95-99	75,7±2,8	51,7
2006	100-104	94,8±2,0	103,0	85-89	64,4±3,1	31,5
2007	95-99	84,3±2,6	71,8	90-94	61,2±2,9	26,9
2008	95-99	94,8±1,7	103,0	20-24	64,8±2,8	32,0
2009	100-104	91,2±2,3	91,2	35-39	60,1±2,0	25,4
2010	100-104	88,5±2,1	83,3	80-84	65,3±2,7	32,8
2011	100-104	95,8±1,7	106,1	95-99	93,1±2,3	97,3
2012	100-104	95,4±1,6	104,8	80-84	77,7±2,0	55,9
2013	95-99	92,7±1,8	95,9	80-84	80,3±2,1	61,7

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

**Данные отсутствуют.

Группировка 1 типа характеризовалась относительно низкой долей молодых моллюсков (от 2 до 10 % общей численности) в течение всего периода исследований. Лишь в 1993, 2007 и 2009-2010 гг. она превышала 20 % от общей численности. В 1991-1995 гг. размерный состав изменялся незначительно (рис. 34). С 1996 по 2013 г. наблюдалось постепенное смещение наиболее массовых размерных классов вправо вследствие естественного роста моллюсков. Модальные размеры гребешка за это время увеличились с 90-94 до 100-104 мм, а средняя масса моллюска превышала 100 г (см. табл. 20).

Средняя высота раковины моллюсков в группировке в период 1995-2005 гг. увеличилась с 91,5 до 99,4 мм. С 2006 г. она перестала увеличиваться и варьировала от 84,3 до 95,8 мм, что обусловлено возрастанием доли молоди в поселении. При этом преобладающий размер моллюсков оставался практически тем же, так как крупные моллюски продолжали доминировать по численности.

Изменения размерной структуры в 1991-1996 гг. можно охарактеризовать как стабильное состояние, в 1997-2005 гг. – стабильная деградация, в 2006-2012 гг. – стабильное состояние с восстанавливающимся пополнением.

Как указано выше, размерная структура гребешка в 1991-1992 гг. на всей акватории центрального участка была однородной, а доля непромысловых особей в пределах границ группировки 2 типа составляла 11-13 %. Однако в 1996-1998 гг. наблюдалось значительное (в два-три раза) увеличение доли особей с высотой раковины менее 70 мм. В последующие годы суммарная доля таких особей в общей численности в поселении продолжала возрастать, достигая в отдельные годы 80 % (см. табл. 20, рис. 35).

Изменения средней высоты раковины моллюсков имели явно выраженную тенденцию к уменьшению с 90 мм в 1991-1992 гг. до 60-65 мм в 2006-2010 гг. В 2011-2013 гг. из-за снижения доли мелких моллюсков средний размер увеличился. В то же время крупные особи с высотой раковины 85-95 мм преобладали в общей численности практически в течение всего периода исследований. Лишь в 2008-2009 гг., когда численность молоди была самой высокой, наибольшую долю составляли моллюски с высотой раковины 20-40 мм.

Графики размерного состава в период исследований не имели явно выраженных трендов изменений. Доля модальных классов была значительно меньше, чем в рассмотренных выше группировках и обычно не превышала 20 % общей численности. В 2005-2013 гг. графики размерного состава моллюсков имели довольно выровненный вид, а доля особей в разных размерных классах варьировала от 5 до 8 %.

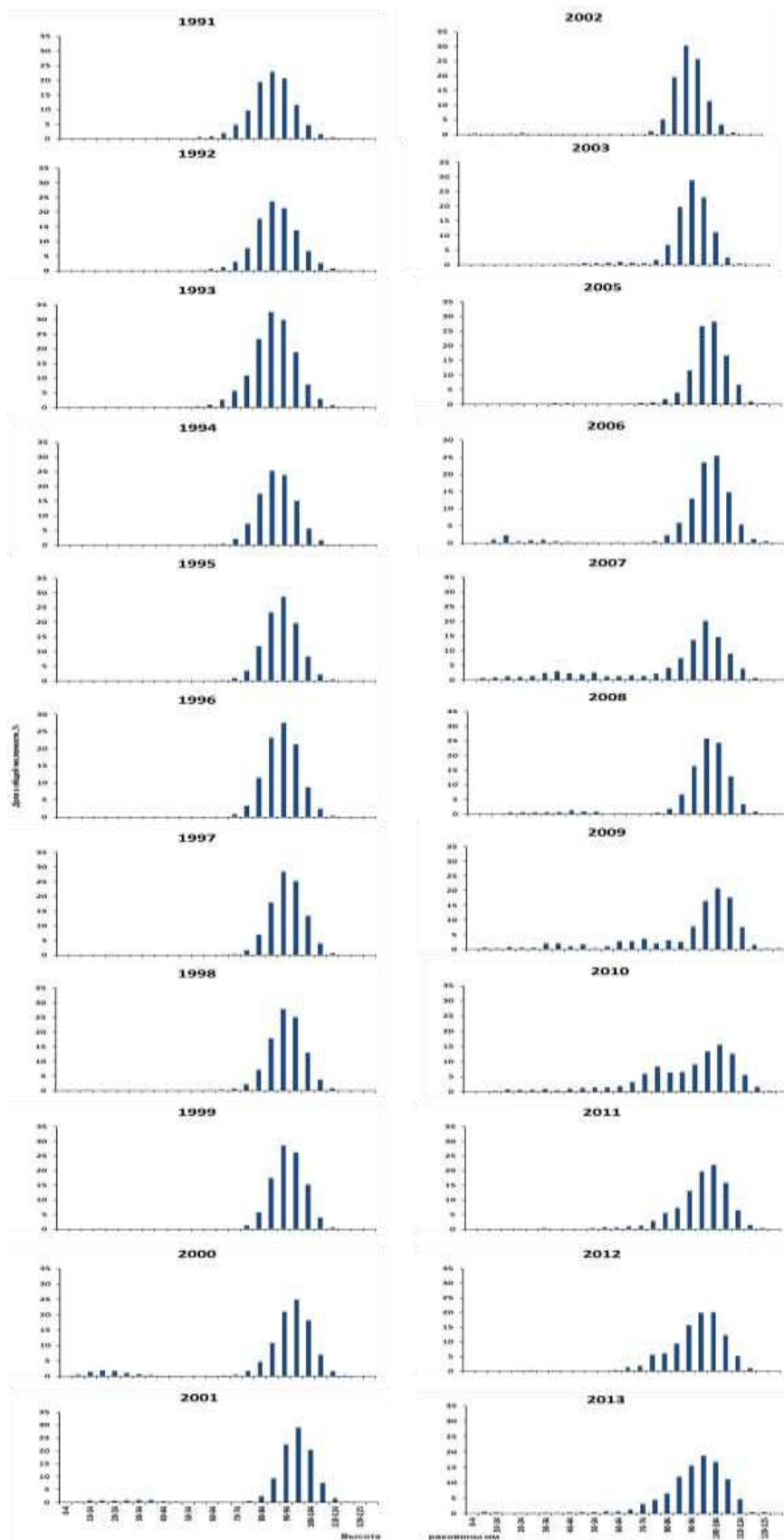


Рис. 34. Изменения размерного состава гребешка в уловах на центральном участке Святоносского поселения в группировке 1 типа в 1991-2013 гг.

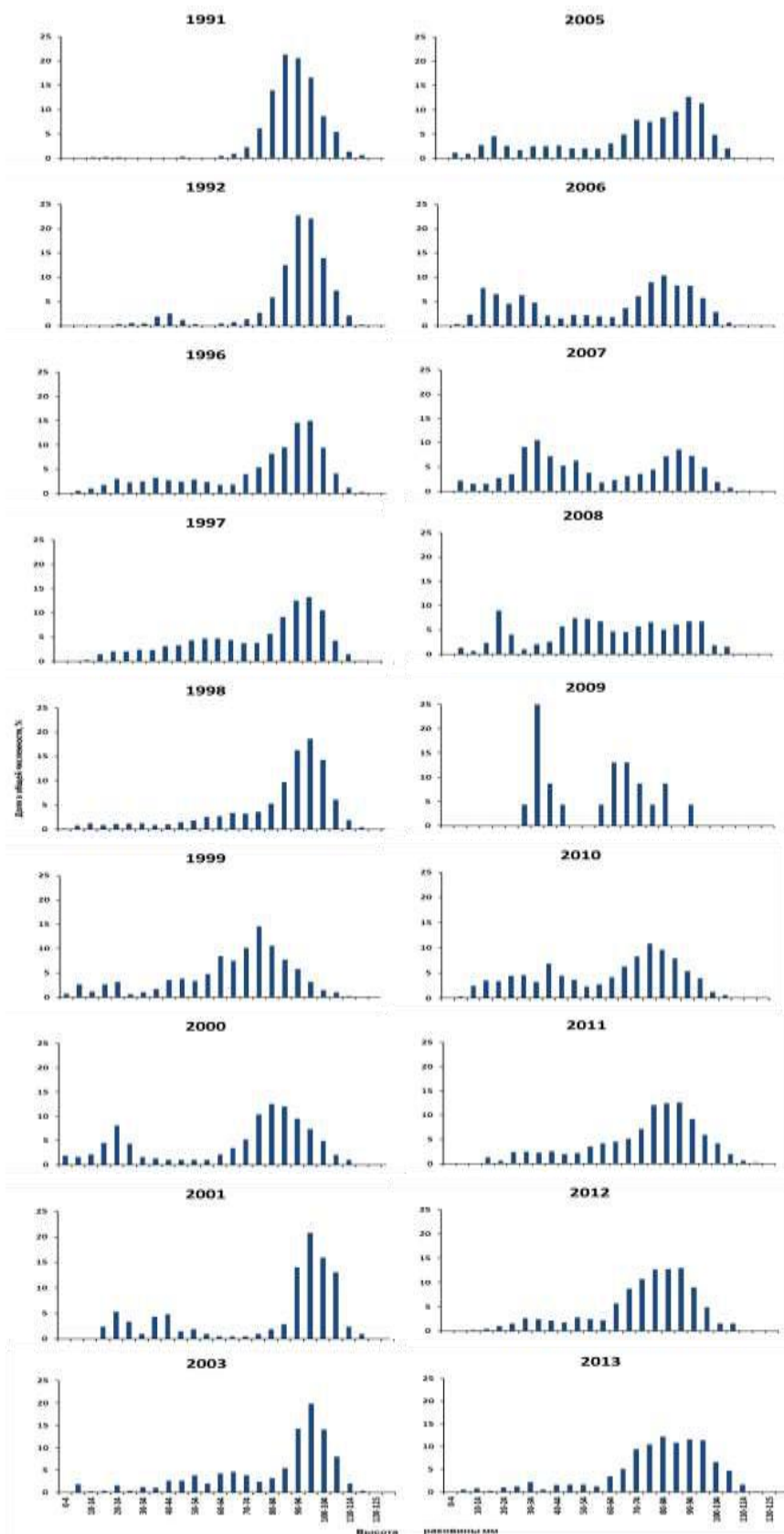


Рис. 35. Изменения размерного состава гребешка в уловах на центральном участке Святоносского поселения в группировке 2 типа в 1991-2013 гг.

Изменения размерной структуры в пределах группировки 2 типа в 1991-1992 гг. можно охарактеризовать как стабильное состояние, а в 1996-2013 гг. – как стабильное состояние с высоким пополнением.

Так как различия в размерном составе между группировками определяются в первую очередь в доле молодых гребешков, интересно посмотреть изменения распределения доли гребешков непромыслового размера за весь период исследований – с 1989 по 2013 г. (рис. 36-38). Как видно, с 1989 по 1994 г. доля молодых особей распределялась на акватории Святоносского поселения относительно равномерно, варьируя от 10 до 30 % (см. рис. 35). Небольшая зона с повышенной долей молодежи (более 50 %) наблюдалась в восточной части центрального участка лишь в 1989 г., но в последующие годы она не проявлялась. Однако начиная с 1996 г. в восточной части центрального участка в течение всех последующих лет постоянно наблюдалась зона с высокой долей молодежи. В отдельные годы (2000, 2006) высокая доля молодежи отмечалась и в западной части центрального участка, но в последующие годы она исчезла, что, вероятно, связано с гибелью молодых моллюсков.

Местоположение зоны с высокой долей непромысловых гребешков, наблюдаемой в 1996-2013 гг. в восточной части центрального участка Святоносского поселения, совпадает с границами размерной группировки 2 типа, выделенной с помощью кластерного анализа. Соответственно построение карт распределения доли особей непромыслового размера (как и кластерный анализ) также позволяет получить пространственную структуру размерного состава гребешка в поселении. Исследования пространственной структуры размерного состава гребешка с помощью кластерного анализа требует большего количества вычислений, однако, по мнению автора, позволяет изучить ее более подробно, чем при оценке распределения доли молодежи.

Пространственная структура размерного состава гребешка на достаточно большой акватории другими исследователями не описана. В монографии С.Г. Денисенко (1989) указано, что доля молодежи на периферии скоплений выше, чем в центре. Автором предполагается, что подросшая молодежь затем мигрирует в центральную часть скопления, вследствие чего структура поселения остается стабильной. Наши многолетние исследования опровергают это предположение. Скорее всего, миграция молодежи на соседние участки не происходит, по крайней мере, она не проходит массово и на большой акватории.

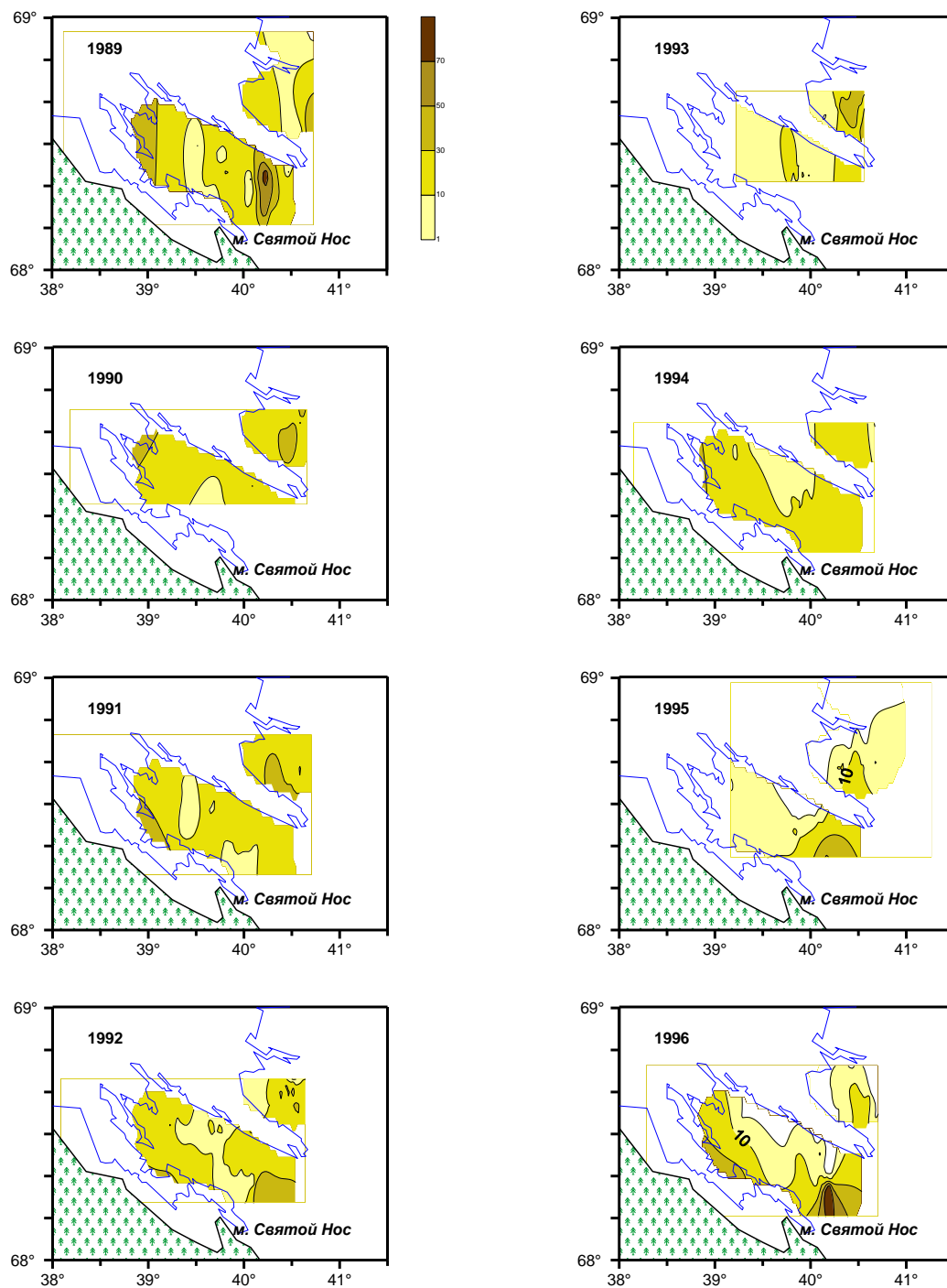


Рис. 36. Распределение гребешка с высотой раковины менее 80 мм на Святоносском поселении в 1989-1996 гг.

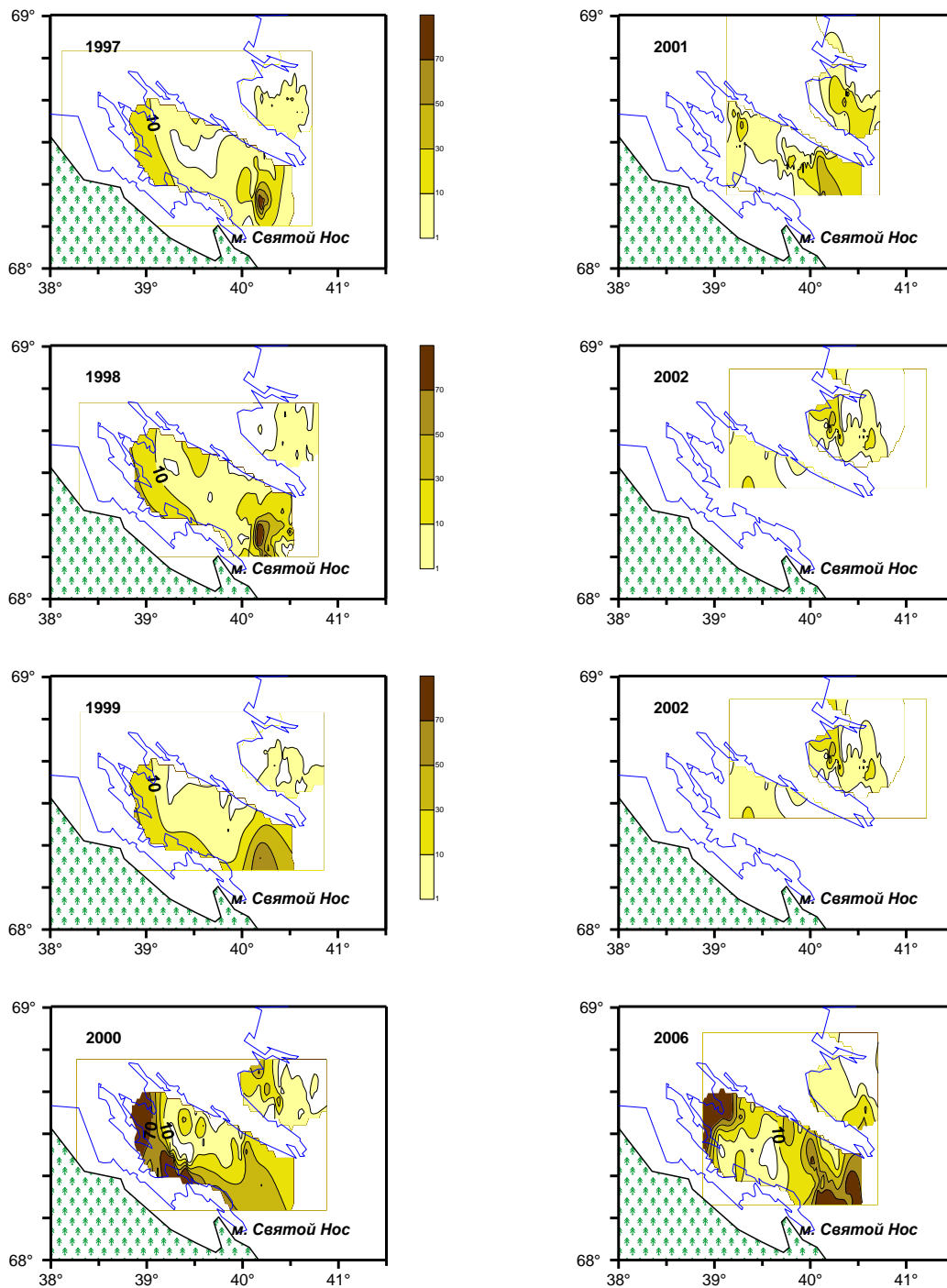


Рис. 37. Распределение гребешка с высотой раковины менее 80 мм на Святоносском поселении в 1997-2006 гг.

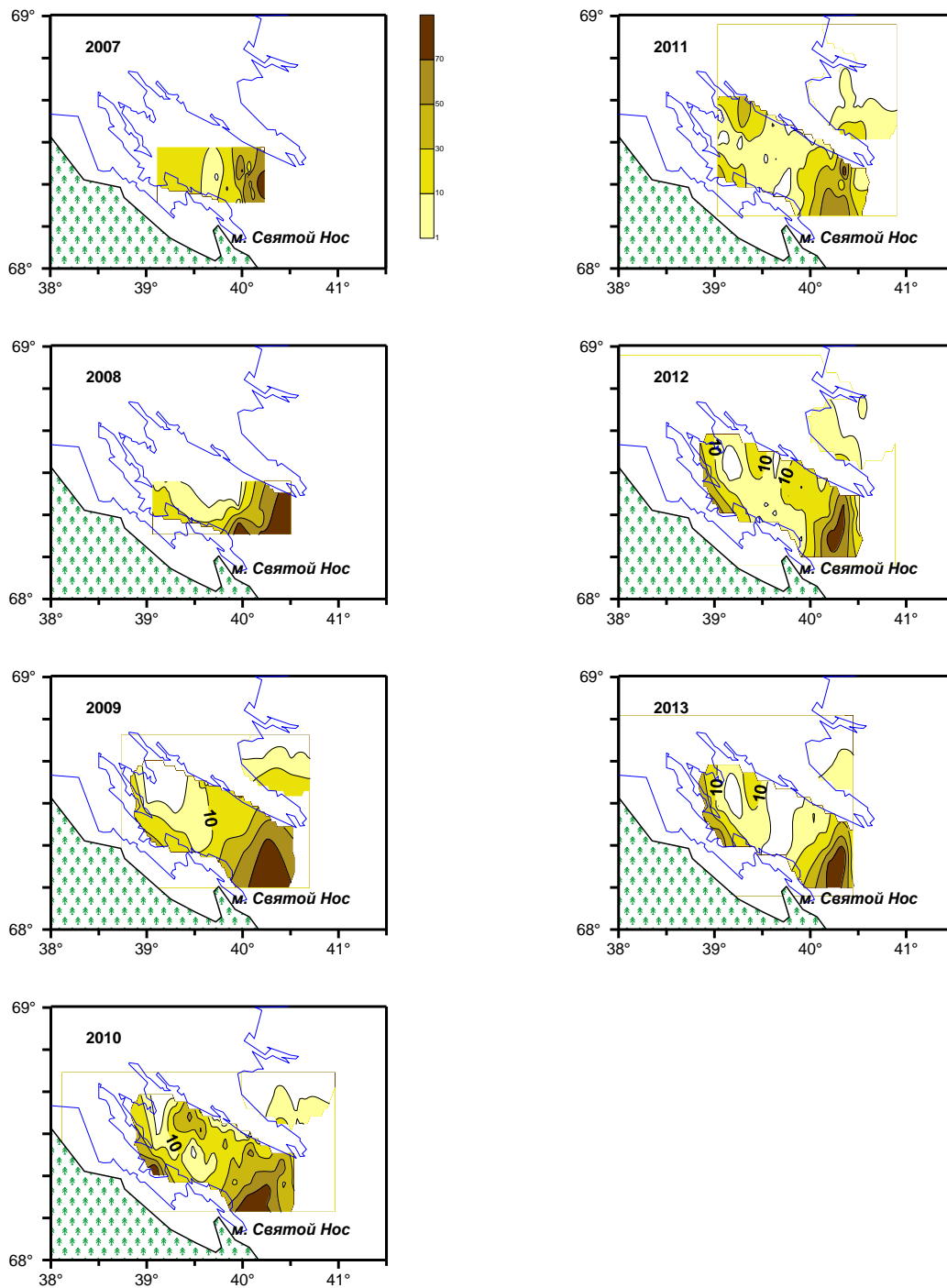


Рис. 38. Распределение гребешка с высотой раковины менее 80 мм на Святоносском поселении в 2007-2013 гг.

Таким образом, исследования размерного состава и размерной структуры гребешка на Святоносском поселении показали, что в 1996-2013 гг. размерный состав значительно изменился, в то время как его пространственная структура была относительно постоянной. На северо-восточном участке в течение всего периода исследований наблюдалась однородная размерная структура. Доля мелкоразмерных моллюсков в течение практически всего периода наблюдений была невысокой, вследствие чего в размерном составе гребешка в поселении наблюдалось постепенное смещение кривой размерного состава вправо, в соответствии с естественным ростом моллюсков. Такое состояние поселения характеризовалось как стабильная деградация. На центральном участке скопления обнаружена пространственная неоднородность размерной структуры гребешка, наблюдаемая в 1996-2013 гг. Для поселений, распределяющихся в западной части участка, были характерны низкая доля молодежи и деградация поселения. В 2009-2013 гг. доля молодежи в них увеличилась и стали наблюдаться признаки восстановления поселения. В восточной части участка практически во все годы наблюдений отмечено преобладание молодежи в общей численности моллюсков и стабильное пополнение промысловой части запаса.

Размерный состав гребешка на северо-восточном участке и в группировке 1 типа на центральном участке Святоносского поселения был довольно сходен. В течение всего периода исследований доля мелкоразмерных особей с высотой раковины менее 70 мм была низкой, не обеспечивающей естественное воспроизводство запаса. Лишь в последние три года наблюдалось увеличение доли молодежи на центральном участке. В то же время в восточной части центрального участка в группировке 2 типа доля молодежи в течение всего периода исследований была высокой, а в 2006-2013 гг. увеличилась еще больше.

По мнению автора, причиной весьма существенных различий размерной структуры поселений гребешка в пределах одного скопления может являться разная обеспеченность их личинками вследствие особенностей орографии прибрежных участков Кольского полуострова. Прибрежное течение выносит личинок гребешка с прибрежных поселений, вследствие чего на участок вблизи выступающего мыса Святой Нос попадает их наибольшее количество. В то же время на остальной части Святоносского поселения по какой-то причине наблюдается их дефицит. Как известно, личинки гребешка довольно длительное время (до 2 мес.) проводят в планктоне (Денисенко, 1989). Соответственно личинки гребешка, выметываемые во время нереста моллюсками с самого Святоносского поселения, вероятнее всего выносятся за его пределы и оседают на других поселениях в Баренцевом море и Воронке Белого моря. К сожалению, прямые наблюдения за численностью личинок гребешка в планктоне Баренцева моря не

проводились и реальную картину их распределения можно лишь предполагать.

Процесс оседания личинок гребешка из планктона на дно изучен слабо. По некоторым данным, первоначально они избирательно оседают только на гидроидные полипы, а лишь затем мигрируют на раковины моллюсков (Ржавский, Буяновский, Бритаев, 2010). Автор также находил недавно осевших личинок на гидроидных полипах. Если это так, то непременным условием массового оседания молодежи гребешка на дно является хорошее развитие поселений гидроидных полипов.

Проведенные исследования также показывают, что гребешок не всегда образует устойчивые во времени скопления. В отдельные «урожайные» годы происходит массовое оседание молодежи, вследствие чего формируются плотные промысловые скопления. При снижении численности оседающей молодежи происходит их постепенная деградация.

Таким образом, на большей части Святоносского поселения исландского гребешка в последние 15 лет пополнение гребешка было очень слабым и наблюдалось постепенное старение популяции. В восточной части центрального участка с 1996 по 2013 г. отмечалось устойчивое и довольно многочисленное пополнение. Однако в силу того, что эта часть скопления имеет незначительную площадь (около 1/10 всей площади скопления), она не может обеспечить хорошее состояние запаса во всем поселении.

Прибрежное скопление. Размерный состав гребешка на скоплении исследовался в 1987-1992 гг., 1996-2000 гг. и 2009-2013 гг. Высота раковины моллюсков в уловах варьировала от 3 до 124 мм. В течение всего периода наблюдений наиболее часто в поселении встречались моллюски с высотой раковины от 80 до 89 мм (табл. 21, рис. 39). В 2011-2013 гг. преобладали особи с высотой раковины 70-84 мм. Средний размер моллюсков варьировал от $59,7 \pm 3,2$ до $84,0 \pm 1,2$ мм и не имел выраженного тренда изменений.

Доля незрелых особей с высотой раковины менее 70 мм во все годы исследований была довольно высокой, варьируя от 12 до 38 %, и в среднем составляла около 27 %. В 2010-2012 гг. доля молодых моллюсков была выше среднемноголетней, варьируя от 38 до 42 %, в 2013 г. – 31,3 %.

Многолетние исследования размерной структуры гребешка на Прибрежном поселении свидетельствуют о том, что оно в течение всего периода исследований находилось в стабильном состоянии с высоким уровнем пополнения. В то же время в размерном составе гребешка на скоплении также наблюдались значительные изменения.

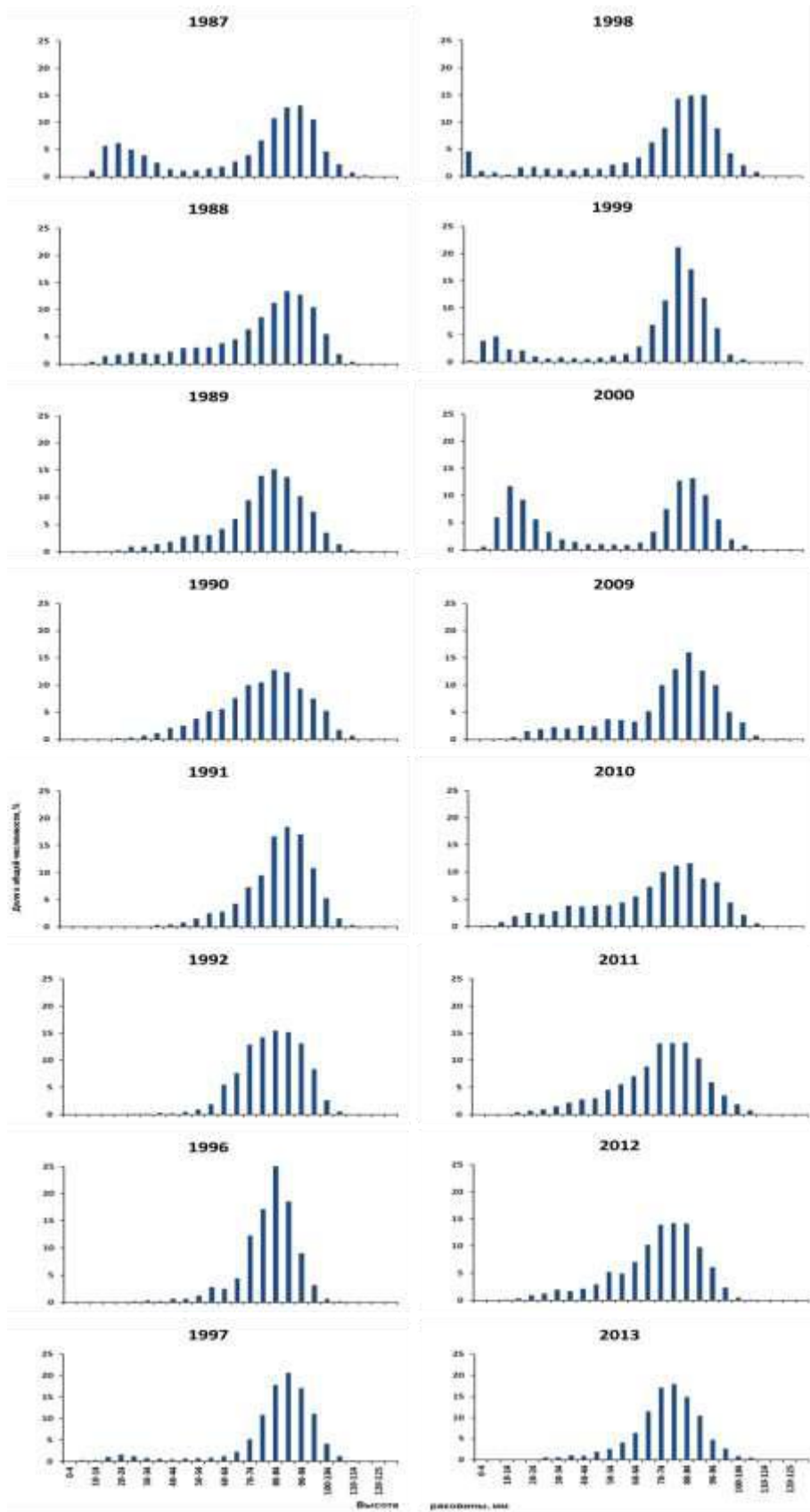


Рис. 39. Размерный состав гребешка из уловов на Прибрежном скоплении в 1987-2013 гг.

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка
в Прибрежном поселении в 1987-2013 гг.

Год	Преобладающий размер, мм	$M \pm S^*$, мм	Средняя масса, г
1987	90-94	70,6±0,5	41,6
1988	85-89	76,3±2,2	52,9
1989	80-84	77,8±1,7	56,1
1990	80-84	77,6±1,7	55,7
1991	85-89	84,0±1,3	71,1
1992	80-84	81,0±1,2	63,5
1996	80-84	79,8±1,1	60,7
1997	85-89	82,3±1,8	66,6
1998	85-89	75,4±2,6	51,0
1999	80-84	72,3±2,7	44,9
2000	85-89	59,7±3,2	24,9
2009	80-84	74,4±2,0	48,9
2010	80-84	68,3±2,2	37,6
2011	70-84	72,1±1,8	44,4
2012	70-84	71,1±1,7	42,5
2013	70-74	74,3±1,4	48,5

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

Скопление гребешка в Варангер-фьорде. Размерный состав гребешка в Варангер-фьорде изучали лишь в 2010 г. Высота раковины гребешка в уловах в это время варьировала от 6 до 96 мм. Пространственная структура размерного состава моллюска на акватории фьорда оказалась неоднородной. С помощью кластерного анализа размерной структуры поселения гребешка в Варангер-фьорде разделено на две группировки – обитающую в центральной части залива и в прибрежной зоне. В центральной части в уловах практически повсеместно встречались только мелкие особи с высотой раковины от 10 до 40 мм. Моллюски от 10 до 20 мм преобладали в общей численности (рис. 40А). В прибрежной зоне (в основном в губе Большая Волоковая) обитал гребешок всех размерных групп – от 10 до 96 мм. Резко выраженной модальной группы не отмечено. Преобладающими являлись особи с высотой раковины 15-19 и 60-69 мм (см. рис. 40Б).

Средний размер моллюсков центральной части залива составлял лишь $20,1 \pm 0,9$ мм, в прибрежной зоне – $56,5 \pm 2,4$ мм. Значительная разница в размерной структуре гребешка в Варангер-фьорде, вероятно, обусловлена особенностями распределения грунтов. В прибрежной зоне грунты были представлены в основном ракушечником с песком, в центральной – илами. Можно предполагать, что поселения гребешка в центральной части Варангер-фьорда располагаются на неблагоприятных для жизни по-

движных грунтах, вследствие чего мелкие особи не доживают до взрослого состояния.

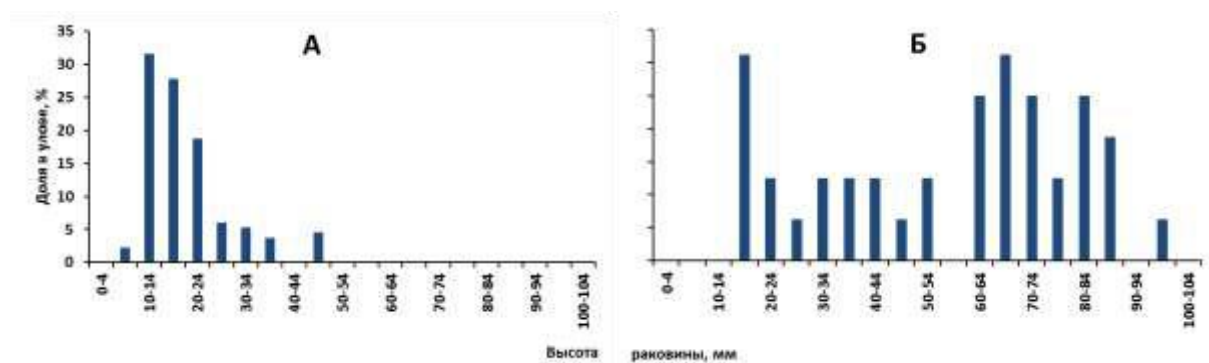


Рис. 40. Размерный состав гребешка из уловов в центральной части (А) и прибрежной зоне (Б) Варангер-фьорда в 2010 г.

Канинское скопление. Исследования размерного состава гребешка на Канинском скоплении, проведенные в 1991-1994 гг., выявили, что размеры гребешка западнее 42° в.д. значительно отличались от таковых, располагающихся восточнее (Исследования исландского гребешка..., 1995). Проведенный нами кластерный анализ размерного состава гребешка на более представительном материале, собранном в 2001 г., также подтверждает этот вывод. На кладограмме матрицы коэффициентов сходства Колмогорова-Смирнова выделяется две группы станций, граница между которыми проходит примерно по 42° в.д. (рис. 41). В связи с этим тенденции изменчивости размерного состава гребешка в течение всего периода исследований мы рассматривали отдельно для подрайонов, расположенных западнее и восточнее 42° в.д.

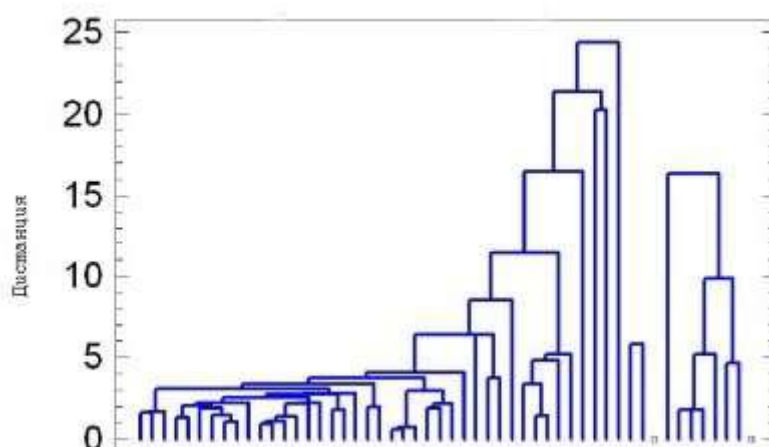


Рис. 41. Матрица коэффициентов сходства Колмогорова-Смирнова размерного состава гребешка из уловов на Канинском скоплении в 2001 г.

Западнее 42° в.д. максимальная высота раковины гребешка достигала 120 мм. Размерный состав гребешка в разные годы исследований был довольно сходным (рис. 42). Высота раковины моллюсков модального класса практически во все годы исследований составляла 95-99 мм (табл. 22). Доля особей менее 70 мм была относительно небольшой. В 1998-1999 гг. и 2001 г. она составляла 0,1-1,2 % от общей численности, а в 2000 и 2002 гг. – 13,6 и 17,6 % соответственно. Тренд изменений размерного состава гребешка выражен слабо, вероятно, вследствие небольшого ряда наблюдений, а также низкого темпа роста крупных моллюсков. Среднее значение высоты моллюсков изменялось от 87,6 до 94,7 мм, средняя масса – от 80,9 до 106,3 г.

Таблица 22

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка на Канинском поселении в 1998-2009 гг.

Год	Западнее 42° в.д.			Восточнее 42° в.д.		
	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Преобладающий размер, мм	M±S, мм	Средняя масса, г
1998	95-99	93,3±1,0	98,0	80-89	84,7±0,6	72,7
1999	95-99	95,8±0,8	106,3	80-84	81,9±0,7	65,7
2000	95-99	89,7±3,1	86,7	85-89	88,1±0,7	82,3
2001	90-99	94,7±0,8	102,5	90-94	90,6±0,7	89,6
2002	95-99	87,6±2,6	80,9	85-89	89,3±0,7	85,6
2003	-	-	-	85-94	90,2±0,7	88,3
2009	-	-	-	90-94	91,4±0,7	92,1

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

В районе восточнее 42° в.д. размеры моллюсков были заметно меньшими. Максимальное значение высоты раковины составляло 113 мм. В разные годы здесь преобладали особи размером от 80-84 до 90-94 мм, среднее значение высоты раковины варьировало от 81,9 до 91,4 мм (см. табл. 19). Пик кривой размерного состава постепенно сдвигался вправо вследствие естественного роста моллюсков (рис. 43). Доля особей с высотой раковины менее 70 мм во все годы исследований была незначительной.

Таким образом, различия в размерном составе гребешка между двумя группировками на Канинском скоплении относительно небольшие, но наблюдались в течение всего периода наблюдений. Вероятнее всего, они обусловлены различиями в темпах роста гребешков из-за разницы условий среды в разных частях поселения.

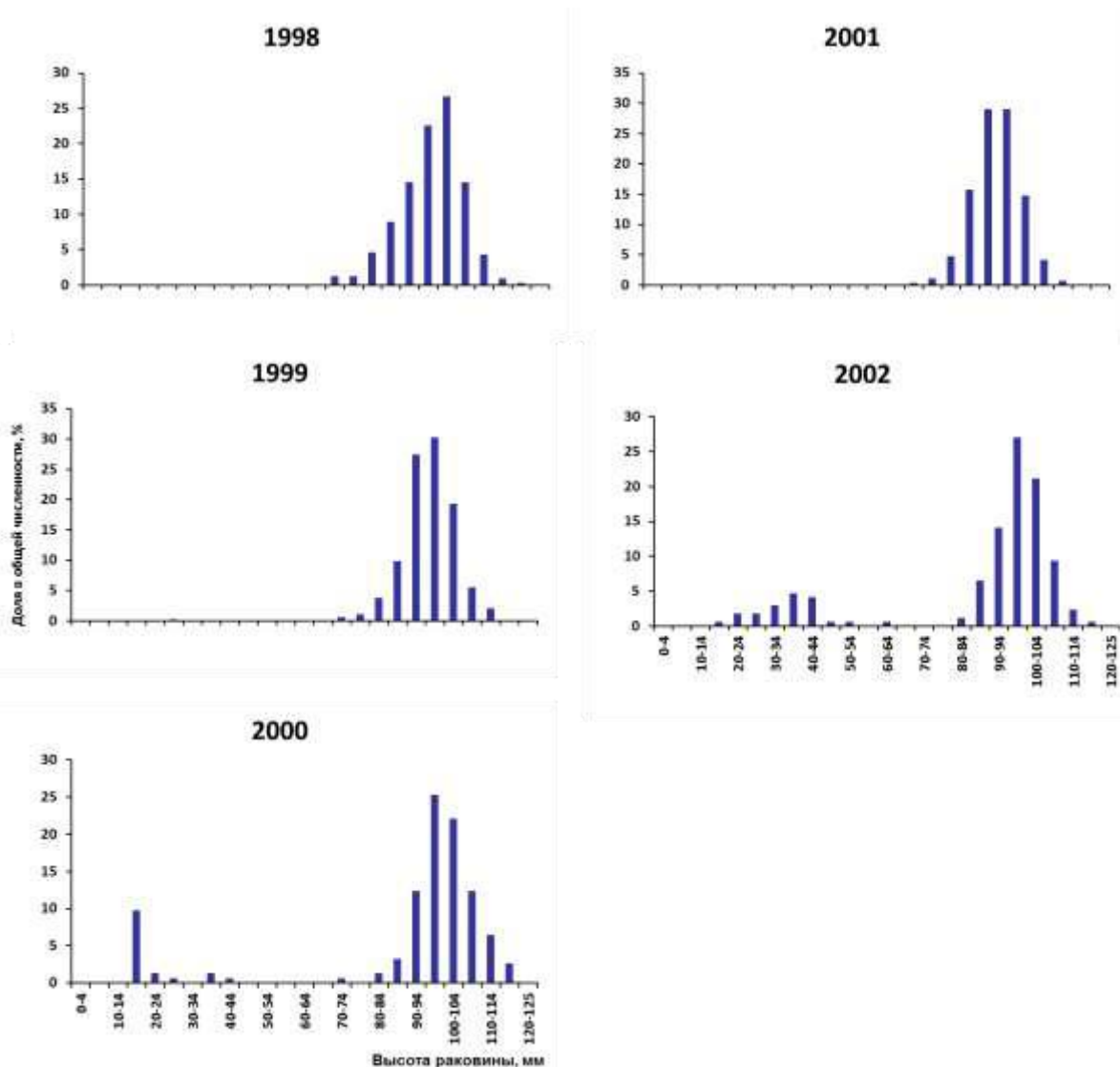


Рис. 42. Размерный состав гребешка из уловов на Канинском скоплении западнее 42° в.д. в 1998-2002 гг.

Доля молоди на Канинском скоплении во все годы исследований была низкой, а пополнение промыслового запаса незначительно. Такое состояние размерной структуры скопления свидетельствует о его деградирующем состоянии.

Северо-Канинское скопление. Максимальный размер высоты раковины гребешка в уловах на скоплении составлял 117 мм. Кластерный анализ показал, что размерная структура гребешка в течение всего периода исследований была однородной, а размерный состав – довольно однообразным (рис. 44). В разные годы преобладающий размер моллюсков в уловах варьировал от 60-64 до 75-79 мм, средний размер – от 63,7 до 71,5 мм, средняя масса – от 30,4 до 47,2 г (табл. 23). Тренд изменений размерного состава не выражен, вероятно, из-за небольшого периода наблюдений.

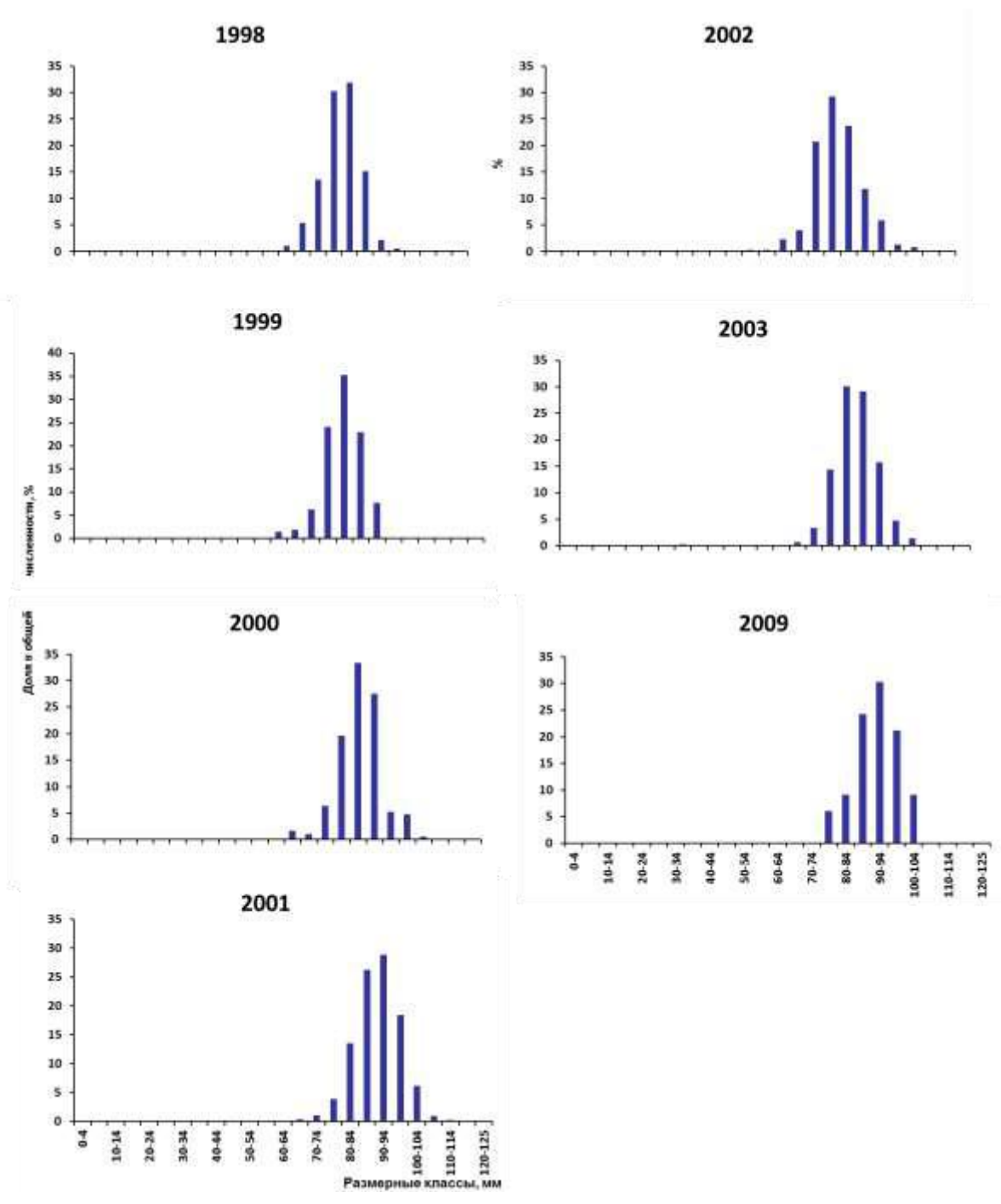


Рис. 43. Размерный состав гребешка из уловов на Канинском скоплении восточнее 42° в.д. в 1998-2009 гг.

**Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка
на Северо-Канинском скоплении в 1989-2009 гг.**

Год	Преобладающий размер, мм	$M \pm S^*$, мм	Средняя масса, г
1989	70-74	$70,4 \pm 1,4$	41,3
1999	75-79	$71,5 \pm 1,3$	47,2
2000	60-64	$63,7 \pm 1,3$	30,4
2001	75-79	$74,1 \pm 1,3$	48,3
2009	65-69	$67,5 \pm 1,3$	36,3

*Средняя высота раковины \pm ошибка средней, мм.

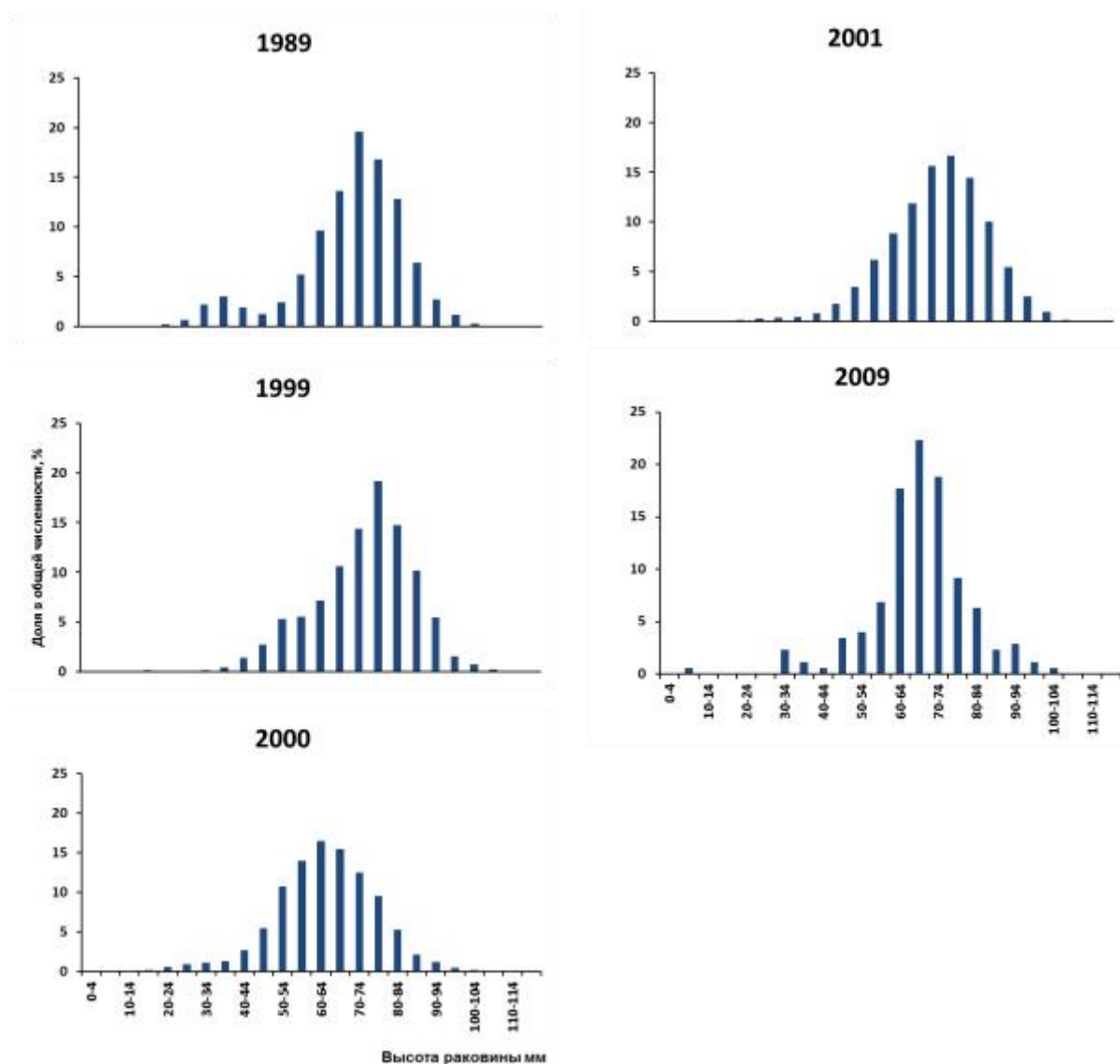


Рис. 44. Размерный состав гребешка из уловов на Северо-Канинском скоплении в 1989, 1999-2001 и 2009 гг.

Темп роста гребешка на Северо-Канинском скоплении меньше, чем на поселениях, располагающихся южнее, вследствие чего изменения размерного состава здесь также менее выражены. Промысловый размер в действующих Правилах рыболовства (Правила рыболовства..., 2009) не установлен. Ранее к промысловым относили особей с высотой раковины более 60 мм. Их доля в уловах в 1989-2009 гг. обычно превышала 80 %. Моллюски с высотой раковины менее 60 мм встречались практически во все годы исследований. Их доля в уловах была относительно постоянной. Состояние Северо-Канинского скопления гребешка в период наблюдений можно охарактеризовать как стабильное.

Скопление на Гусиной банке. На банке во все годы наблюдений обитал относительно мелкий гребешок, максимальная высота раковины которого достигала 103 мм. Промысловый размер в действующих Правилах рыболовства (Правила рыболовства..., 2009) не установлен. Ранее к промысловым относили особей с высотой раковины более 60 мм. Доля гребешка такого размера варьировала от 54 до 93 % (табл. 24).

Пространственная структура размерного состава гребешка в поселении в течение всего периода исследований была однородной. Размерный состав моллюсков был достаточно однообразным (рис. 45). В течение большей части периода наблюдений наиболее часто встречались гребешки с высотой раковины 70-74 мм. Средний размер особей изменялся от 61,9 до 74,0 мм, средняя масса – от 27,8 до 48,1 г. Изменения не имели выраженного тренда.

Таблица 24

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 60 мм на Гусиной банке в 1987-2009 гг.

Год	Преобладающий размер, мм	$M \pm S^*$, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 60 мм, %
1987	55-64	61,9±0,3	61,9	27,8
1988	70-74	69,6±0,3	69,6	39,9
1989	65-69	66,3±0,2	66,3	34,3
1996	70-74	74,0±0,6	74,0	48,1
1999	70-74	63,6±0,4	63,6	30,3
2009	70-74	70,2±0,5	70,2	40,9

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

В 1988 г. на банке проводилась добыча гребешка норвежскими судами, вследствие чего промысловый запас гребешка на скоплении был значительно подорван (Сенников, Мухин, 1988; Сенников, Близниченко, 1992). Вероятно, этим можно объяснить уменьшение средней величины высоты раковины гребешка в 1989 г. в сравнении с 1988 г. К 1996 г. сред-

ний размер увеличился, но в 1999 г. снова уменьшился из-за увеличения доли молоди. Мелкие незрелые моллюски (с высотой раковины менее 50 мм) встречались в уловах в течение всего периода исследований, однако их доля была невелика – от 5,2 до 15,3 %. Наибольшая доля молоди наблюдалась в 1999 г. В 2000-2008 гг. наблюдения не проводились. В 2009 г. размерный состав гребешка был довольно сходным с составом в 1999 г., что указывает на относительно стабильное состояние скопления.

Судя по размерному составу, состояние скопления на Гусиной банке в 1989-2009 гг. можно характеризовать как стабильное. Пополнение промысловой части поселения было небольшим, вследствие чего восстановление промыслового запаса до первоначального уровня не наблюдалось.

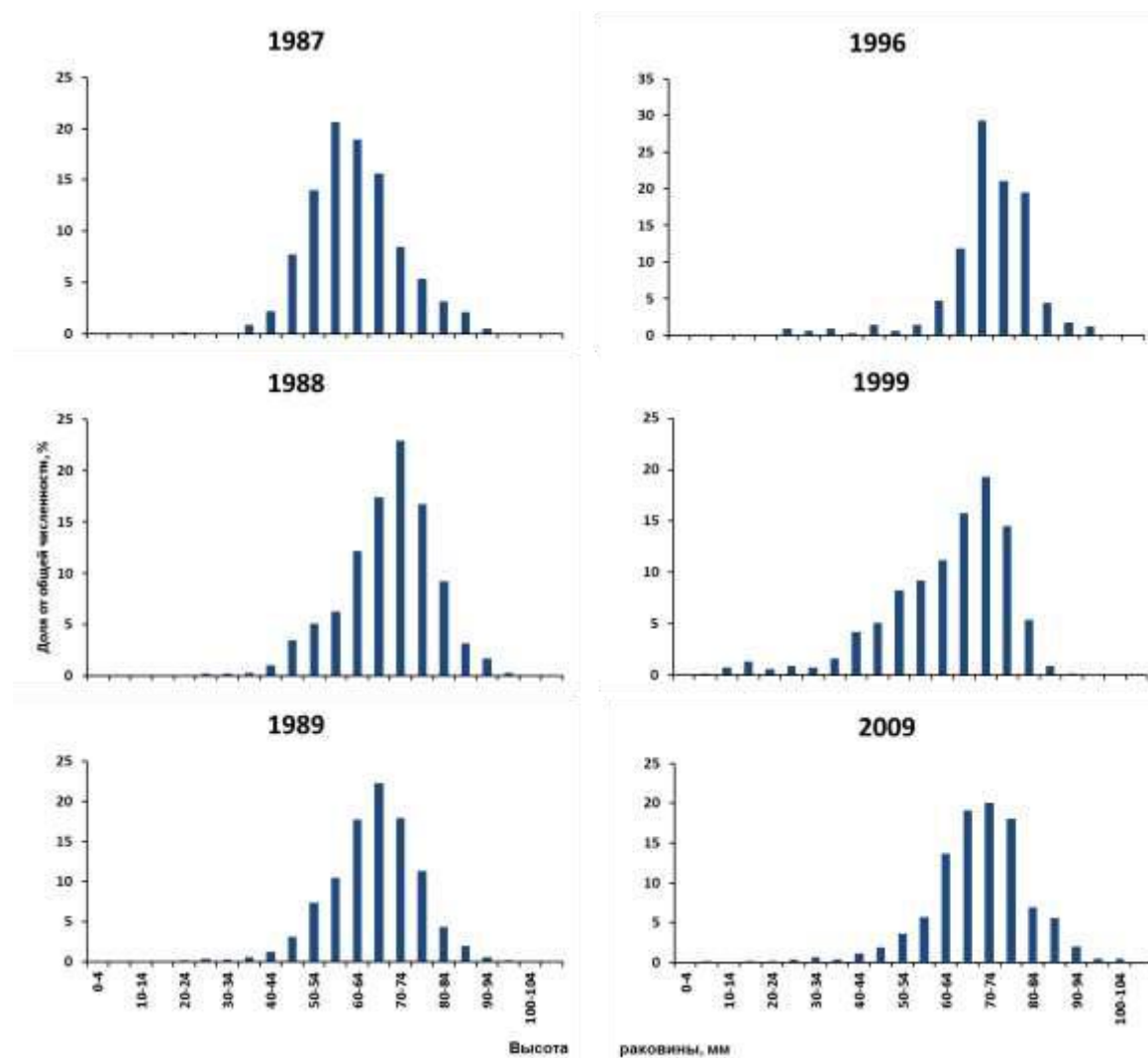


Рис. 45. Размерный состав гребешка из уловов на Гусиной банке в 1987-1989, 1996, 1999 и 2009 гг.

Скопление на Канино-Колгуевском мелководье. Скопление обследовано в 1996, 2001 и 2009 гг. Максимальный размер гребешка дости-

гал 102 мм. Размерная структура на всей акватории поселения была однородной.

Размерный состав моллюсков в течение всего периода исследований был довольно сходным (рис. 46). Преобладающий размер гребешка в разные годы наблюдений несколько изменялся. В 1996 г. наиболее часто встречались моллюски с высотой раковины 70-74 мм, в 2001 и 2009 гг. – 65-69 мм (табл. 25). Средний размер варьировал от 67,2 до 73 мм. Поселение находилось в стабильном состоянии, близком к депрессивному, так как доля молодежи размером менее 50 мм в течение всего периода наблюдений была незначительной.

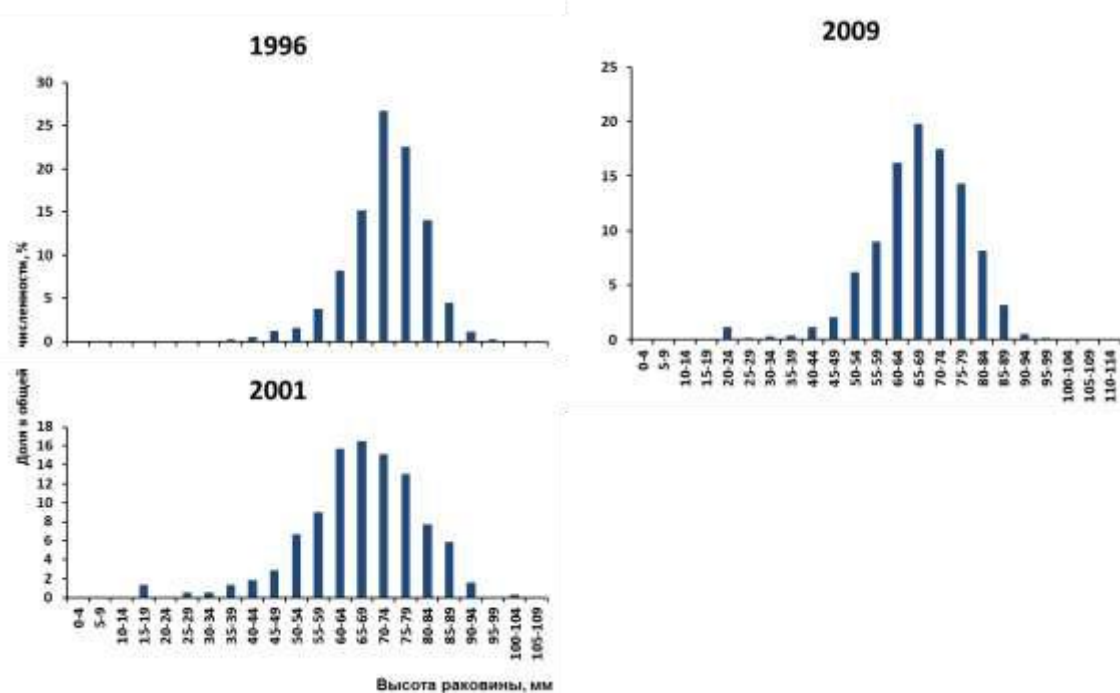


Рис. 46. Размерный состав гребешка из уловов на Канино-Колгуевском скоплении в 1996, 2001, 2009 гг.

Таблица 25

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 60 мм на Канино-Колгуевском скоплении в 1996, 2001 и 2009 гг.

Год	Преобладающий размер, мм	$M \pm S^*$, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 60 мм, %
1996	70-74	73,0±0,2	46,1	92,6
2001	65-69	67,2±0,7	35,8	75,8
2009	65-69	67,7±0,4	36,7	79,7

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

Новоземельское поселение. Поселения гребешка в прибрежной зоне архипелага Новая Земля обнаружены в районах Новоземельская банка, Сухой Нос, Мелководье Гусиной Земли и Южная часть Новоземельского мелководья. В связи с отсутствием промысловых скоплений наблюдения были эпизодическими. Большая часть материала собрана в 1999 г.

В уловах встречался довольно мелкий гребешок. Наиболее крупные особи, достигающие 93 мм, отмечались только в районе Сухого Носа. В остальных районах максимальный размер гребешка не превышал 78 мм.

Размерный состав моллюска во всех районах довольно сходен (рис. 47). Преобладающий размер гребешков в большинстве отдельных поселений составлял 60-64 мм, лишь на Мелководье Новой Земли наиболее часто встречались особи меньшего размера – 55-59 мм (табл. 26). Средний размер моллюсков изменялся от 56,6 до 64,3 мм, средняя масса – от 21 до 31 г.

Доля особей с высотой раковины менее 50 мм в большинстве районов была низкой – от 7,3 до 11,7 % – и лишь на Мелководье Гусиной Земли составляла 24,7 %. Так как скопление изучалось крайне нерегулярно, оценить динамику его состояния по размерной структуре не представляется возможным.

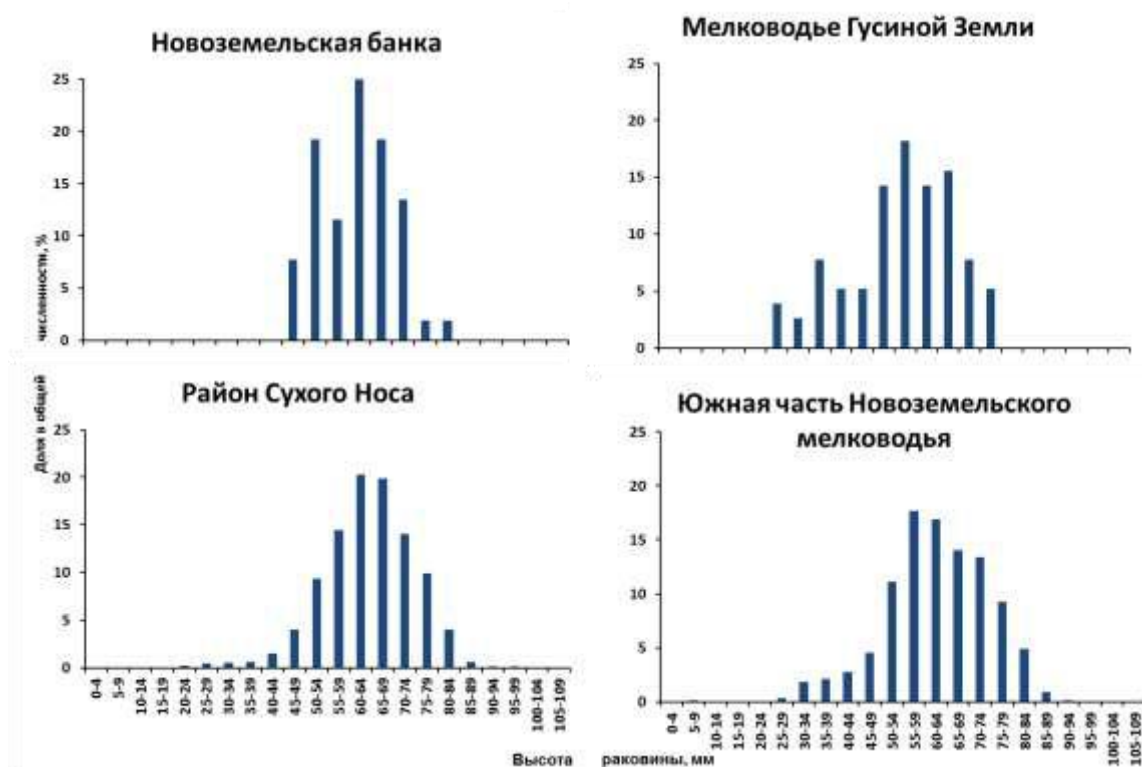


Рис. 47. Размерный состав гребешка из уловов на различных поселениях прибрежной зоны архипелага Новая Земля в 1987-1999 гг.

Таблица 26

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 60 мм в прибрежной зоне архипелага Новая Земля в 1987-1999 гг.

Район	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 60 мм, %
Новоземельская банка	60-64	61,8±1,2	27,7	61,5
Сухой Нос	60-64	64,3±0,3	31,3	69,0
Мелководье Гусиной Земли	55-59	56,6±1,5	21,1	42,9
Южная часть Новоземельского мелководья	60-64	62,7±0,5	28,9	59,5

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

Скопления в районе архипелага Шпицберген. Исследования размерного состава гребешка в районе архипелага Шпицберген проводились с 1987 по 1993 г. Максимальное значение высоты раковины моллюсков здесь достигало 95 мм. В размерном составе моллюсков наблюдалось постепенное уменьшение модального размера и средней высоты их раковины с юга на север (табл. 27). Однако разница в размерном составе гребешка в отдельных скоплениях относительно небольшая (рис. 48). Кластерный анализ показал, что размерный состав поселений моллюсков в районе архипелага Шпицберген довольно однообразный. И лишь скопление, располагающееся в районе залива Ис-фьорд, имело несколько отличный от других размерный состав.

Таблица 27

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 60 мм на поселениях в районе архипелага Шпицберген в 1987-1993 гг.

Район, поселение	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 60 мм, %
Западный Шпицберген				
Зал. Ис-фьорд	65-69	68,1±0,5	37,4	90,4
М. Зюйдкап	70-74	72,3±0,3	44,9	97,1
О-ва Амстердам	70-74	72,0±0,4	44,3	95,5
Северное поселение	70-74	71,1±0,5	42,6	92,3
Шпицбергенская банка				
О-ва Медвежий	75-79	75,3±0,6	50,9	94,6
О-ва Надежды	70-74	72,6±0,7	45,4	92,8

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

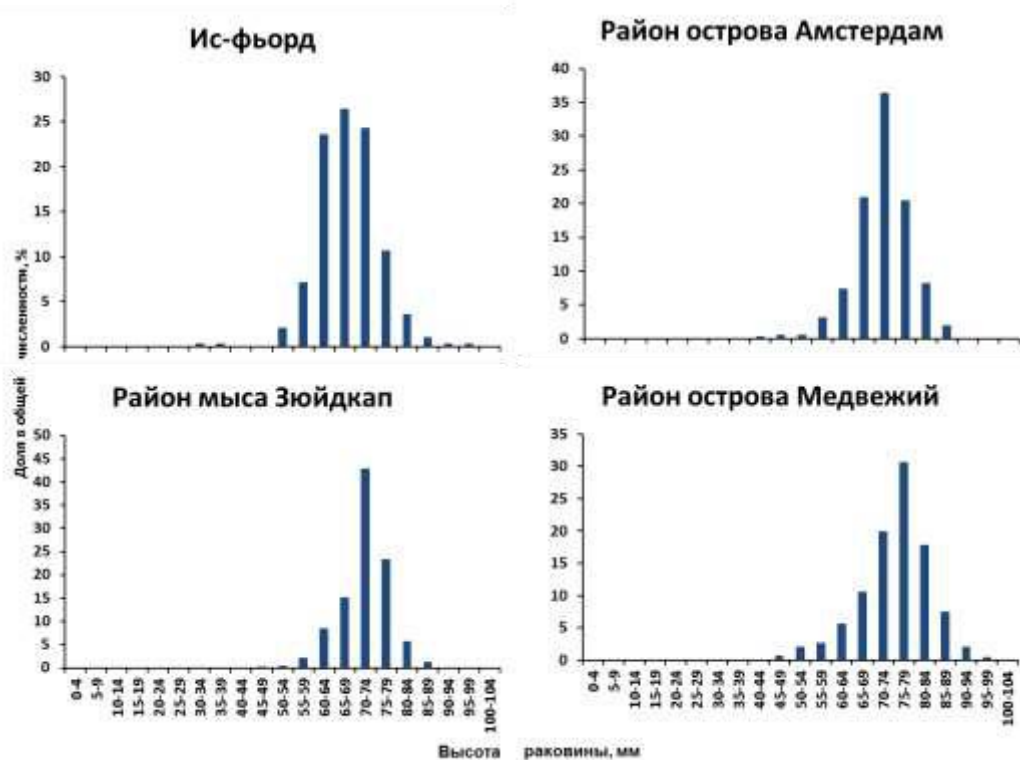


Рис. 48. Размерный состав гребешка из уловов в районе архипелага Шпицберген в 1987-1992 гг.

Наиболее крупный гребешок обитал в районе о-ва Медвежий, где в уловах преобладали особи крупнее 75 мм. Наиболее часто в уловах встречались моллюски с высотой раковины 75-79 мм. Средний размер гребешков составлял $75,3 \pm 0,6$ мм, средняя масса – около 50 г. На поселении в районе о-ва Надежды средний размер моллюсков составлял $72,6 \pm 0,7$ мм, средняя масса – около 45 г.

В западной части архипелага Шпицберген на скоплениях вблизи о-ва Амстердам и м. Зюйдкап наиболее часто встречался гребешок с высотой раковины 70-74 мм. Средняя высота раковины варьировала от 72,0 до 72,3 мм, средняя масса составляла около 44 г. В то же время в районе залива Ис-фьорд обитал самый мелкий гребешок с модальным размером 65-69 мм и средним размером $68,1 \pm 0,5$ мм. На северном участке также встречался относительно мелкий гребешок – среднее значение высоты его раковины составляло $71,1 \pm 0,5$ мм, средняя масса – около 42 г. Очевидно, что различия размерного состава в разных поселениях обусловлены особенностями роста гребешка в разных экологических условиях.

Во всех поселениях гребешка, располагающихся в районе архипелага Шпицберген, раковины были сильно обросшими баянусом, доля обрастающей достигала 20-30 % от массы моллюска.

Поселения гребешка в центральной части моря. Размерный состав поселений гребешка, обитающих в открытой части моря на глубинах

более 150 м изучен относительно слабо, так как гребешки этого района изучались только из уловов рыболовных тралов. По имеющимся данным, в центральной части моря встречаются только мелкие гребешки с высотой раковины от 25 до 51 мм (рис. 49). Среднее значение высоты раковины составляло $40,2 \pm 2,1$ мм, средняя масса – 4,5 г. Интересно отметить, что моллюски крупнее 35 мм имели зрелые, нормально развитые гонады, что свидетельствует об их половой зрелости. Небольшие размеры гребешков, обитающих в центральной глубоководной части Баренцева моря, вероятно, обусловлены обитанием их в неблагоприятных нелетальных гидрологических условиях (большая глубина, илистые грунты и постоянно низкая температура воды) и худшими условиями питания.



Рис. 49. Размерный состав гребешка из траловых уловов, выполненных в центральной части Баренцева моря в 2010-2013 гг.

4.3.2. Белое море

Скопление в Воронке. Скопление изучали практически ежегодно в течение достаточно длительного периода – с 1989 по 2013 г., так как оно является промысловым. Максимальный размер высоты раковины моллюска составлял 132 мм. В течение всего периода исследований гребешок в уловах был представлен практически всеми размерными группами – от 15 до 115 мм (рис. 50, 51), а более крупные особи встречались единично.

Преобладающий размер моллюсков в разные годы изменялся от 80-84 до 90-94 мм (табл. 28). В 1989-2001 гг. в размерном составе доминировали более крупные моллюски, чем в 2003-2013 гг. В течение всего периода исследований наблюдалось постепенное омоложение популяции – значения средней высоты раковины имели тенденцию к уменьшению, а доля молодых особей с высотой раковины менее 70 мм достоверно увеличивалась (рис. 52).

Изменения размерного состава гребешка происходили на всей акватории скопления. Изучение пространственной структурированности размерного состава моллюска с помощью кластерного анализа показало, что в течение всего периода исследований она являлась однородной. Динамика размерной структуры гребешка на скоплении в Воронке Белого моря характеризует его как стабильное с высоким пополнением (Буяновский, 2004).

Тенденции в изменении размерного состава гребешка в Воронке Белого моря довольно сходны с таковыми, наблюдаемыми в юго-восточной части Святоносского поселения на участке группировки 2 типа и на Прибрежном поселении. Скопления расположены в непосредственной близости друг от друга, а размерный состав моллюсков на них весьма сходен. Вероятно, что они обмениваются и пополняются личинками из одного источника.

Таблица 28

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 80 мм в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг.

Год	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 80 мм, %
1989	85-89	84,9±0,3	73,5	73,7
1995	90-94	81,3±0,9	64,3	66,4
1996	90-94	86,3±0,4	77,1	83,2
1997	90-94	83,5±0,8	69,6	76,1
1998	85-89	75,7±1,0	51,5	56,6
1999	90-94	85,7±0,1	69,8	72,8
2000	85-94	79,3±1,1	59,7	70,2
2001	90-94	83,3±0,5	69,2	73,4
2003	85-89	81,8±0,8	65,5	66,8
2007	80-89	78,0±0,4	56,5	62,6
2008	80-84	67,2±0,7	50,2	55,7
2009	85-89	75,1±1,2	50,5	56,3
2010	80-84	71,7±0,3	43,6	46,0
2011	80-84	69,9±0,4	40,5	42,5
2012	85-89	75,9±0,4	52,0	56,9
2013	85-89	74,8±0,3	49,7	50,0

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

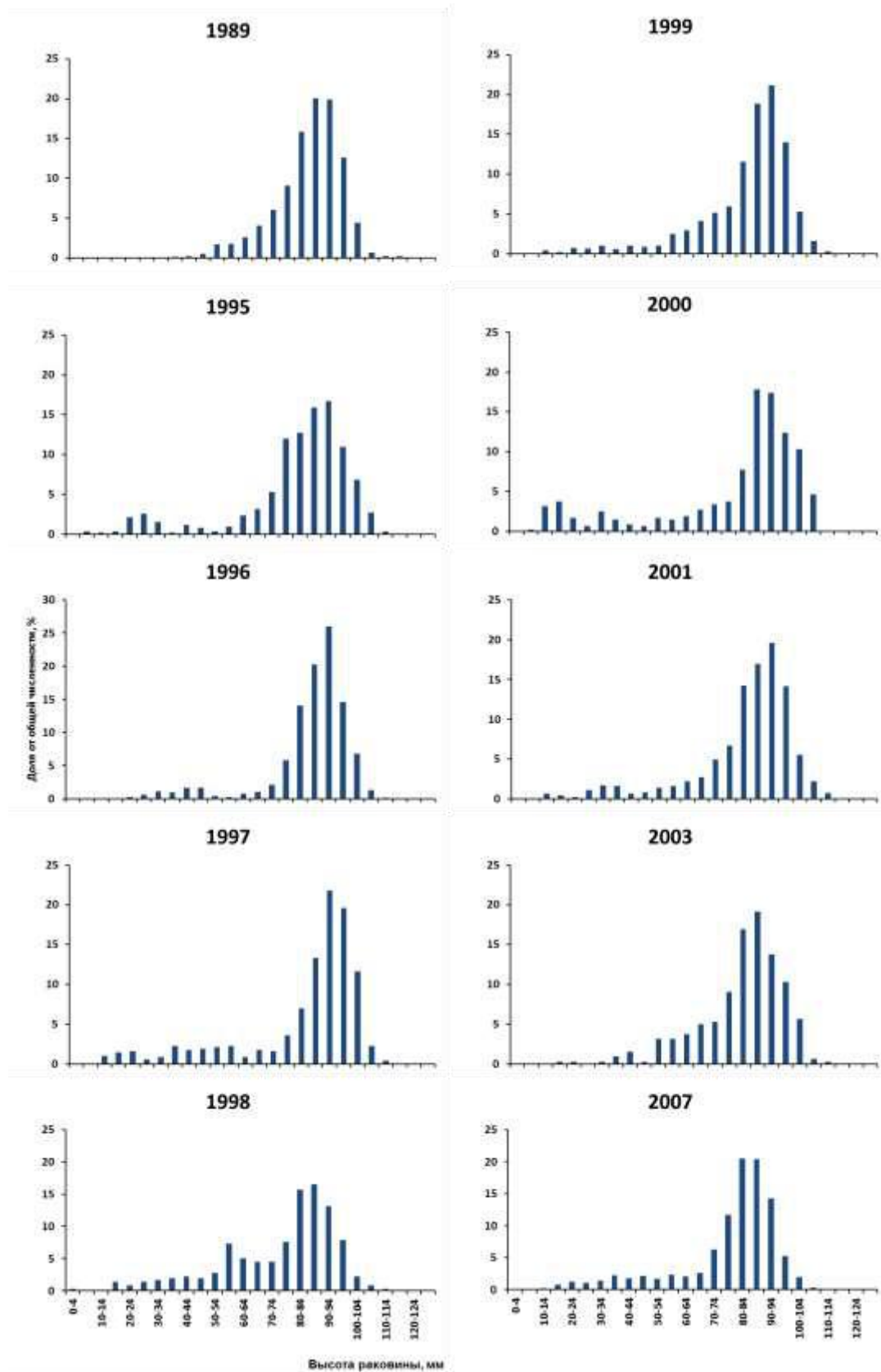


Рис. 50. Размерный состав гребешка из уловов в Воронке Белого моря в 1989-2007 гг.

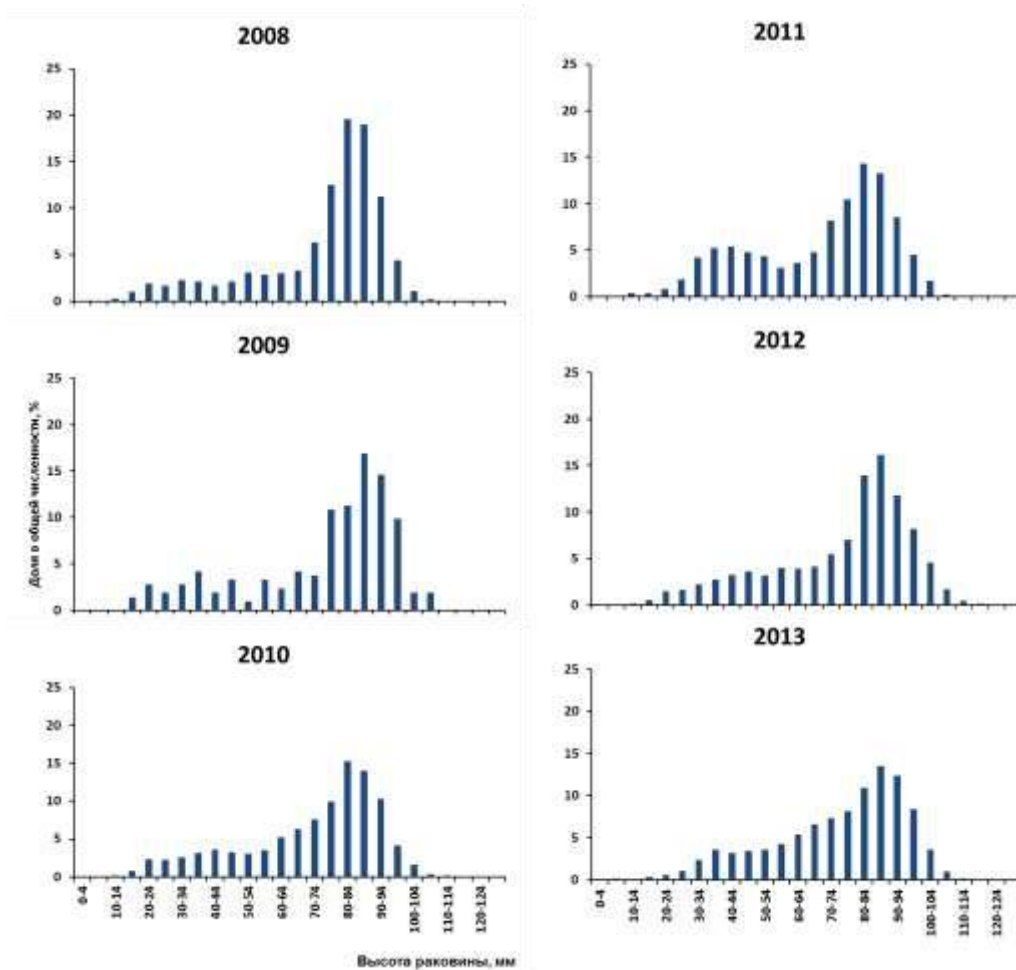


Рис. 51. Размерный состав гребешка из уловов в Воронке Белого моря в 2008-2013 гг.

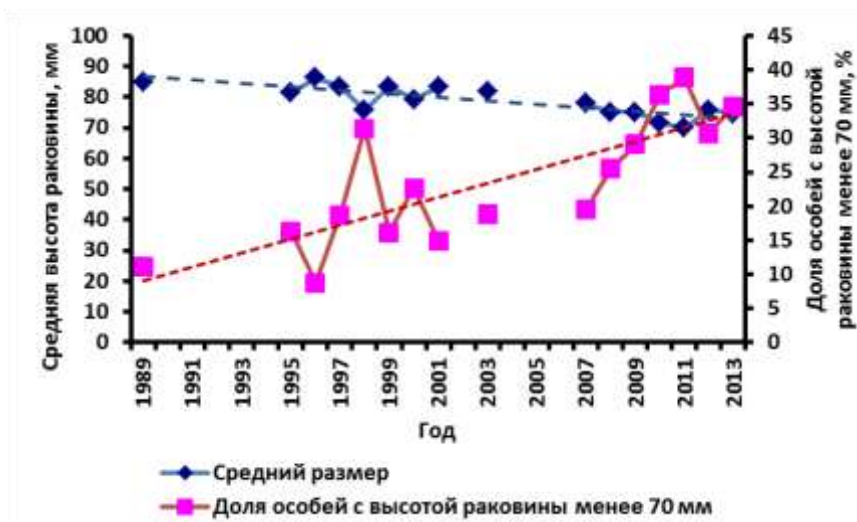


Рис. 52. Тенденции изменений среднего размера гребешка и доли особей с высотой раковины менее 70 мм в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг.

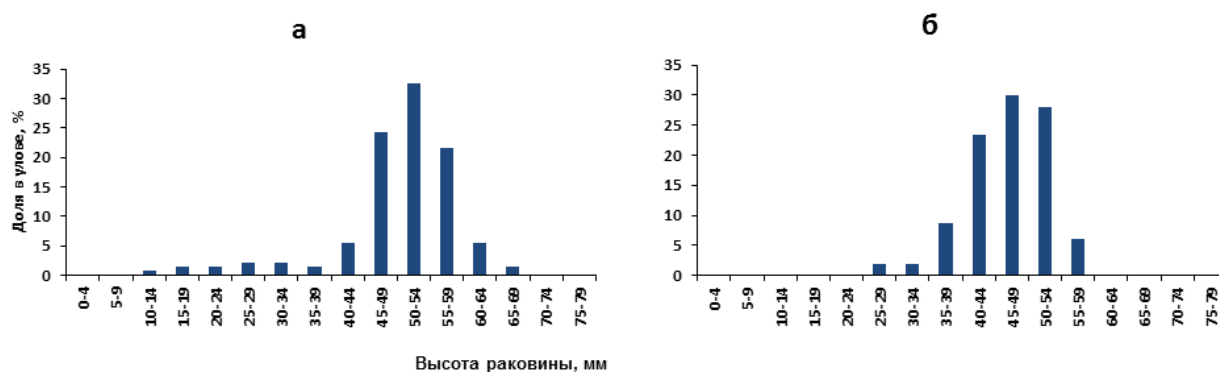


Рис. 53. Размерный состав гребешка из уловов в районе Горла Белого моря в 1994 г. (а) и 1997 г. (б)

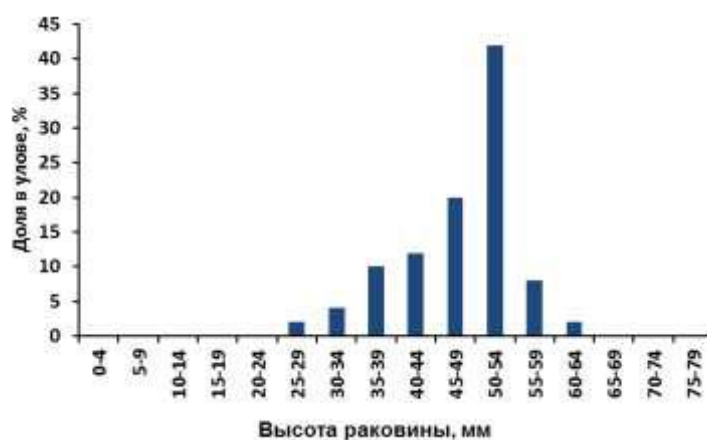


Рис. 54. Размерный состав гребешка из уловов в Онежском заливе в 2001 г.

Таблица 29

Преобладающий размер, средняя высота раковины и масса гребешка, доля особей с высотой раковины более 50 мм в районе Горла Белого моря в 1994 и 1997 гг. и Онежском заливе в 2001 г.

Год	Преобладающий размер, мм	M±S*, мм	Средняя масса, г	Доля особей с высотой раковины более 50 мм, %
<i>Горло Белого моря</i>				
1994	50-54	50,2±0,8	14,7	61,1
1997	50-54	46,7±0,5	11,8	34,0
<i>Онежский залив</i>				
2001	50-54	48,1±1,0	12,8	52,0

*Средняя высота раковины ± ошибка средней, мм.

Доля мелких особей (менее 40 мм) в обоих поселениях была небольшой. Судя по размерному составу, поселения гребешка, располагающиеся в Бассейне Белого моря, находились в стабильном депрессивном состоя-

нии. При низком уровне пополнения плотность гребешка на поселениях останется на прежнем уровне или будет снижаться.

По данным А.Д. Наумова и др. (1987), максимальный размер гребешка в Белом море составляет 60 мм. Значения высоты раковины исследованных нами моллюсков несколько больше, чем по литературным данным, но все же значительно меньше, чем в районе Воронки и мелководных районах Баренцева моря, что обусловлено меньшим темпом роста. Вероятнее всего, низкий темп роста гребешка в Бассейне Белого моря обусловлен пониженной соленостью вод и особенностями их температурного режима (Золотарев, Менис, Самохина, 2011). Возможно, за длительный период существования гребешка в Белом море возникла отдельная экологическая форма исландского гребешка, наиболее приспособленная жить в условиях пониженной солености воды. В то же время предельный размер гребешков в районе Бассейна Белого моря сходен с таковым в центральной глубоководной части Баренцева моря, где также встречался мелкий, но зрелый гребешок. Вероятно, в граничных условиях среды исландский гребешок резко снижает темп роста и предельные размеры высоты раковины.

Размерная структура гребешка в скоплениях Баренцева и Белого морей существенно различается. По особенностям размерного состава гребешка все скопления можно разделить на три группы – прибрежные скопления Кольского полуострова, северо-восточные мелководные скопления и поселения мелкогабаритного гребешка.

К первой группе относятся скопления Баренцева моря (Прибрежное, Святоносское, Канинское, в Воронке Белого моря), имеющие промысловое значение. Гребешки на них достигали наибольшего размера за счет длительного периода жизни и относительно высоких темпов роста. Максимальные значения высоты раковины моллюсков в большинстве этих скоплений превышали 120 мм. Во все годы исследований здесь преобладали особи с высотой раковины от 80 до 100 мм. Их суммарная доля в общей численности гребешка составляла не менее 50 %, а в отдельных поселениях достигала 80-90 %. Доля молодых моллюсков была достаточно высокой, обеспечивая хорошее пополнение промыслового запаса. Размерный состав в период наблюдений 1987-2013 гг. постепенно изменялся. На большей части акватории Святоносского и Канинского скоплений наблюдалось резкое снижение доли молодежи, что явилось одной из причин деградации промыслового запаса на этих акваториях и утраты ими промыслового значения. На части Святоносского поселения, в Прибрежном поселении и Воронке Белого моря доля молодежи была высокой. Такие поселения находились в стабильном состоянии с высоким уровнем пополнения и сохранили промысловый потенциал.

Ко второй группе относятся скопления, располагающиеся на глубинах менее 100 м в районах севернее 70° с.ш. и восточнее 44° в.д. (Северо-Канинское, Гусиной банки, Канино-Колгуевское, Новоземельское, Шпицбергенское). На них встречается относительно мелкий гребешок с преобладанием в поселениях особей с высотой раковины 50-80 мм. Максимальный размер не превышал 100 мм, а доля особей крупнее 80 мм составляла менее 10 %. Доля молодежи на них была повсеместно низкой, что свидетельствует об их депрессивном состоянии и отсутствии перспектив восстановления промыслового потенциала.

Различия в размерном составе, очевидно, определяются темпом роста моллюсков и продолжительностью их жизни, которые, в свою очередь, зависят от условий среды в районах их распределения.

Продолжительность жизни гребешка в большинстве районов имеет сходные значения. Прибрежные поселения гребешка у Кольского полуострова обитают в прибрежной водной массе, а гребешок в восточной части Баренцева моря – в баренцевоморской и арктической водной массах, характеризующихся меньшими значениями температуры воды, чем прибрежная водная масса (Ожигин, Ившин, 1999; Loeng, 1991). Очевидно, что определяющим фактором различий в темпе роста между такими поселениями является температурный режим вод. Наиболее благоприятные условия среды имеются в прибрежной зоне Кольского п-ова.

Поселения мелкоразмерного гребешка, располагающиеся в центральной глубоководной части Баренцева моря и Бассейне Белого моря, вероятнее всего, обитают в граничных условиях, при которых нормальная жизнедеятельность исландского гребешка возможна, но темп роста резко снижается. В центральной части Варангер-фьорда также встречаются только мелкие незрелые гребешки. Основным неблагоприятным фактором здесь, вероятно, являются неподходящие грунтовые условия (высокая подвижность), при которых вся молодежь гибнет через 1-2 года после оседания.

В большинстве поселений гребешка Баренцева моря, располагающихся на обширном мелководье юго-восточной части моря, наблюдается низкая доля молодежи (Золотарев, 2003). Исключение составляют Прибрежное скопление, небольшой участок на Святоносском поселении и скопление в Воронке Белого моря. Очевидно, что на них практически всегда имелись условия для оседания молодежи, на остальных скоплениях в Баренцевом море они возникают лишь периодически. Из-за низкой доли молодежи, наблюдаемой во время наших исследований, состояние поселений в период исследований было депрессивным, в связи с этим восстановление их промыслового значения в ближайшие годы не ожидается.

Вместе с тем, плодовитость гребешка очень высока – 5 млн яиц и более (Денисенко, 1989). Нерест происходит один раз в год. Соответственно

при возникновении благоприятных условий может происходить массовое оседание молодежи, которое при ее хорошем выживании приведет к восстановлению запаса в течение 8-10 лет и обеспечит существование поселений гребешка в течение длительного периода.

4.4. Возрастная структура поселений

Изучение возрастной структуры является важным элементом исследований популяционной структуры промысловых видов, так как позволяет оценить их состояние, исследуя уровень пополнения и смертности, проследить изменения, происходящие в популяции, и определить репродуктивную стратегию вида. Возрастную структуру моллюска на отдельных поселениях Баренцева и Белого морей получали по размерно-возрастному ключу исходя из размерного состава гребешка.

Тенденции изменений возрастной структуры оценивали по критерию возрастной гетерогенности (Крамаренко, 2004) (см. гл. 2), который позволяет изучить ее выравненность. Возрастная структура отражает реакцию популяции на пресс отбора, разная направленность и интенсивность которого во многом определяет возрастную структуру. Высокое ее разнообразие свидетельствует о стабильности популяции, поскольку различные стадии жизненного цикла обладают разной устойчивостью к действию экологических факторов.

4.4.1. Баренцево море

Святоносское поселение. Возрастная структура гребешка на поселении в течение всего периода исследований была сложной, т.е. в поселении были представлены моллюски всех возрастных групп. Вследствие значительных различий размерного состава гребешка в разных частях поселения изменения возрастной структуры для выделенных пространственных группировок рассмотрены отдельно.

На северо-восточном участке в течение периода исследований наблюдались постепенные изменения в возрастной структуре гребешка на поселении (рис. 55). Как видно из рисунка, кривая возрастного состава значительно отличается от классического графика, имеющего вид гиперболы, так как доля младших возрастных групп значительно меньше, чем старших.

Уже в первые пять лет наблюдений доля молодежи в возрасте менее восьми лет заметно снижалась, а с 1998 г. мы наблюдали эпизодическое появление и исчезновение из уловов молодых гребешков. Изменения в возрастной структуре имели выраженный характер старения популяции. Средний возраст моллюсков увеличился с 12 лет в 1991-1995 гг. до 20-21,5 лет в 2009-2013 гг. (рис. 56). Возраст наиболее массовой возрастной группы также увеличился. В 1991-1993 гг. в поселении преобладали особи в возрасте 10-11 лет, 1994-1999 гг. – 12-13 лет, 2000-2003 г. – 14-15 лет, 2006-2013 гг. – 16-18 лет. Доля гребешков младших возрастных групп (в возрасте 1-7 лет) медленно уменьшалась, а особей старше 20 лет – увеличивалась и в 2009-2013 гг. варьировала от 48 до 60 % общей численности.

Критерий возрастной гетерогенности поселения гребешка на северо-восточном участке неуклонно возрастал, что свидетельствует о выравнивании вклада различных возрастных групп в возрастную структуру поселения на участке (рис. 57).

На центральном участке Святоносского поселения в пределах группировки 1 типа возрастная структура была сходной с таковой на северо-восточном участке. Здесь на графике размерного состава также наблюдалось постепенное смещение вправо пика преобладающей возрастной группы, постепенное уменьшение доли молодых особей и увеличение доли моллюсков старше 20 лет (рис. 58, 59).

В то же время доля незрелой молодежи в пределах распределения группировки 1 типа во все годы исследований была заметно больше, а средний возраст моллюсков меньше, чем на северо-восточном участке. Критерий возрастной гетерогенности также неуклонно возрастал, а их абсолютные величины практически не отличались от таковых для северо-восточного участка (см. рис. 57).

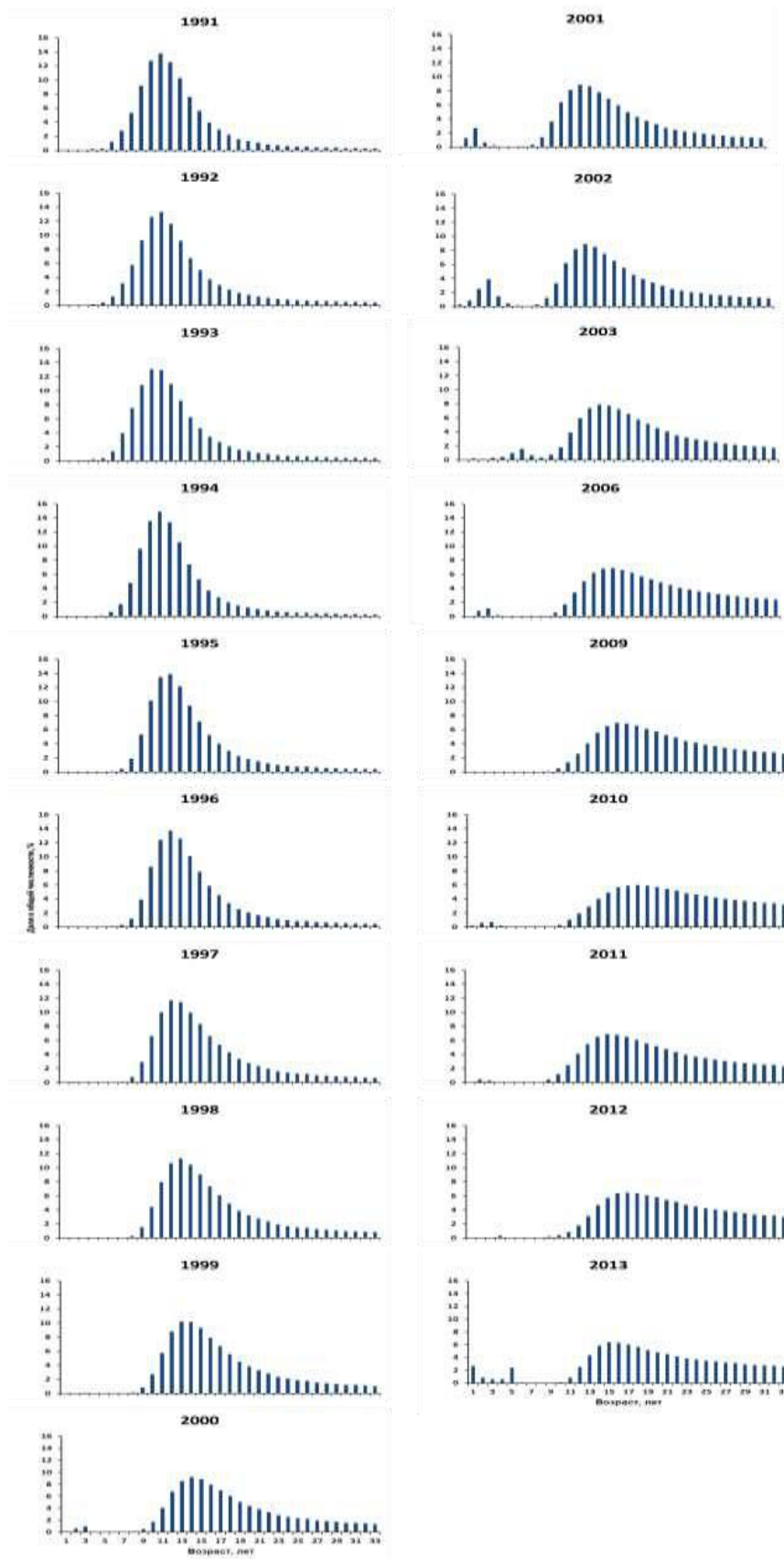


Рис. 55. Возрастная структура гребешка из уловов на северо-восточном участке Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

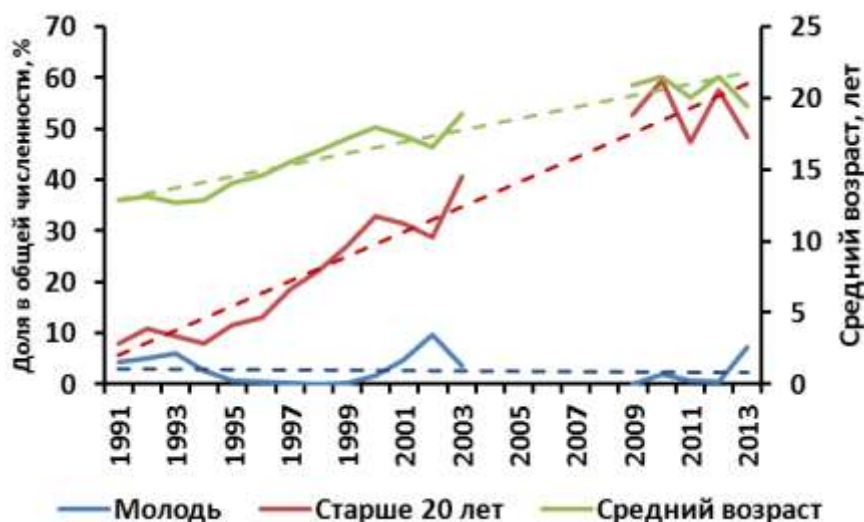


Рис. 56. Доля молодежи гребешка и особей старше 20 лет, средний возраст моллюсков из уловов на северо-восточном участке Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

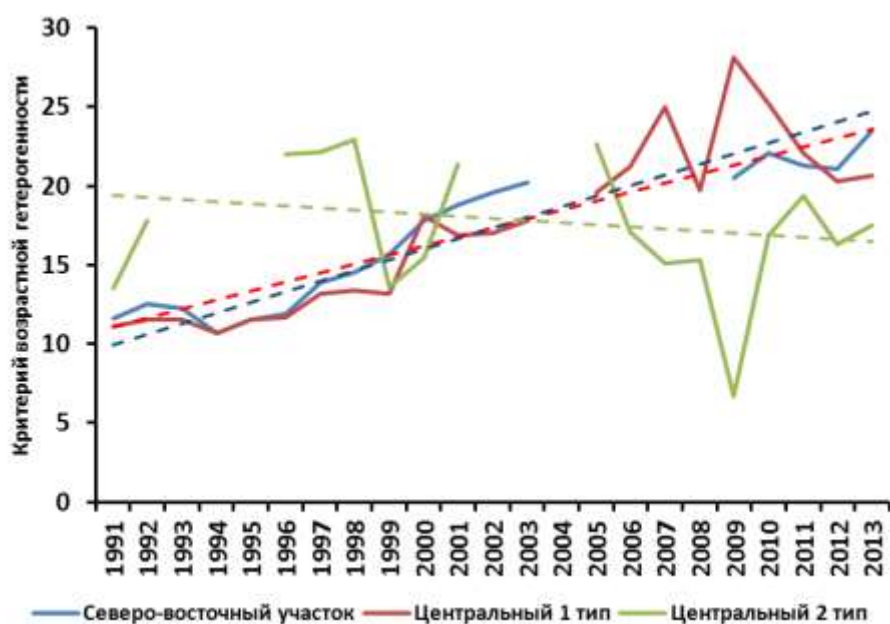


Рис. 57. Изменения критерия возрастной гетерогенности гребешка из уловов на различных участках Святоносского поселения в 1991-2013 гг.

На акватории центрального участка в пределах группировки 2 типа динамика возрастной структуры гребешка в период исследований значительно отличалась. В первые годы исследований она была довольно сходной с таковой на других участках Святоносского поселения, но с 1996 г. доля молодых моллюсков значительно возросла (рис. 60). Кривая возрастного состава лишь в отдельные годы была мономодальной, а в большую

часть периода исследований имела бимодальный вид. Преобладающей возрастной группой в 1991-1999 гг. были особи в возрасте 11-13 лет.



Рис. 58. Доля молодежи гребешка и особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на центральном участке Святоносского поселения группировки 1 типа в 1991-2013 гг.

В 2000-2010 гг. доля молодых моллюсков резко возросла, и в поселении наиболее часто встречались особи в возрасте 3-4 лет. В 2011-2013 гг. снова стали преобладать гребешки в возрасте 9-11 лет.

Из рис. 60 также хорошо видно, что в период 2000-2010 гг., когда мелкие гребешки в возрасте 3-4 лет преобладали в общей численности, доля особей в возрасте 1-2 года была значительно ниже. Очевидно, это объясняется тем, что ранняя молодь гребешка недостаточно хорошо учитывается используемыми нами орудиями лова.

Суммарная доля молодежи в возрасте менее 8 лет в общей численности гребешка варьировала в широких пределах. На полученном графике можно выделить два пика максимальных значений (1999 и 2008 гг.) и один минимум (вероятно, 2002-2003 гг.) (рис. 61), но в целом в период наблюдений отмечалась тенденция к ее увеличению. Максимальная доля молодежи достигала 50 % от общей численности, однако с 2011 по 2013 г. она постепенно снизилась до 16 %. Напротив, доля моллюсков старше 20 лет в целом снижалась, но в 2006-2013 гг. была довольно стабильной, варьируя от 5 до 11 % от общей численности.

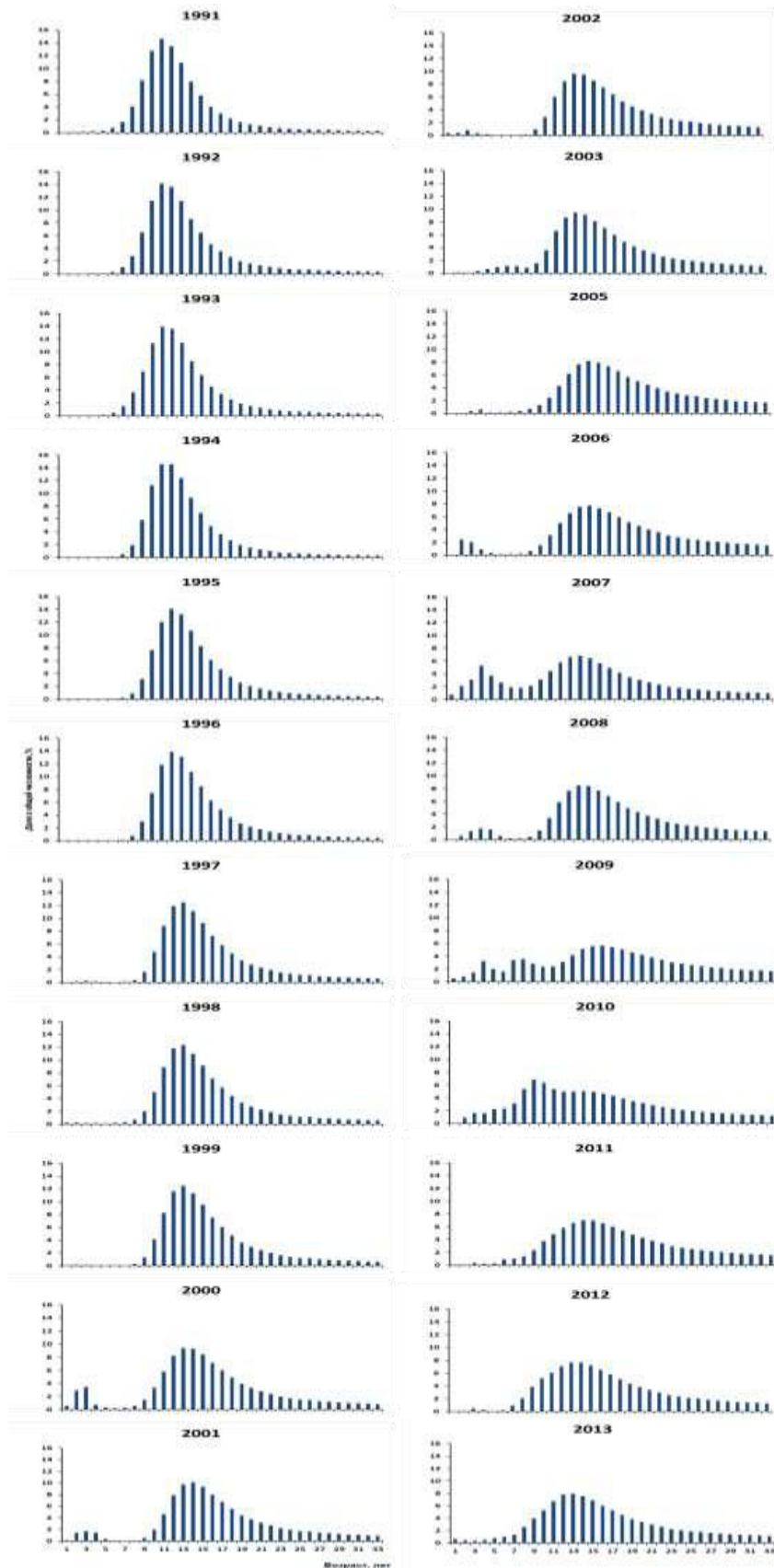


Рис. 59. Возрастная структура гребешка из уловов на центральном участке Святоносского поселения в группировке 1 типа в 1991-2013 гг.

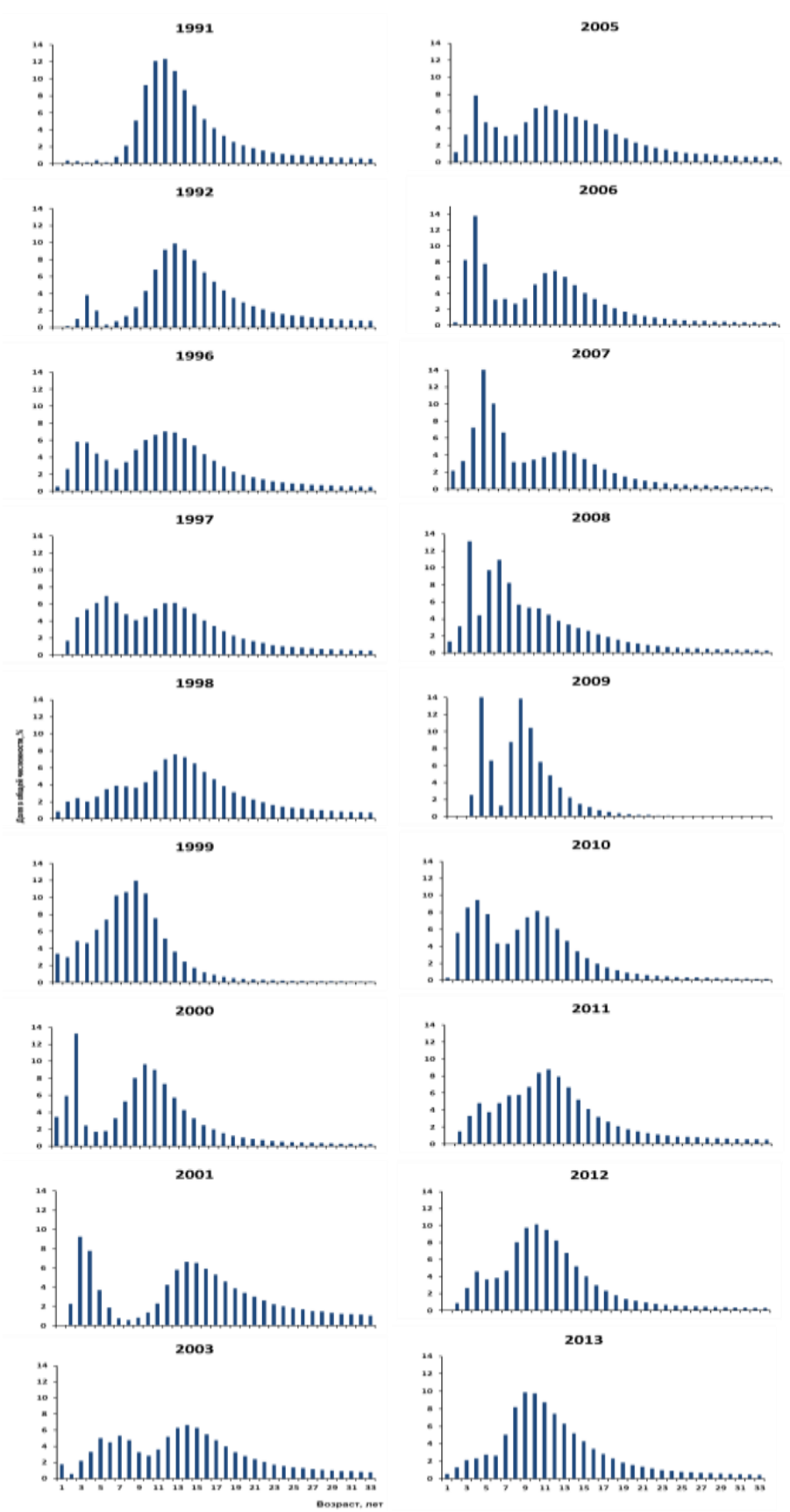


Рис. 60. Возрастная структура гребешка из уловов на центральном участке Святоносского поселения в группировке 2 типа в 1991-2013 гг.

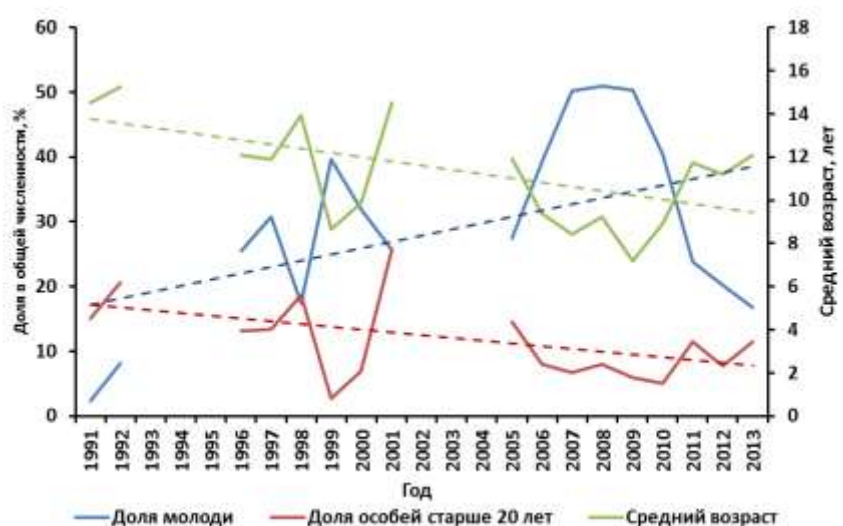


Рис. 61. Доля молодежи гребешка и особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на центральном участке Святоносского поселения группировки 2 типа в 1991-2013 гг.

Средний возраст моллюсков в поселении в период исследований в целом имел тенденцию к снижению, однако в 2009-2013 гг. он увеличивался вследствие уменьшения доли молодежи в поселении.

Таким образом, исследования динамики возрастной структуры гребешка на Святоносском поселении позволили выяснить, что на большей части скопления наблюдались признаки его деградации из-за низкой доли молодежи и старения крупного гребешка. Даже на участке с большой долей молодежи (в поселении 2 типа) пополнение промыслового запаса в различные годы нестабильно. Высокая доля молодежи наблюдалась нами в 1996-2010 гг., т.е. в течение 15 лет. В 2011-2013 гг. она уменьшилась, но была значительно большей, чем на других участках Святоносского поселения.

Установлено, что слабое пополнение поселения молодью может наблюдаться в течение весьма длительного периода – более 20 лет. В то же время при отсутствии промысла большая продолжительность жизни гребешка обеспечивает высокую стабильность биомассы поселения за счет преобладания в поселении особей старших возрастных групп, имеющих высокую индивидуальную массу.

Прибрежное скопление. Возрастная структура гребешка в Прибрежном скоплении изучалась с 1987 по 2013 г., однако с большими перерывами: исследования не проводили с 1993 по 1995 г. и с 2001 по 2008 г.

Гистограммы возрастного состава характеризовались преобладанием особей в возрасте 9-11 лет практически во все годы исследований (рис. 62). В 1988-1996 гг. гистограммы были мономодальными, в 1997-2000 гг. – бимодальными, а с 2009 по 2013 г. – снова мономодальными.

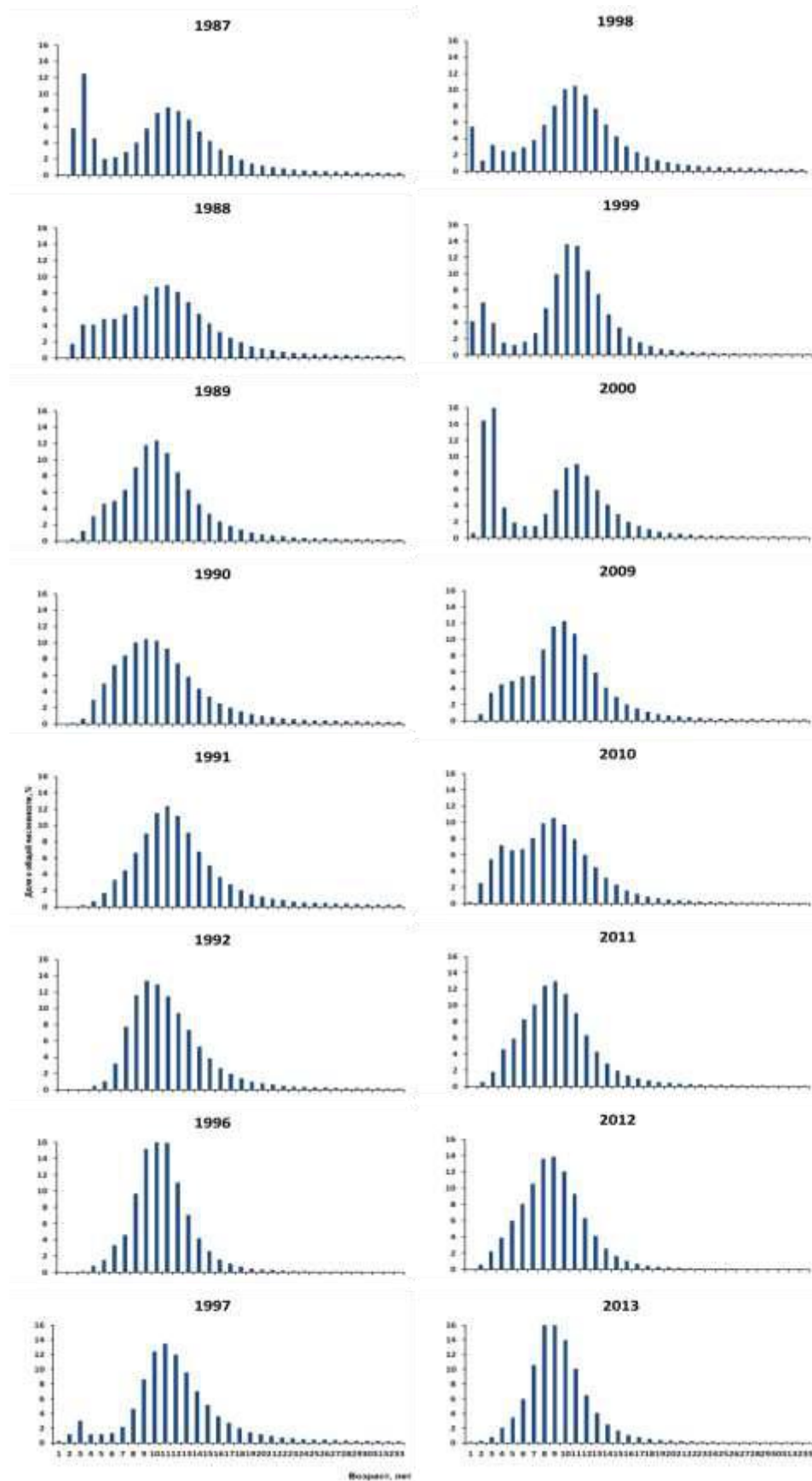


Рис. 62. Возрастная структура гребешка из уловов на Прибрежном скоплении в 1987-2013 гг.

Общий характер кривой возрастного состава ни в одном году не имел классического гиперболического вида, так как доля особей младших возрастных классов в пробах была невысокой. Суммарная доля молодежи в поселениях варьировала в широких пределах – 10-41 % от общей численности, вероятно, изменяясь циклически (рис. 63). За период наблюдений можно выделить три максимума и два минимума.

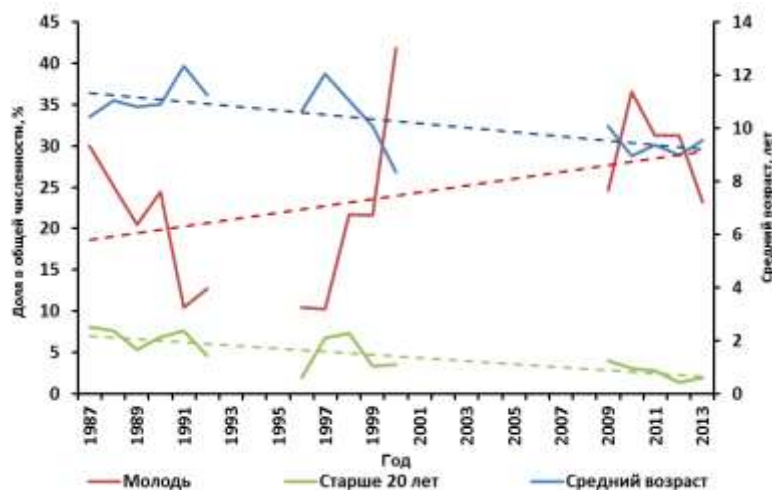


Рис. 63. Доля молодежи гребешка и особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на Прибрежном скоплении в 1987-2013 гг.

Максимальные концентрации молодежи наблюдались в 1987, 2000 и 2010 гг. К сожалению, в годы с предполагаемыми минимальными значениями доли молодежи наблюдения не проводили. Вероятнее всего, это были 1996 и 2007 гг. В целом средние показатели доли молодежи в скоплении имели тенденцию к небольшому увеличению от 1987 к 2013 г.

Доля особей старше 20 лет в течение всего периода исследований была низкой и варьировала от 1,8 до 8 % от общей численности и в целом имела тенденцию к снижению. В последние годы наблюдений (2009-2013 гг.) она снизилась более чем два раза – с 4 до 1,8 % от общей численности. Средний возраст моллюсков за годы наблюдений также имел тенденцию к снижению, однако диапазон снижения был небольшой – с 10-12 лет в 1987-1993 гг. до 9-10 лет в 2009-2013 гг.

Величина показателя возрастной гетерогенности была довольно однообразной в течение всего периода исследований, варьируя в относительно узких пределах – 9-17 (рис. 64), однако в целом ее изменения имели тенденцию к снижению вследствие низкой доли моллюсков старших возрастных проб в 2009-2013 гг.

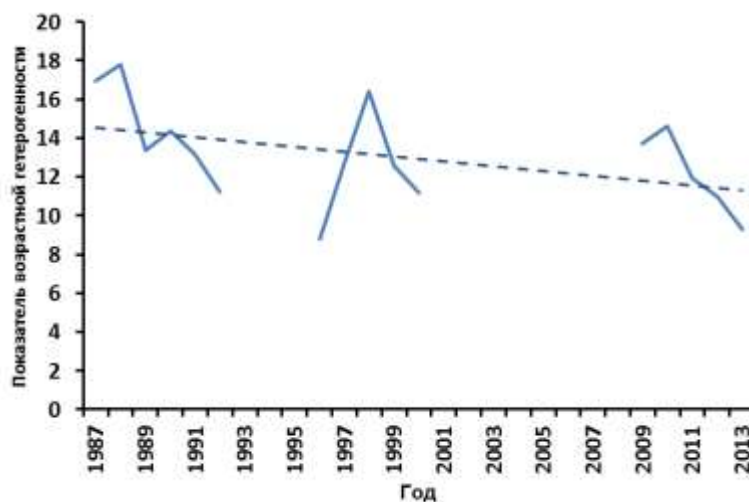


Рис. 64. Возрастная гетерогенность гребешка из уловов на Прибрежном скоплении в 1987-2013 гг.

Канинское скопление. Размерно-возрастной ключ для гребешка Канинского скопления не составлен из-за недостаточного объема материала по росту. Как показано выше, размерный состав уловов моллюсков в разных частях банки различался. Вероятно, эти различия обусловлены разным темпом роста гребешка в западной и восточной частях банки. В то же время океанологические условия в Восточном Прибрежном районе, где располагается Святоносское поселение, и на Канинской банке довольно сходны. Также довольно близки показатели максимального размера. В связи с этим для ориентировочной оценки возрастной структуры гребешка на банке автор использовал размерно-возрастной ключ, полученный для Святоносского поселения. Основные параметры возрастной структуры на Канинском скоплении изучены для периода 1998-2003 гг. и в 2009 г.

Проведенные исследования показали, что в уловах гребешка на Канинском скоплении присутствовали моллюски в возрасте от 1 до 33 лет (рис. 65).

Как видно из рисунка, годовые кривые возрастной структуры были весьма сходными в течение всего периода исследований. Доля молодых гребешков, как правило, была небольшой, в поселениях преобладали моллюски в возрасте 12 лет. Суммарная доля молодежи в возрасте менее 8 лет в разные годы варьировала от 0 до 6 % от общей численности. Изменения суммарной доли молодежи и особей старше 20 лет в период исследований имели тенденцию к снижению, что характеризует поселение как деградирующее (рис. 66).

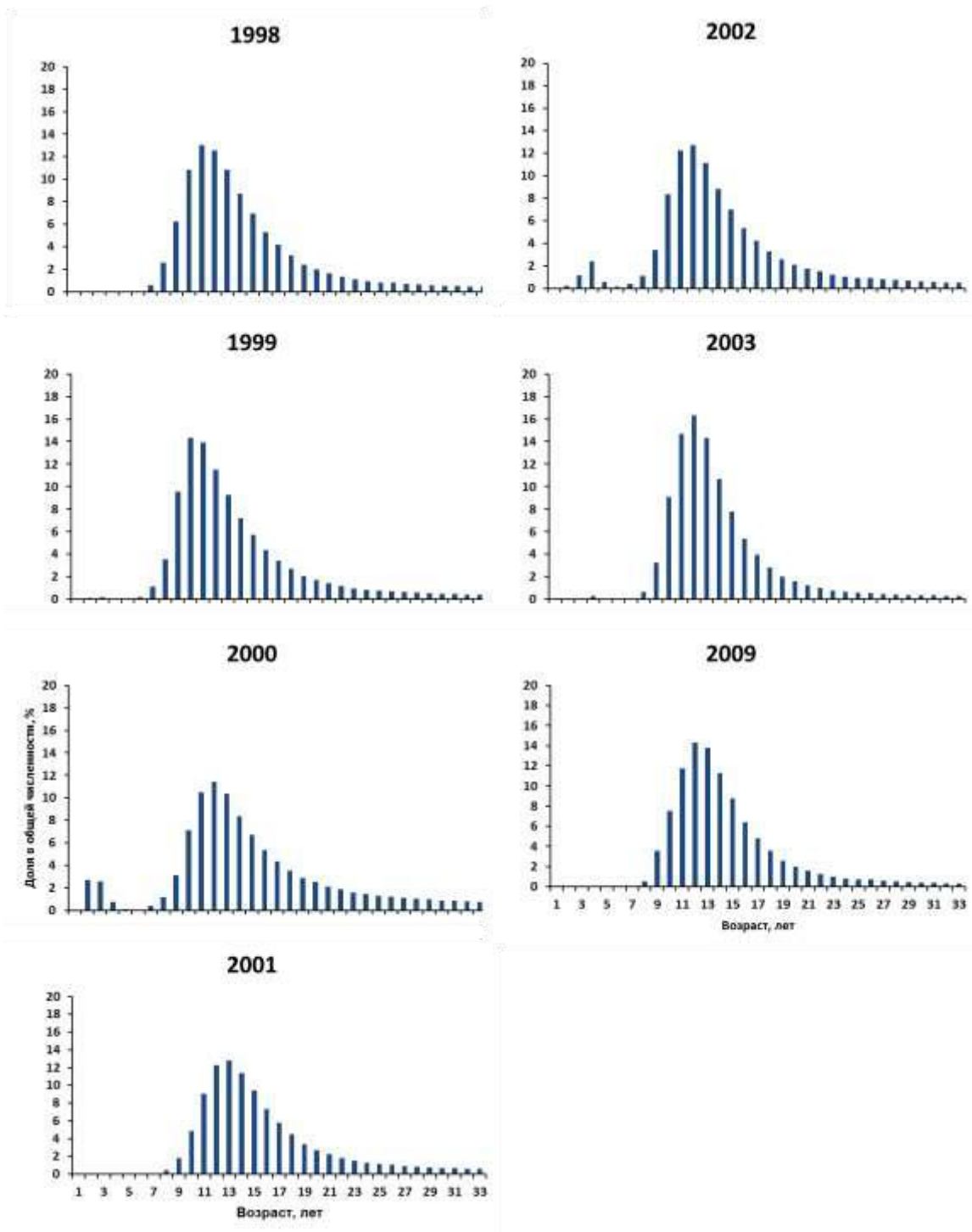


Рис. 65. Возрастная структура гребешка из уловов на Канинском скоплении в 1998-2009 гг.

Средний возраст моллюсков варьировал от 13,5 до 15,5 лет. Его изменения имели слабо выраженную тенденцию к увеличению. Показатель возрастной гетерогенности изменялся от 9 до 15 и имел тенденцию к снижению.

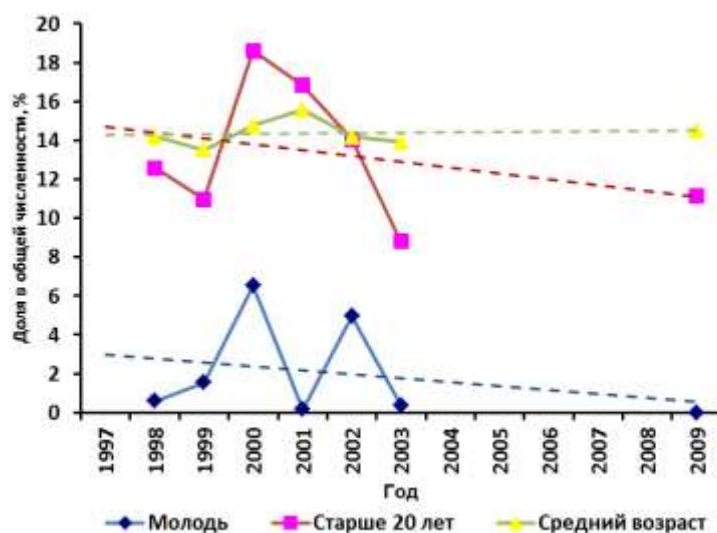


Рис. 66. Суммарная доля молодежи гребешка, особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на Канинской банке в 1998-2009 гг.

Судя по значительному снижению доли молодежи гребешка в поселении в период с 1998 по 2009 г., поселение находится в глубоком депрессивном состоянии.

Северо-Канинское скопление. Размерная и возрастная структура уловов гребешка на Северо-Канинской банке изучалась нерегулярно. Размерно-возрастной ключ получен по небольшому числу раковин, в связи с этим данные по возрастной структуре являются недостаточно точными.

Полученные данные показывают, что гребешки на скоплении во все годы исследований имели возраст от 1 до 26 лет. Кривые возрастной структуры обычно были мономодальными с преобладанием моллюсков в возрасте 10-12 лет (рис. 67).

Суммарная доля молодых гребешков была относительно высокой и варьировала от 14 до 34 %. Тренд в изменении доли молодежи в период наблюдений практически отсутствовал (рис. 68). Доля особей старше 20 лет была довольно стабильной в течение всего периода исследований, изменяясь от 1 до 8 %. Средний возраст также изменялся слабо и имел тенденцию к снижению. Показатель возрастной гетерогенности с 1989 по 2009 г. снизился с 12 до 9.

Основные параметры возрастной структуры гребешка на Северо-Канинской банке в течение всего периода наблюдений изменялись довольно слабо, что характеризует это поселение как относительно стабильное. В то же время отсутствие наблюдений в течение большинства лет за период с 1989 по 2009 г. оставляет много неопределенностей и значительно снижает надежность вывода о стабильности поселения гребешка на банке.

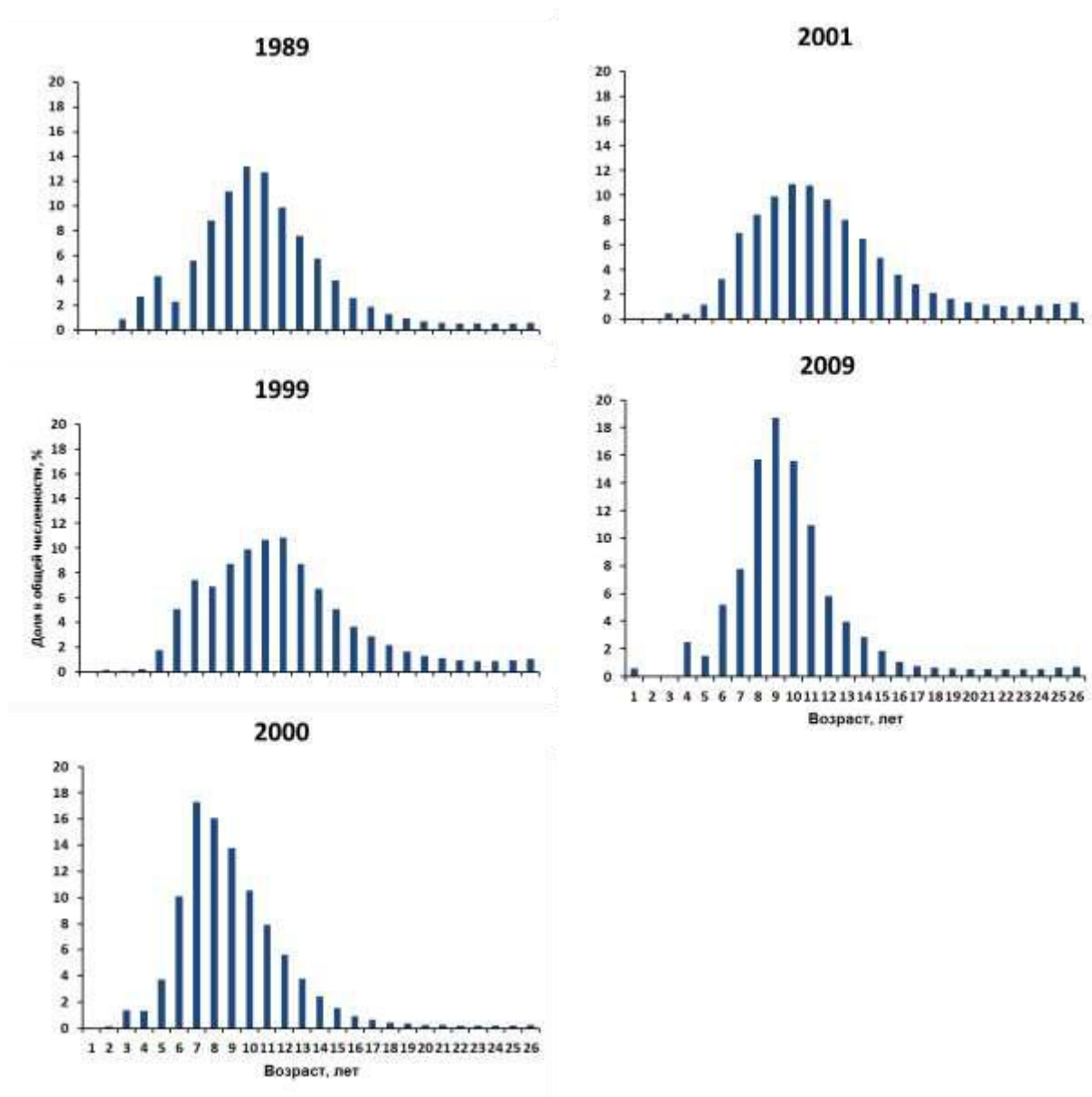


Рис. 67. Возрастная структура гребешка из уловов на Северо-Канинском скоплении в 1989, 1999-2001 и 2009 гг.

Канино-Колгуевское скопление. Скопление обследовалось лишь три раза – в 1996, 2001 и 2009 гг. Размерно-возрастной ключ получен по небольшому количеству моллюсков, вследствие чего изменения возрастной структуры гребешка на поселении могут быть оценены приблизительно.

В возрастной структуре гребешка на скоплении присутствовали моллюски всех возрастных групп (от 1 до 28 лет). Кривые возрастного состава имели мономодальный вид в течение всех лет, когда проводились исследования. Преобладающими были особи в возрасте 9-10 лет (рис. 69).

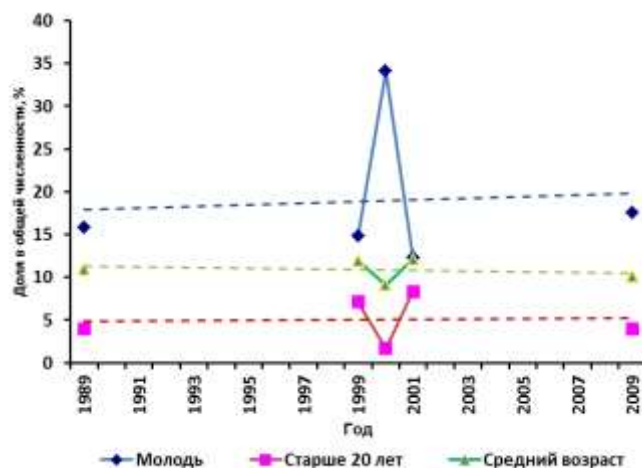


Рис. 68. Суммарная доля молодежи гребешка, особей старше 20 лет среднего возраста моллюсков из уловов на Северо-Канинском скоплении в 1989-2001 гг.

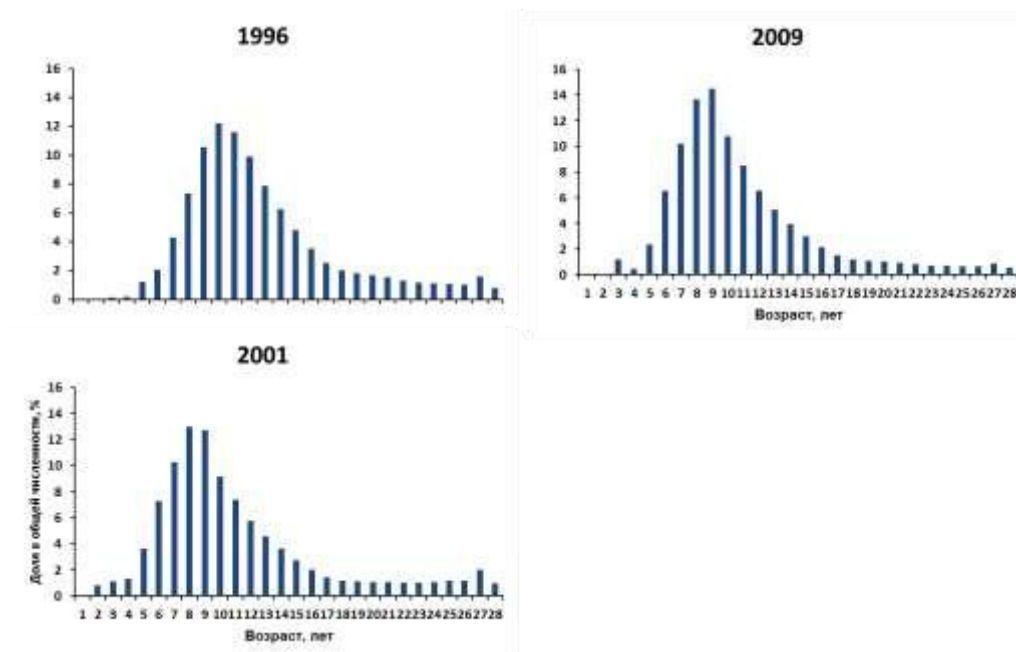


Рис. 69. Возрастная структура гребешка из уловов на скоплении Канино-Колгуевского мелководья в 1996-2009 гг.

Суммарная доля молодежи в возрасте менее 8 лет варьировала от 7 до 24 % и не имела выраженной тенденции в изменении. Суммарная доля особей старше 20 лет снизилась с 11 % в 1996 г. до 7 % в 2009 г. Средний возраст моллюсков также имел слабо выраженную тенденцию к уменьшению с 12,7 лет в 1996 г. до 10,7 лет в 2009 г. Показатель возрастной гетерогенности имел слабо выраженную тенденцию к снижению. Судя по изменениям возрастной структуры, состояние поселения в период исследований было достаточно стабильно.

Скопление на Гусиной банке. Поселение ежегодно обследовалось в период с 1987 по 1993 г., в последующие годы – эпизодически, через достаточно большие промежутки времени – в 1996, 1999 и 2009 гг. Размерно-возрастной ключ получен по небольшому количеству моллюсков, вследствие чего изменения возрастной структуры гребешка на поселении оценены ориентировочно (рис. 70).

В возрастной структуре уловов гребешка на Гусиной банке присутствовали моллюски всех возрастных групп от 1 до 28 лет. Кривая возрастного состава имела мономодальный вид в течение всех лет, когда проводили исследования. В 1987-1989 гг. преобладали моллюски в возрасте 8-10 лет, в 1990-2009 гг. – 10-11 лет. Суммарная доля молодежи в возрасте менее 8 лет была нестабильной и изменялась в широком диапазоне. С 1987 по 1989 г. она варьировала от 16 до 32 %, но в 1990-1993 гг. резко уменьшилась до 2,8 %. В 1999 г. она увеличилась до 25 %, а в 2009 г. снова снизилась. В целом за период исследований доля молодежи в поселении имела тенденцию к снижению (рис. 71).

Суммарная доля особей старше 20 лет в 1987-1993 гг. изменялась от 4 до 9 % от общей численности. В 1996 г. она увеличилась до 16,8 %, а в последующие годы снизилась. В целом за период исследований доли особей старше 20 лет имели тенденцию к увеличению. Средний возраст моллюсков также возрастал, увеличившись с 9,5 в 1987 г. до 12,5 лет в 2009 г. Показатель возрастной гетерогенности постепенно увеличивался. Судя по изменениям возрастной структуры, состояние поселения в период исследований было депрессивным, вследствие чего восстановление промыслового потенциала гребешка на банке в ближайшие годы не ожидается.

Новоземельское поселение и скопления архипелага Шпицберген. Возрастная структура поселений гребешка и ее изменения в прибрежной зоне архипелага Новая Земля и района архипелага Шпицберген не изучена из-за отсутствия достаточного коллекционного материала по этим районам. Судя по единичным наблюдениям и размерному составу, возрастной состав гребешка на них довольно сходен. Вероятнее всего, на том и другом поселении преобладают моллюски в возрасте 10-12 лет. Состояние поселений депрессивное из-за недостатка молодежи.

Глубоководная часть Баренцева моря. В уловах в глубоководной части Баренцева моря также преобладали особи в возрасте 10-12 лет. Небольшие размеры моллюсков обусловлены слабым темпом роста гребешка на глубинах более 130 м. Возрастная структура поселений и ее изменения не изучены из-за недостаточного количества материала по этому району.

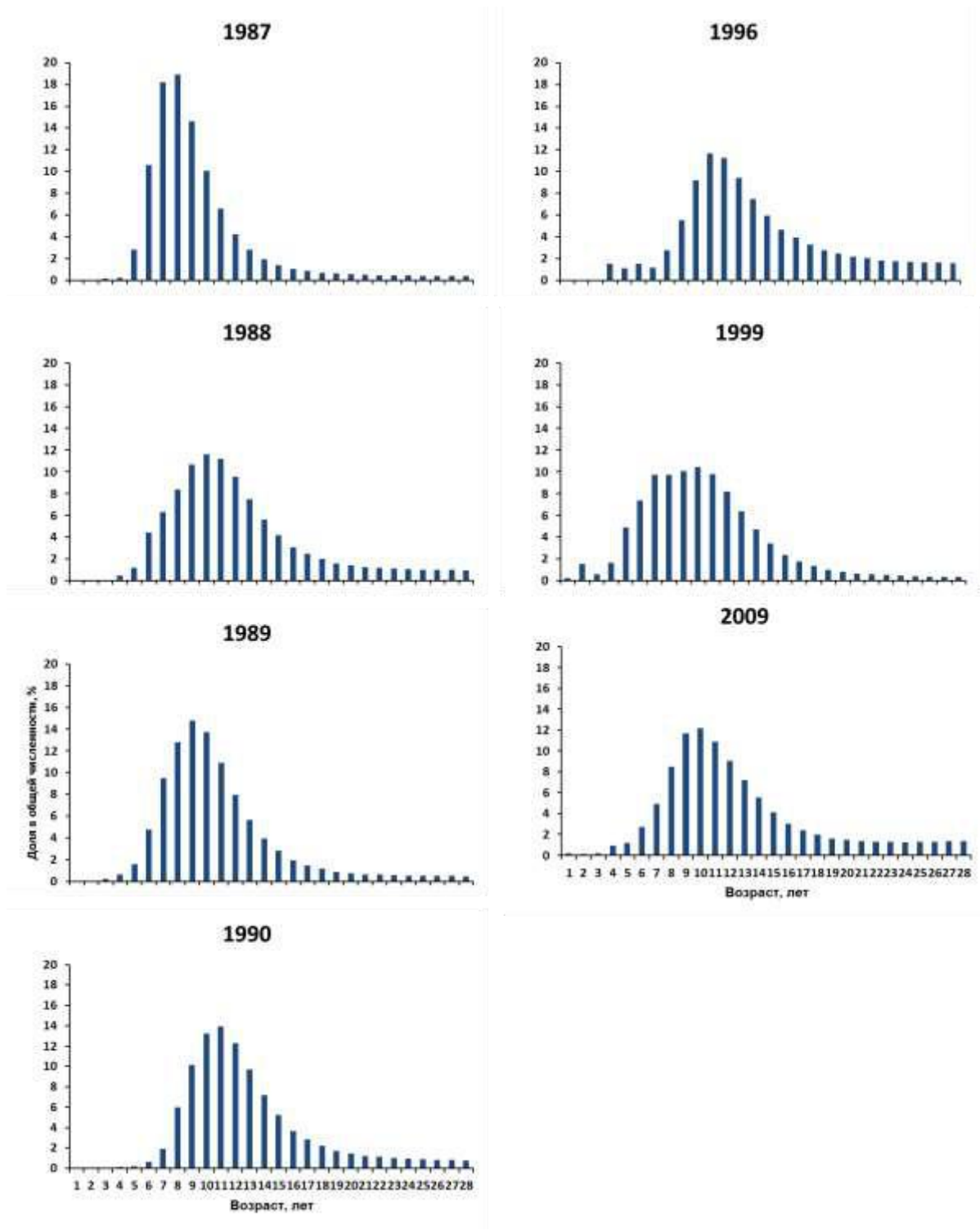


Рис. 70. Возрастная структура гребешка из уловов на скоплении Гусиной банки в 1987-2009 гг.

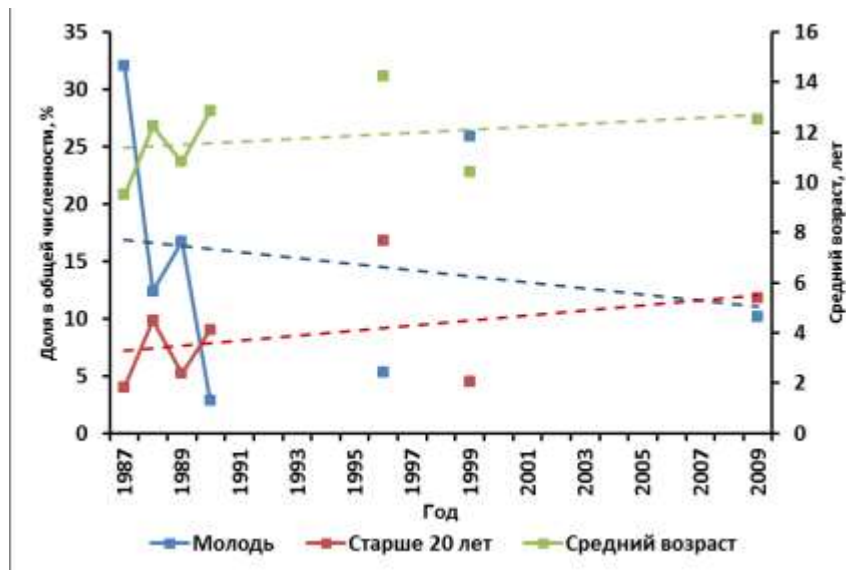


Рис. 71. Суммарная доля молодежи гребешка и особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на Гусиной банке в 1987-2009 гг.

Таким образом, исследования возрастной структуры гребешка на Канинском и Северо-Канинском скоплениях, скоплениях на Гусиной банке и Канино-Колгуевском мелководье показали, что на них наблюдался дефицит молодежи в возрасте менее 8 лет. Суммарная доля молодежи на этих поселениях обычно не превышала 10 %. Низкое содержание молодежи свидетельствует о депрессивном состоянии этих поселений, поэтому не следует ожидать скорого восстановления их промыслового потенциала.

В то же время очень низкое содержание молодежи в уловах (особенно младших возрастных групп) может свидетельствовать и о недоучете такой молодежи, как это наблюдалось на Святоносском и Прибрежном поселениях. Вероятно, что вследствие этого увеличение доли молодежи на поселениях и улучшение состояния запаса на каждом из поселений могут быть обнаружены только после достижения гребешками достаточно крупного размера.

4.4.2. Белое море

Скопление в Воронке Белого моря. Возрастная структура уловов гребешка в Воронке Белого моря в течение большей части периода исследований была бимодальной и лишь в отдельные годы – одномодальной. Ни в одном из периодов исследований характер кривой возрастного состава не имел форму гиперболического вида (рис. 72). В разные годы исследований в поселении преобладали особи в возрасте от 10 до 15 лет, причем возраст преобладающей возрастной группы от начала к концу периода исследований постепенно увеличивался.

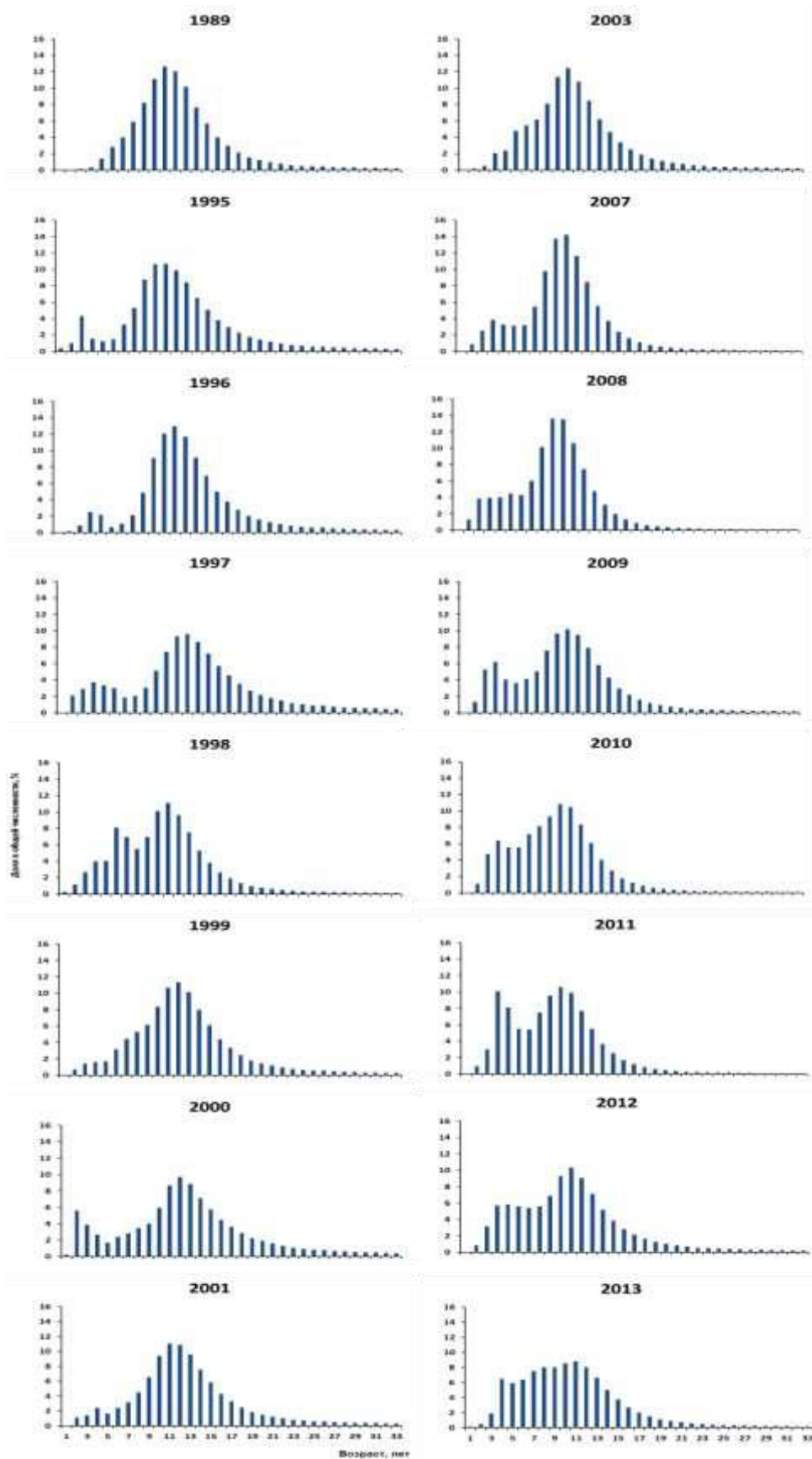


Рис. 72. Возрастная структура гребешка из уловов в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг.

Суммарная доля молоди в возрасте менее 8 лет в поселении в разные годы исследований варьировала от 12 до 33 %. Отмеченные изменения были периодическими (рис. 73), как и на Святоносском и Прибрежном поселениях. Максимальные значения доли молоди наблюдались в 1998 и 2011 гг., минимальные, вероятно, в 1995 и 2004-2005 гг. В целом доля молоди в поселении с 1989 по 2013 г. имела устойчивую тенденцию к увеличению.

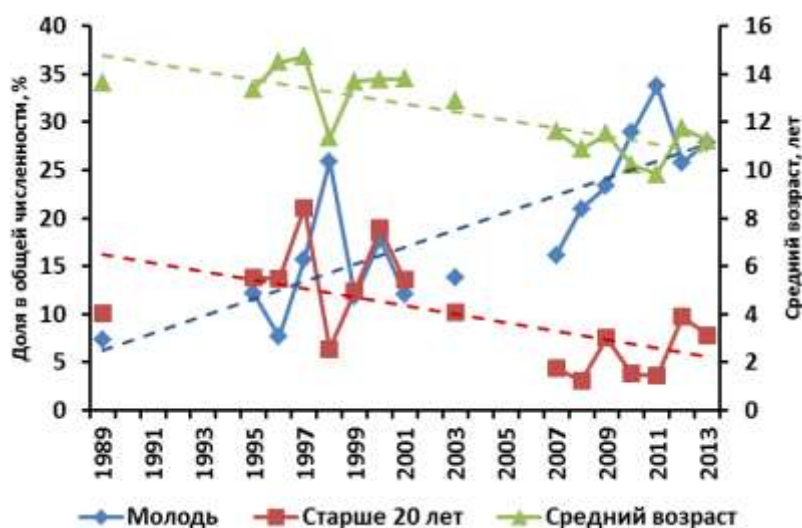


Рис. 73. Суммарная доля молоди гребешка и особей старше 20 лет и среднего возраста моллюсков из уловов на поселении в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг.

Суммарная доля особей старше 20 лет была значительно меньше, чем доля молоди, изменяясь от 2 до 13 % от общей численности. В целом доля особей старших возрастных групп имела тенденцию к снижению. Средний возраст моллюсков в поселении также снизился с 13 лет в начале 1990-х годов до 9-10 лет в 2009-2013 гг.

Показатель возрастной гетерогенности варьировал от 12 до 18. Величина показателя в 1995-2001 гг. была несколько выше, чем в 2007-2013 гг., однако выраженный тренд изменений показателя практически отсутствовал (рис. 74).

Динамика возрастной структуры на скоплении гребешка в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг. характеризует его состояние как стабильное с высоким уровнем пополнения.

Скопление гребешка в Онежском заливе. Наблюдения в Онежском заливе проводились лишь в 2001 г. В уловах на скоплении встречались гребешки в возрасте от 1 до 32 лет (рис. 75). В поселении доминировали двухлетки, а среди старших возрастных групп – 8- и 9-летние особи. Доля гребешков в возрасте более 15 лет была незначительной.

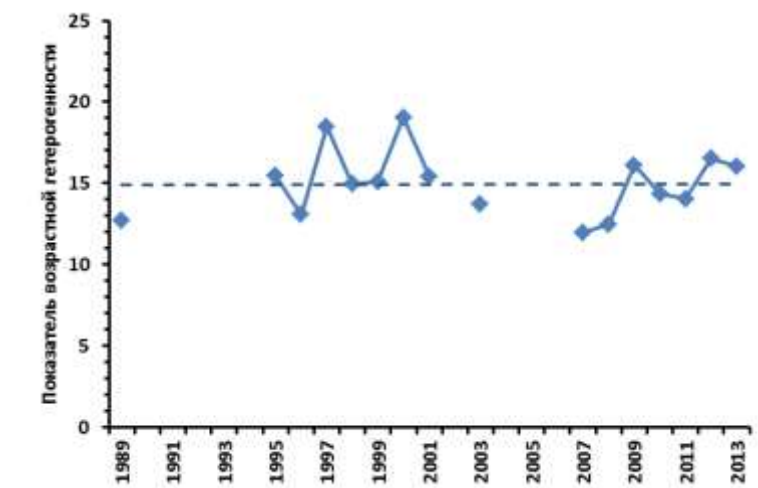


Рис. 74. Возрастная гетерогенность гребешка из уловов в Воронке Белого моря в 1989-2013 гг.

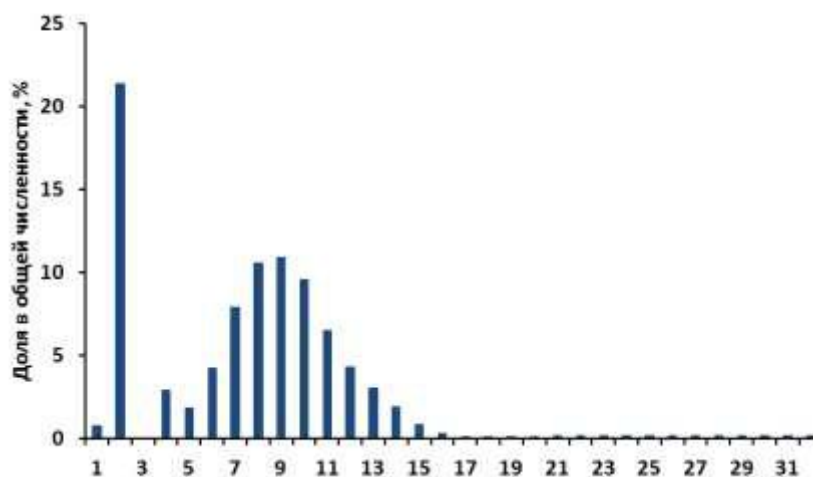


Рис. 75. Возрастная структура гребешка из уловов в Онежском заливе в 2001 г.

Суммарная доля молоди в возрасте менее 8 лет достигала 39 %, в том числе двухлеток – 21 %. Доля особей старше 20 лет составляла лишь 2,5 %. Высокая доля молоди указывает на удовлетворительное состояние поселения. В то же время отсутствие многолетних наблюдений не позволяет оценить динамику возможных изменений возрастного состава.

Возрастная структура гребешка на других поселениях Белого моря (в Горле и Кандалакшском заливе) автором не изучалась из-за небольшого объема имеющегося материала.

Исследования возрастной структуры гребешка, проведенные на скоплениях Баренцева и Белого морей в 1989-2013 гг., выявили, что большинство скоплений находилось в депрессивном состоянии из-за дефицита молоди. Удовлетворительное состояние наблюдалось только на прибрежных скоплениях – Святоносском (восточная часть), Прибрежном и в Во-

ронке Белого моря, где в отдельные годы доля молодежи достигала 40-60 % от общей численности.

Изменения возрастной структуры гребешка на большей части Святоносского поселения (на северо-восточном участке, центральном участке в поселении 1 типа) свидетельствуют о деградации скопления, обусловленной в первую очередь недостаточным количеством молодежи в поселении и старением популяции. На Святоносском поселении (восточная часть), Прибрежном скоплении и в Воронке Белого моря доля молодежи была достаточно высокой, что обеспечивало их относительную стабильность и удовлетворительное состояние.

Кривые возрастной структуры гребешка на всех исследованных поселениях имели мономодальный или бимодальный характер с максимумом особей в возрасте 10-12 лет и более. Таким образом, ни для одного скопления не наблюдается нормальная кривая постепенного снижения доли от младших возрастных групп к старшим. В поселениях, на которых доля молодежи в уловах была высокой, особи в возрасте 10-11 лет преобладали в течение многих лет подряд. Такая ситуация возможна только в случае существенного недоучета моллюсков предыдущих возрастных групп (9-10 лет), по мнению автора, вследствие их недостаточной уловистости применяемыми нами орудиями лова. В наибольшей степени она была выражена в годы, когда исследования проводились с помощью промысловых драг. При использовании трала Сигсби доля молодежи в общей численности была большей, однако значительно меньше доли особей старших, наиболее массовых возрастных групп.

Оценить степень недоучета молодежи во время съемок можно, сравнив среднюю долю наиболее массовой возрастной группы с долей возрастных групп младшего возраста.

Наиболее массовой возрастной группой в течение всего периода исследований на большинстве скоплений были моллюски в возрасте 10 лет. Для изучения различий в уловистости орудий лова, средние параметры возрастной структуры были рассчитаны для двух периодов – 1987-2008 гг. (материал собирали в основном из уловов промысловых драг), и 2009-2013 г. (гребешков отбирали из уловов трала Сигсби). Установлено, что средние значения доли 10-летних особей и доли особей младших возрастных групп отличались до 30 раз (рис. 76, 77).

Очевидно, что в ходе исследований в наименьшей степени учитываются моллюски самых младших возрастных групп, лучше – особи 8-9 лет. Соотношения между долей 10-летних особей и гребешков младших возрастных групп на разных скоплениях достаточно сходны, но при использовании разных орудий лова наблюдаются различия – в уловах промысловых драг доля моллюсков младших возрастных групп в 1,5-2 раза меньше, чем

в уловах трала Сигсби. Наибольшие различия наблюдались на северо-восточном участке Святоносского поселения, что обусловлено небольшой долей молодежи в уловах, что вносит в расчеты элемент случайности.

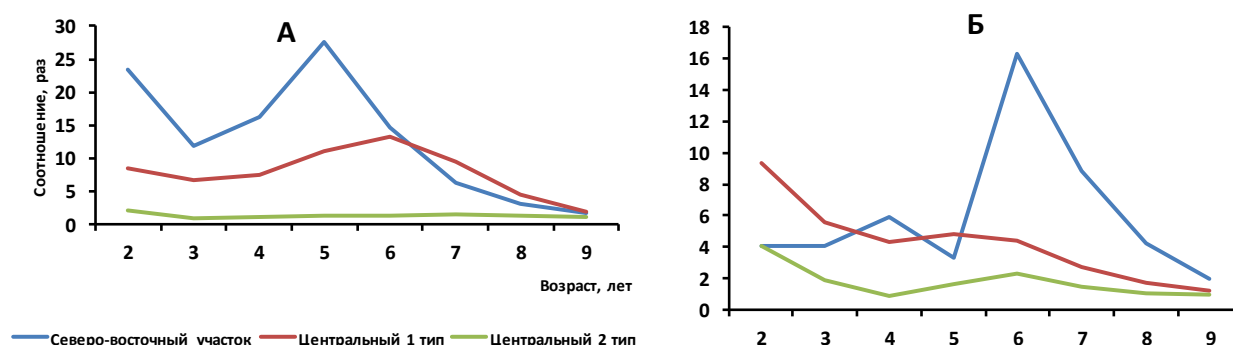


Рис. 76. Средняя доля гребешка в возрасте 10 лет и младших возрастных групп из уловов на Святоносском поселении промысловыми драгами в 1987-2008 гг. (А) и тралом Сигсби в 2009-2013 гг. (Б)

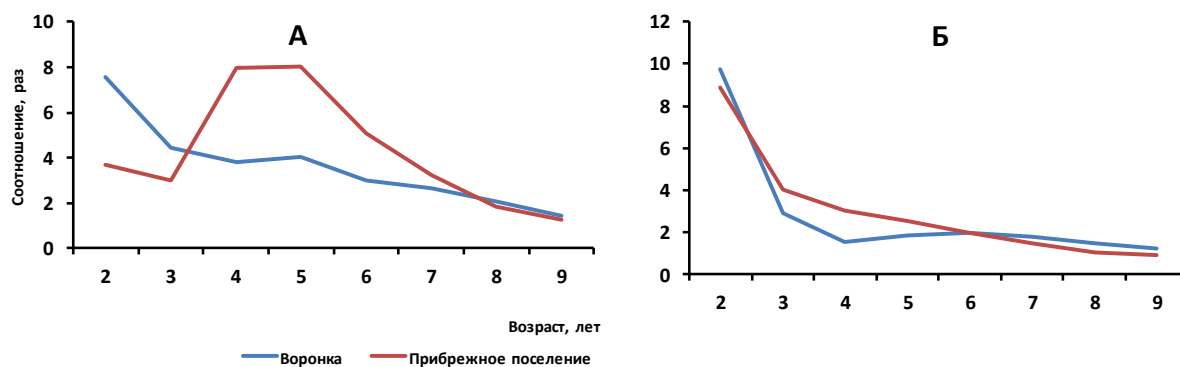


Рис. 77. Средняя доля гребешка в возрасте 10 лет и младших возрастных групп из уловов в Воронке Белого моря и на Прибрежном скоплении промысловыми драгами в 1987-2008 гг. (А) и тралом Сигсби в 2009-2013 гг. (Б)

Скорее всего, реальная доля молодежи гребешка на всех поселениях гораздо больше, чем в наших уловах, в том числе на северо-восточном участке Святоносского поселения. На большей части Святоносского поселения она недостаточна для поддержания этой части популяции гребешка в стабильном состоянии, что обуславливает ее старение и деградацию.

Из всех рассмотренных выше скоплений наибольшая суммарная доля молодежи наблюдалась в уловах на Святоносском поселении в группировке 2 типа, превышавшая в 2007-2009 гг. уровень 50 %. Доля молодежи в уловах в Прибрежном поселении и Воронке Белого моря также была достаточно высокой. Как показано выше, доля молодежи в общей численности пойманного гребешка циклически изменялась на всех скоплениях. Причем эти изменения происходили практически одновременно на всех скоплениях. Наиболее вероятной причиной этого является изменчивость условий

среды в период оседания молоди, определяющих благоприятные и неблагоприятные условия для оседания и выживаемости ранней молоди гребешка одновременно на всех поселениях.

Изменения критерия возрастной гетерогенности наблюдались на всех поселениях гребешка. Причем там, где наблюдались неудовлетворительное состояние поселения (центральный участок Святоносского поселения в поселении 1 типа) или его деградация (северо-восточный участок Святоносского поселения), критерий увеличивался. На поселениях с высокой долей молоди его значения имели тенденцию к снижению. Очевидно, что увеличение значения критерия свидетельствует о выравнивании доли всех возрастных групп в поселении и нарушении характера нормальной возрастной структуры поселения, имеющего вид гиперболической кривой. Уменьшение значений критерия происходит вследствие увеличения доли молоди гребешка в поселении и соответствует улучшению состояния поселения. Этот вывод противоположен представлению о критерии возрастной гетерогенности, приведенному в работе С. Крамаренко (2004).

Таким образом, исследования возрастной структуры различных скоплений гребешка в Баренцевом и Белом морях позволили выявить, что с 1989 по 2013 г. она значительно изменялась. В большинстве поселений наблюдалось недостаточное количество молоди, вследствие чего их состояние оценивалось как депрессивное. Применяемые орудия лова недостаточно учитывают молодых гребешков в возрасте менее 10 лет, поэтому прогнозирование изменений состояния запаса затруднено.

4.5. Половая структура поселений

По нашим многолетним и многочисленным данным, доля самцов и самок во всех исследованных скоплениях гребешка Баренцева и Белого морей была равной. Гермафродитные особи не отмечены.

По данным В. Окельмана (Okelman, 1958), гермафродитные особи гребешка отмечены в районе о-ва Ян-Майен. С.Г. Денисенко (1989) также находил гермафродитных особей гребешка на начальных сроках созревания, однако частота встречаемости была незначительной.

Очевидно, что репродуктивная ценность самцов и самок гребешка одинакова для вида. По нашим данным, полученным во время проведения мониторинга промысла моллюска, в весенний период происходит увеличение плотности поселений гребешка. Мы предполагаем, что уплотнение поселений и, соответственно, более близкое расположение самок и самцов относительно друг друга, происходит активно за счет передвижения моллюсков и может способствовать большей эффективности нереста.

5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ГРЕБЕШКА НА ПОСЕЛЕНИЯХ БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ И ЕЕ МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Изучение распределения биомассы гидробионтов является одной из важнейших задач исследования промысловых ресурсов, так как получаемые данные позволяют оценить промысловый потенциал объекта и дать рекомендации по его промыслу. Оценка промысловых ресурсов гребешка в Баренцевоморском регионе проводится с начала 1980-х годов.

Основные сведения о промысловых ресурсах гребешка Баренцева и Белого морей для периода 1982-1988 гг. изложены в монографии С.Г. Денисенко (1989). Согласно полученным автором данным, суммарный промысловый потенциал гребешка в Баренцевом и Белом морях, а также Медвежинско-Шпицбергенском районе составляет 757 тыс. т, в том числе в Баренцевом море – 487,5 тыс. т, Белом море – 72,3 тыс. т, районе архипелага Шпицберген – 196,7 тыс. т, наибольшая биомасса гребешка наблюдалась в прибрежных поселениях Баренцева моря – от 510 до 759 г/м², на поселениях в открытой части моря она была значительно меньшей и варьировала от 37 до 107 г/м². В Белом море биомасса гребешка оценивалась в 342 г/м², в районе архипелага Шпицберген – от 35 до 223 г/м².

Исследования распределения и оценку промысловых ресурсов гребешка в ПИНРО проводят с 1986 г., но регулярные исследования начались в 1991 г. с началом промысла гребешка.

Для промысла ключевым моментом следует считать наличие на скоплениях гребешка достаточно обширных участков, на которых можно работать рентабельно. По имеющимся сведениям, на российских специализированных гребешколовных судах в последние годы достаточный уровень рентабельности обеспечивался при суточной выработке 2 т продукции или вылове около 18 т гребешка-сырца. Такая производительность, как правило, достигается при работе судна двумя драгами на участках скопления с биомассой гребешка 300 г/м² и более.

Часть скопления, на которой имелись такие значения биомассы, мы относили к плотным промысловым участкам. Российскими судами рентабельный промысел возможен только на таких участках скопления. Иностранные гребешколовы, имеющие автоматическое управление промыслом и работающие тремя драгами одновременно, могут рентабельно промышленно промыслить на участках со значительно меньшей плотностью поселений гребешка и биомассой моллюска от 100 г/м².

Если гребешков с высотой раковины от 80 до 100 мм уложить одним слоем на площадке 1 м^2 , то максимальная потенциальная плотность их будет достигать 100-130 экз./ м^2 , а биомасса – 10-12 кг/ м^2 . Конечно, такие плотности в природе не встречаются. Однако подводные наблюдения, выполненные с помощью телекамер и фотоаппаратов, показывают, что реальная максимальная плотность поселений гребешка в Баренцевом море может достигать 30 экз./ м^2 на весьма значительных по площади участках (Исследования исландского гребешка..., 1995), а в отдельных местах превышать 50 экз./ м^2 (Денисенко, 1989). Причины образования столь плотных скоплений точно не известны. Можно предположить, что гребешок концентрируется для более эффективного нереста.

В последующих разделах изложены данные о распределении биомассы гребешка на основных скоплениях этого вида в Баренцевом и Белом морях в период 1991-2013 гг., а также приведена оценка запаса и его межгодовые изменения.

5.1. Скопления в Баренцевом море

Прибрежье Кольского п-ова. Поселения гребешка в прибрежной зоне Баренцева моря встречаются практически повсеместно в диапазоне глубин 2-130 м. В губах и заливах обычно располагаются локальные небольшие по площади скопления. В открытой части моря на глубинах менее 40 м поселения гребешка разрежены и чаще встречаются вблизи островов.

Изучение поселений гребешка в губах и заливах Кольского полуострова проводится с начала 1930-х годов. Средняя биомасса гребешка в заливах Мотовском и Кольском, губах Варангер-фьорда Ара, Титовка, Малая и Большая Волоковая, губе Воронья (Восточный Мурман) обычно варьировала от 100 до 400 г/ м^2 , максимальные значения достигали нескольких килограммов на квадратный метр (Лейбсон, 1939; Романова, 1969; Пропп, 1971; Антипова, 1984; Денисенко, 1979).

Подробные исследования распределения численности и биомассы гребешка и оценка запаса во всем прибрежном районе Кольского полуострова, включая большинство губ и заливов, проведены Д.М. Милютиным, А.Э. Песовым и В.И. Соколовым (2007) в 2004-2005 гг. в диапазоне глубин от 1 до 40 м методом водолазной съемки. Наибольшие значения средней биомассы гребешка (около 200 г/ м^2) обнаружены в губах Печенга и Амбарная (Варангер-фьорд) и Териберской губе на глубинах 30-40 м. В целом плотность и биомасса поселений гребешка закономерно снижались с запада на восток и в Святоносском заливе не превышали 0,01 экз./ м^2 и 1 г/ м^2 соответственно. Общий запас гребешка в зоне верхней сублиторали при-

брежья Кольского п-ова авторами оценен в 428 млн экз., в том числе промысловых особей около 260 млн экз. или 18,3 тыс. т.

Исследования промысловых ресурсов гребешка в отдельных губах Кольского побережья – Ура (Мотовский залив) и Териберская – показали, что в губе Ура промысловый запас гребешка составляет около 1,3 тыс. т (Золотарев, Русяев, Шацкий, 2013), в губе Териберская – 0,3 тыс. т (Милютин, 2003).

Полярный институт проводил изучение распределения гребешка в прибрежной зоне Кольского п-ова с 1988 по 2013 г. методом драговой съемки. Степень изученности отдельных участков этого достаточно обширного района значительно различалась. Изучение промысловых ресурсов гребешка на Прибрежном скоплении выполняли довольно регулярно в течение всего периода исследований. Поселения гребешка в Варангер-фьорде и на участке от полуострова Рыбачий до архипелага Семь Островов обследованы лишь однажды в 2010 г.

В Варангер-фьорде гребешок встречался на большей части акватории. Плотность его поселений здесь, как правило, была низкой и в основном варьировала от 0,01 до 0,1 экз./м². Максимальные значения достигали 0,36 экз./м². Средняя плотность поселения моллюска в Варангер-фьорде составляла 0,14±0,06 экз./м², средняя биомасса – 0,6 г/м² (табл. 30). Гребешки промыслового размера (особи размером более 80 мм) обнаружены только в губе Большая Волоковая на глубинах 50-60 м. В открытой части фьорда встречались лишь мелкие особи с высотой раковины менее 30 мм (Золотарев, 2013б,в).

Вероятнее всего, низкая плотность поселений моллюска на большей части этого района обусловлена неблагоприятными грунтовыми условиями для его обитания. В центральной и мористой части фьорда грунт представлен мелким щебнем и валунами. Грунты с примесью ракушки наблюдались лишь в губах Большая Волоковая и Малая Волоковая, однако в губе Большая Волоковая в составе ракушечника встречались в основном раковины гребешка, а в Малой Волоковой – серрипеса (*Serripes groenlandicus*). Повидимому, отсутствие гребешка в Малой Волоковой также обусловлено неблагоприятными грунтовыми условиями, так как серрипес обитает на заиленных песчаных грунтах, мало подходящих для гребешка. Общий запас гребешка в нижней сублиторали Варангер-фьорда оценен в 13 млн экз., в том числе моллюсков промыслового размера – 0,6 млн экз. или 0,1 тыс. т.

Севернее п-ова Рыбачий и на участке от о-ва Кильдин почти до архипелага Семь Островов гребешок в уловах трала Сигсби отсутствовал. Грунт здесь был представлен в основном щебнем и валунами, без включений ракушки. Вероятно, что гребешок в этих районах отсутствовал из-за не-

удовлетворительных условий среды, в первую очередь, из-за высокой скорости течений и влияния прибоа.

Таблица 30

Запас гребешка в прибрежной зоне баренцевоморского побережья Кольского п-ова на глубинах 40-100 м по участкам (средний запас \pm доверительный 95 %-ный интервал) в сентябре 2010 г.

Район	Обследованная площадь, км ²	Средневзвешенная плотность поселений, экз./м ²	Доля промысловых особей, %	Средняя биомасса промысловых особей, г/м ²	Запас		
					общий, млн экз.	промысловых особей	
						млн экз.	тыс. т
Варангер-фьорд – п-ов Рыбачий	123	0,11	4,7	0,6	13,2 \pm 6,0	0,6 \pm 0,5	0,1 \pm 0,08

На участке от архипелага Семь Островов до Святоносского залива располагается Прибрежное скопление гребешка. Его обследовали ежегодно с 1988 по 1992 г. и в 2009-2013 гг., а в 1994-2000 гг. – периодически. Поселения гребешка здесь встречались практически повсеместно на глубинах от 45 до 105 м.

Распределение биомассы гребешка промыслового размера в разные годы исследований различалось. Наибольшие значения (более 1 000 г/м²) практически на всей акватории скопления наблюдались только в 1991 г. (рис. 78, 79). В другие годы максимальные значения биомассы промыслового гребешка наиболее часто наблюдались к востоку от архипелага Семь Островов, а наименьшие – западнее архипелага и в Святоносском заливе.

Участки с биомассой более 300 г/м² имелись практически на всей акватории Прибрежного скопления в период 1989-2000 гг. В 2009-2013 гг. они занимали относительно небольшую часть скопления, встречаясь в основном вблизи архипелага Семь Островов и у о-ва Нокуев.

Средние значения биомассы промысловых моллюсков на скоплении в разные годы варьировали от 130,4 до 738,2 г/м², непромысловых – от 3,7 до 275 г/м² (табл. 31). Наиболее высокие значения биомассы гребешков промыслового размера наблюдались в 1989-1991 гг., непромыслового – в 2011-2012 гг. Тренд изменений средней биомассы моллюсков промыслового и непромыслового размера за весь период исследований на Прибрежном скоплении был противоположным – биомасса промысловых особей снижалась, непромысловых – увеличивалась (рис. 80).

Снижение биомассы гребешка промыслового размера в 2013 г., вероятно, было обусловлено увеличением интенсивности инфекционного заболевания моллюска.

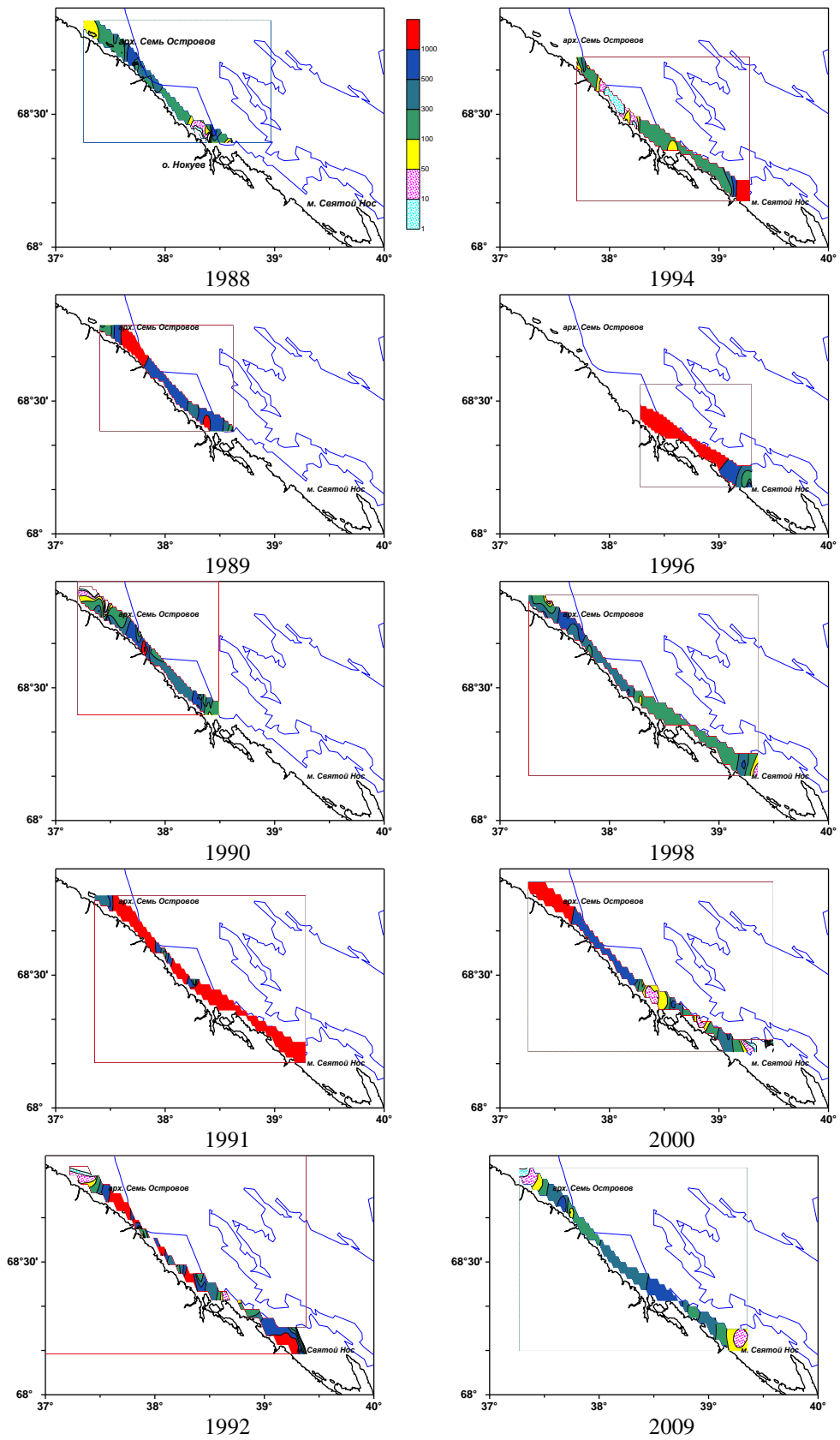


Рис. 78. Распределение биомассы гребешка промыслового размера в Прибрежном поселении в 1988-2009 гг. (синяя линия – изобата 100 м), г/м²

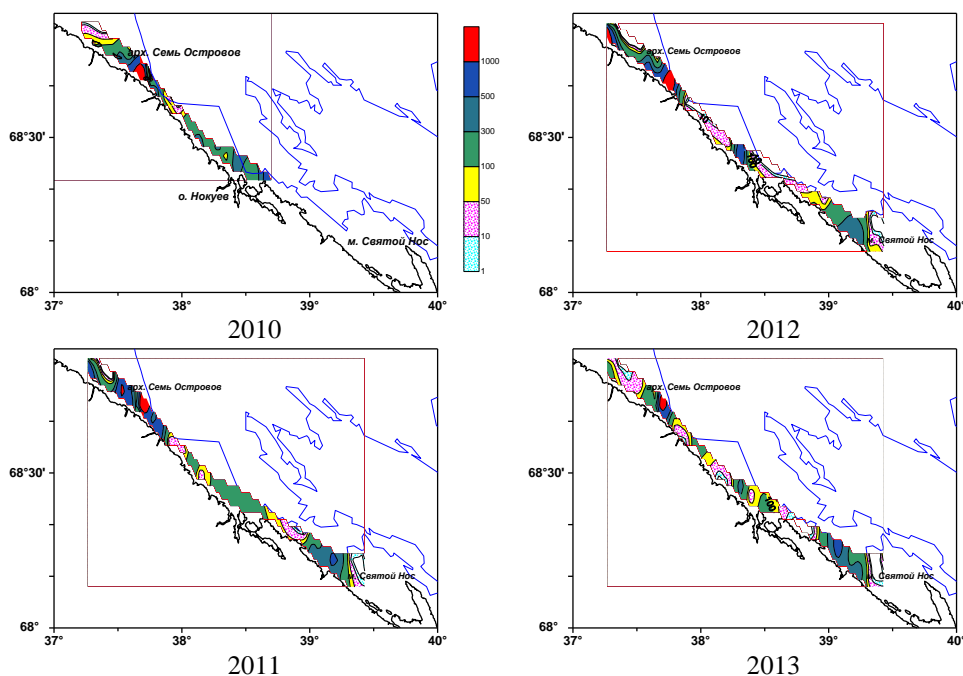


Рис. 79. Распределение биомассы гребешка промыслового размера в Прибрежном поселении в 2010-2013 гг., г/м²

Таблица 31

Обследованная площадь Прибрежного поселения, средние значения биомассы гребешка промыслового и непромыслового размера и запасы в 1988-2013 гг.

Год	Обследованная площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²		Запас, тыс. т		
		промысловых особей	непромысловых особей	промысловых особей	непромысловых особей	общий
1988	196	130,4±3,1	36,6±2,0	25,5±0,6	7,2±0,4	32,7±1,0
1989	134	522,3±7,1	74,6±2,6	69,9±1,0	10,0±0,3	79,8±1,3
1990	79	376,0±7,3	49,1±1,9	29,7±0,6	3,9±0,1	33,5±0,7
1991	120	738,2±14,6	220,3±5,2	88,6±1,7	26,4±0,6	115,1±2,4
1992	134	435,4±11,2	146,8±4,8	58,2±1,5	19,6±0,6	77,9±2,1
1994	120	340,3±5,5	141,6±5,8	40,9±0,7	17,0±0,7	57,9±1,4
1997	134	389,6±7,4	48,3±0,4	52,1±1,0	6,5±0,1	58,6±1,0
1998	151	411,5±1,0	24,9±0,4	62,1±0,2	3,8±0,1	65,9±0,2
1999	151	334,7±12,1	3,7±0,1	50,5±1,8	0,6±0,0	51,1±1,8
2000	120	457,1±18,1	62,0±1,6	54,9±2,2	7,4±0,2	62,3±2,4
2009	168	196,2±5,4	75,9±1,9	33,0±0,9	12,8±0,3	45,7±1,2
2010	196	276,7±8,8	189,5±6,1	54,1±1,7	37,1±1,2	91,2±2,9
2011	134	291,1±8,6	202,3±7,2	38,9±1,2	27,1±1,0	66,0±2,1
2012	120	387,9±14,3	166,8±6,0	46,6±1,7	20,0±0,7	66,6±2,4
2013	134	212,2±7,8	275,0±13,1	28,4±1,0	36,8±1,7	65,2±2,8

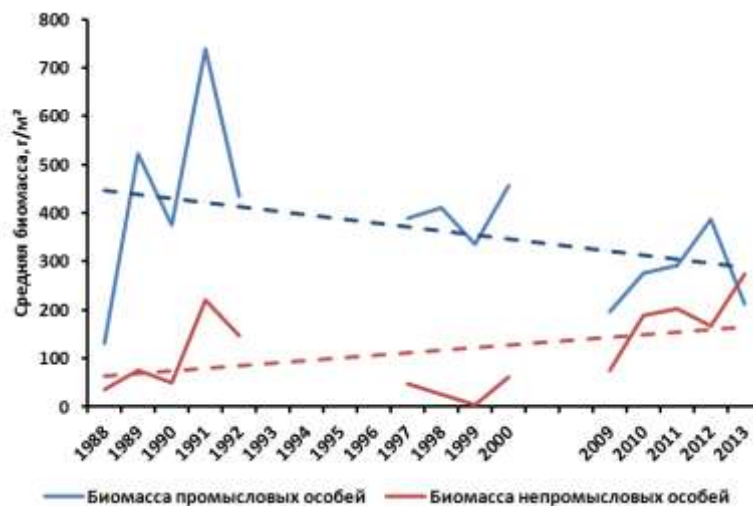


Рис. 80. Средняя биомасса промыслового и непромыслового гребешка на Прибрежном поселении в 1988-2013 гг. и тренды ее изменений

Промысловый запас гребешка на скоплении в период исследований изменялся в пределах 25,5-88,6 тыс. т, непромысловый – от 0,6 до 37,1 тыс. т. Величина запаса изменялась аналогично биомассе гребешка – запас промысловых моллюсков имел тенденцию к снижению, а непромысловых – к повышению. Площадь участков, на которых биомасса гребешка была достаточной для рентабельного промысла, также имела тенденцию к уменьшению и в 2009-2013 гг. составляла 15-20 км², или 5-7 % от общей площади скопления.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что поселения гребешка в прибрежной зоне Кольского п-ова имеются в большинстве заливов и губ, а в зоне открытого берега – только на участке от архипелага Семь Островов до м. Святой Нос на глубинах 35-130 м. Суммарный промысловый запас гребешка в районе оценивается в 40-50 тыс. т.

Промысловые скопления, пригодные для добычи промысловыми судами, в губах и заливах отсутствуют. Вылов гребешка на них возможно проводить только водолазным способом в небольшом количестве, вероятнее всего, любителями подводного плавания. Наиболее плотные скопления гребешка располагаются на Прибрежном скоплении. Здесь имеются участки, на которых можно проводить добычу гребешка промысловыми судами. Площадь участков относительно небольшая. Используя низкий допустимый уровень эксплуатации в 1 % от промыслового запаса, применяемый в последние годы, ОДУ гребешка на скоплении мог бы составлять 0,2-0,3 тыс. т. Однако, учитывая важность поселения как источника личинок для всех скоплений гребешка Баренцева моря, проводить промысел здесь не рекомендуется.

Святоносское поселение. По данным подводных видеонаблюдений, выполненных в 1991-2001 гг., максимальная плотность поселений гребешка промыслового размера на Святоносском поселении достигала 62 экз./м², а средняя плотность на разных участках скопления варьировала от 1,5 до 6,2 экз./м². В наиболее плотных скоплениях моллюски располагались на очень небольшом расстоянии друг от друга, а иногда их раковины даже соприкасались (рис. 81).

По данным драговых съемок, в 1991-1996 гг. биомасса гребешка промыслового размера на большей части скопления составляла от 300 до 500 г/м², а участки с биомассой более 1000 г/м² встречались практически на всей акватории скопления (рис. 82-84).

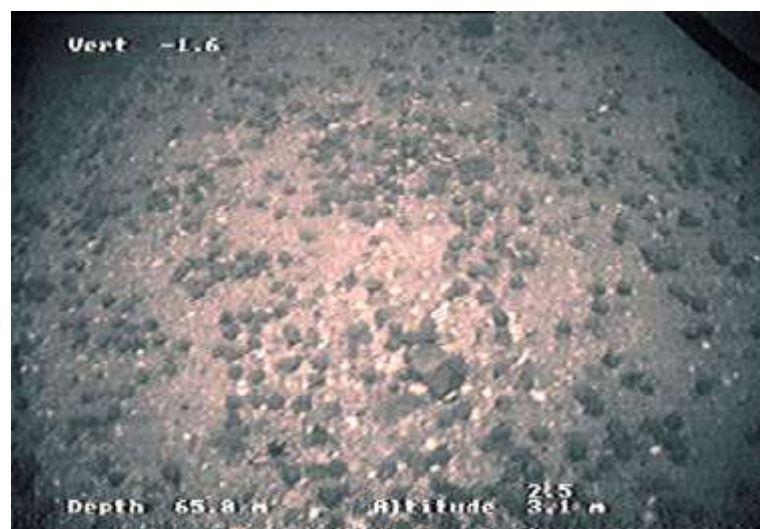


Рис. 81. Подводные снимки очень плотных скоплений гребешка, сделанные с помощью аппарата «OceanRover» на Святоносском поселении

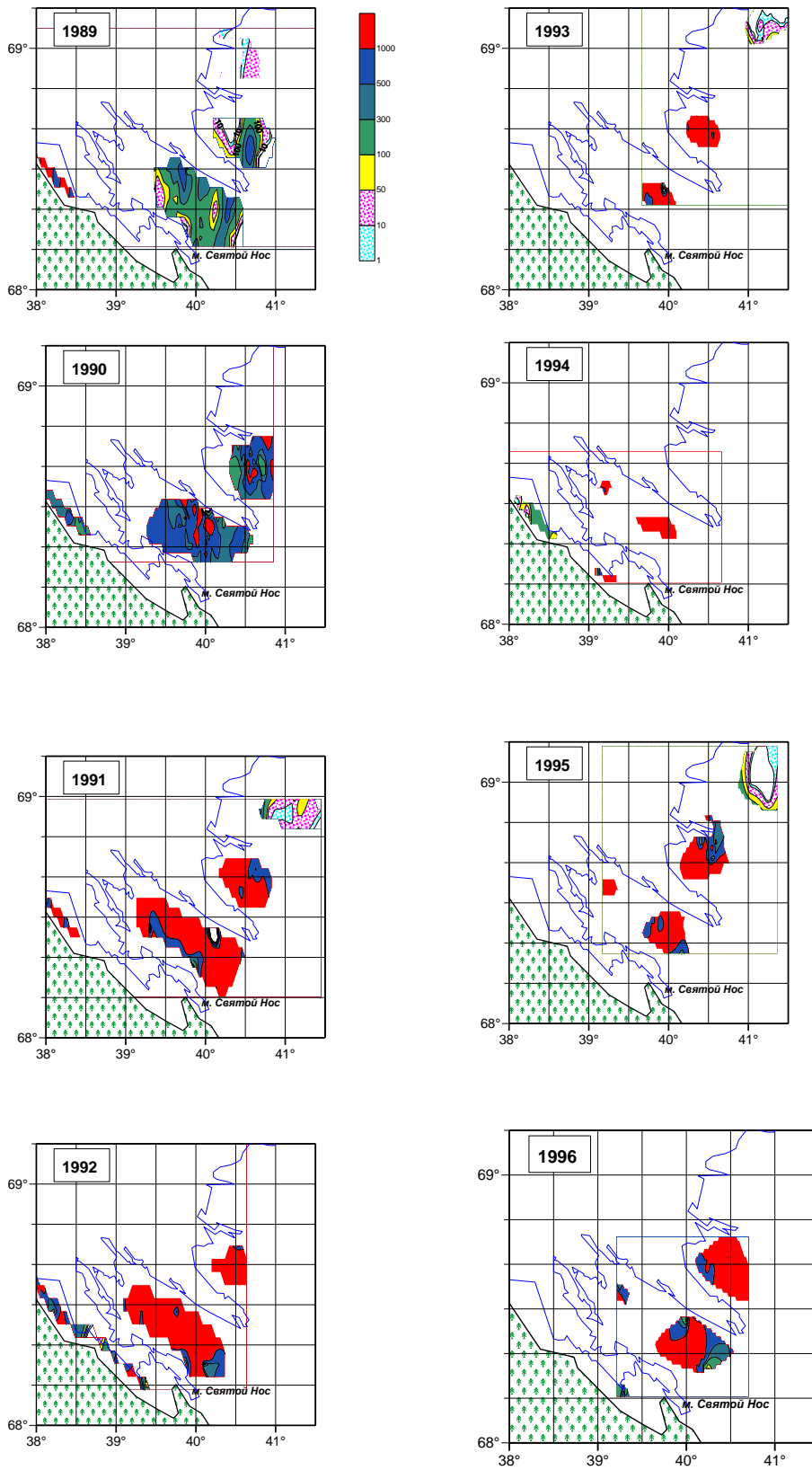


Рис. 82. Распределение биомассы промыслового гребешка на Святоносском поселении в 1989-1996 гг., г/м²

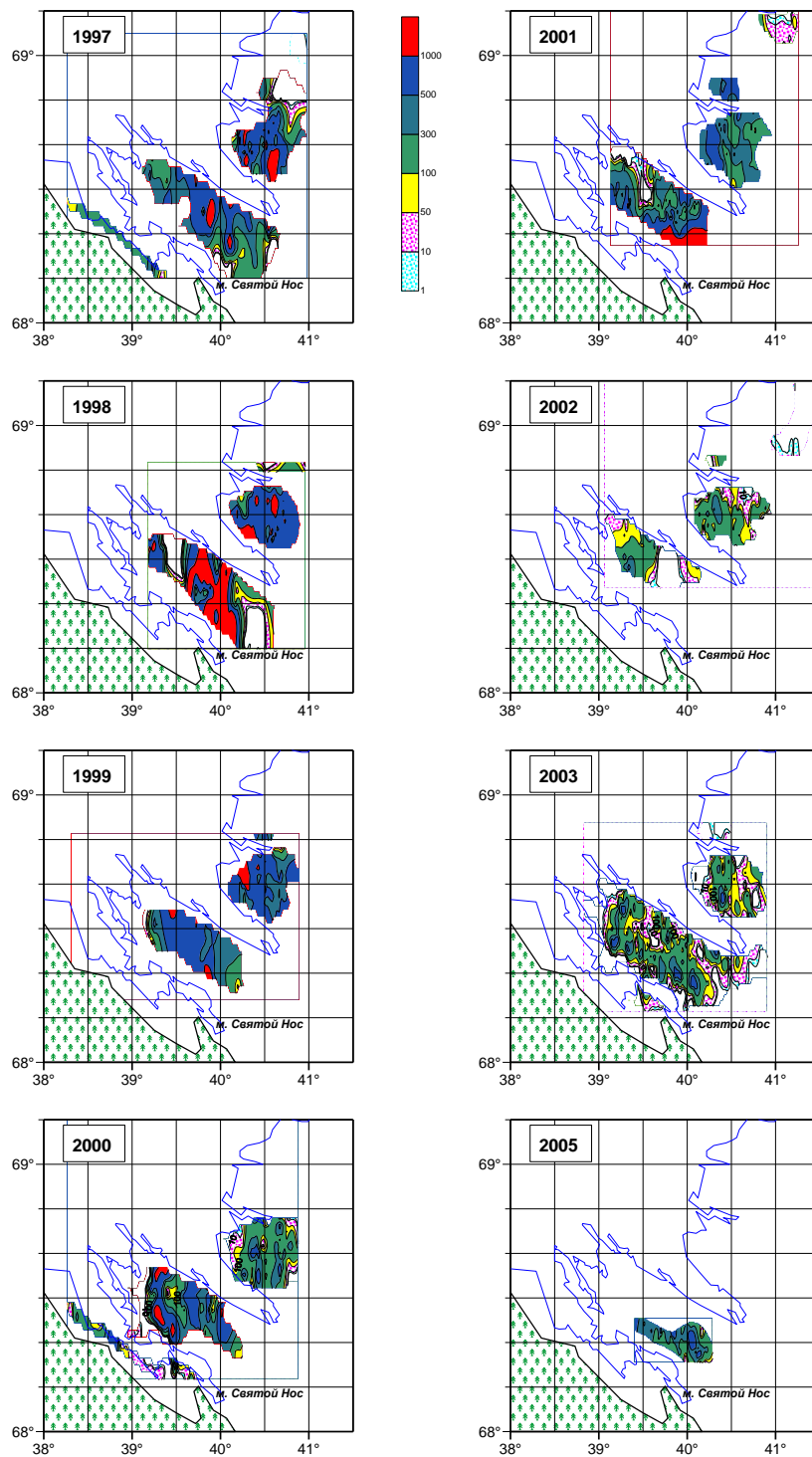


Рис. 83. Распределение биомассы промыслового гребешка на Святоносском поселении в 1997-2005 гг., г/м²

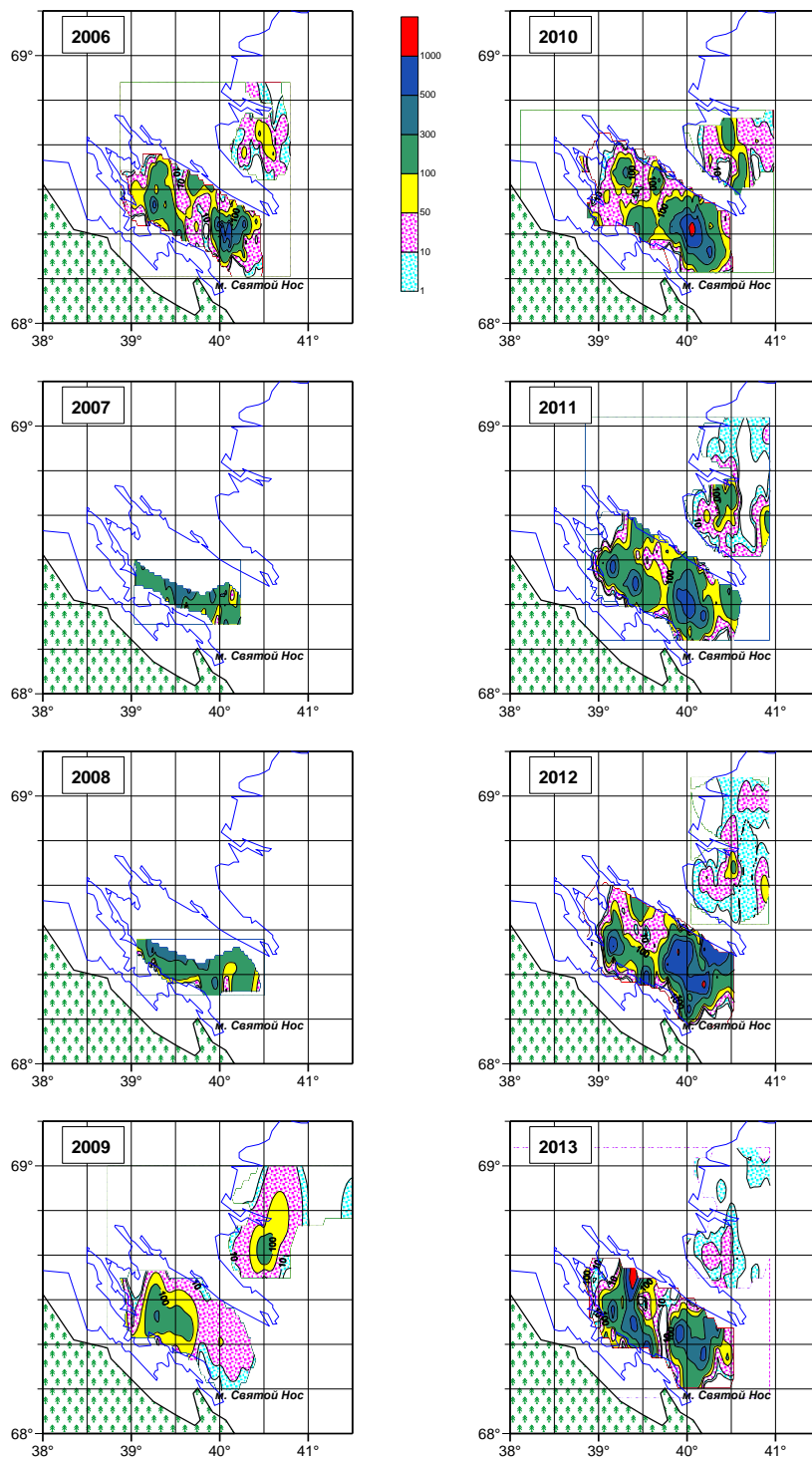


Рис. 84. Распределение биомассы промыслового гребешка на Святоносском поселении в 2006-2013 гг., г/м²

С 1996 г. площадь наиболее продуктивных участков стала постепенно снижаться. В 2002 г. появились зоны, на которых биомасса не превышала 50 г/м², а в 2003-2009 гг. такие участки занимали большую часть поселения. В 2010-2013 гг. наблюдалось постепенное восстановление про-

мыслового потенциала поселения и расширение площадей с повышенными показателями биомассы.

Площадь участков, перспективных для рентабельного промысла гребешка (участки с биомассой более 300 г/м^2), также изменялась весьма значительно. В 1990-1999 гг. площадь таких скоплений на центральном и северо-восточном участках была примерно равной, суммарно превышая 1 тыс. км^2 (рис. 85). В 2000-2001 гг. произошло резкое снижение их площади, в первую очередь вследствие ее резкого сокращения на северо-восточном участке. В последующие годы промысловые скопления на северо-восточном участке исчезли. На центральном участке площади, потенциально пригодные для промысла, также значительно уменьшилась. Промысловые скопления остались лишь на части Святоносского поселения, располагающейся в пределах территориальных вод РФ, где происходило нормальное воспроизводство промыслового запаса за счет пополнения. В 2012-2013 г. наблюдалось увеличение площади участков, перспективных для промысла, причем их появление также отмечено за пределами территориальных вод.

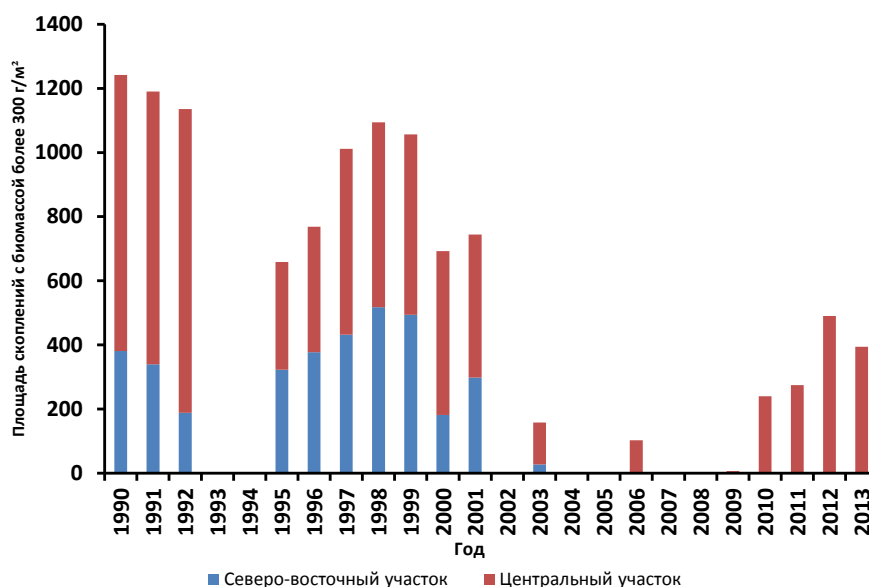


Рис. 85. Площадь скоплений гребешка с биомассой более 300 г/м^2 на северо-восточном и центральном участках Святоносского поселения в 1990-2013 гг., км^2

Поселения гребешка непромыслового размера (менее 80 мм) во все годы исследований на большей части Святоносского поселения отсутствовали или имели биомассу менее 10 г/м^2 . Лишь на небольшом участке вблизи м. Святой Нос (на акватории расположения группировки 2 типа) в течение всего периода исследований имелись поселения мелкого гребешка с биомассой $50\text{-}100 \text{ г/м}^2$.

Средняя биомасса гребешка на поселении в целом в 1990-1996 гг. превышала 500 г/м² (табл. 32). В 1997-2001 гг. она постепенно снизилась до 200-300 г/м², а в последующие 2002-2013 гг. наблюдалась ее стабилизация на относительно низком уровне – от 100-200 г/м². Как видно, полученные нами значения средней биомассы гребешка на Святоносском поселении в начальный период исследований были весьма сходны с имеющимися в литературе (Гуревич, Денисенко, Козаков, 1988; Денисенко, 1989).

Таблица 32

Площадь поселения, запас и объем рекомендуемого вылова гребешка на Святоносском поселении в 1982-2013 гг.

Год	Площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Запас, тыс. т		Рекомендуемый вылов, тыс. т
			промысловый	общий	
1982-1987*	375	510	191,3	-	4,5
1990	1465	474,5 ± 92,4	695 ± 135	702 ± 139	3,0
1991	1410	493 ± 117,5	695 ± 166	746 ± 201	4,7
1992	1197	543 ± 79,4	650 ± 95	709 ± 108	5,7
1993**	312	607,9 ± 112,2	190 ± 35	221 ± 43	6,0
1994**	147	579,8 ± 72,6	86 ± 11	93 ± 12	6,0
1995	724	672,9 ± 112,9	487 ± 82	507 ± 86	6,2
1996	923	551,7 ± 104,8	509 ± 97	546 ± 118	10,2
1997	1852	336,9 ± 97,4	624 ± 180	641 ± 187	9,0
1998	1430	484,5 ± 86,4	693 ± 123	731 ± 129	11,0
1999	1358	403,5 ± 84,9	548 ± 115	573 ± 136	12,15
2000	1547	354,9 ± 121,2	549 ± 187	559 ± 194	12,15
2001	1568	213,7 ± 51,4	335 ± 81	338 ± 82	13,6
2002	875	198,9 ± 32,7	174 ± 29	175 ± 29	13,8
2003	1873	109,5 ± 27,3	205 ± 51	208 ± 52	9,6
2004	-	-	-	-	4,3
2005**	998	278 ± 95,7	277 ± 95	289 ± 100	4,3
2006	1756	165,2 ± 30,3	290 ± 53	325 ± 63	0,9
2007**	727	323,3 ± 59,4	235 ± 43	264 ± 51	2,9
2008**	727	226,3 ± 65,0	164 ± 47	181 ± 61	1,0
2009	1804	102,5 ± 62,3	185 ± 112	227 ± 149	-
2010	1983	116,5 ± 54,6	205 ± 89	231 ± 104	-
2011	1992	109,3 ± 40,4	218 ± 81	243 ± 91	1,0
2012	1992	160,1 ± 75,8	319 ± 151	375 ± 191	1,1
2013	1992	121,8 ± 65,5	242 ± 130	272 ± 153	1,1

*Данные С.Г. Денисенко (1989).

**Скопление обследовано не полностью.



Рис. 86. Изменения средневзвешенной биомассы гребешка на центральном и северо-восточном участках Святоносского поселения в 1990-2013 гг.

Средневзвешенная биомасса гребешка на центральном и северо-восточном участках скопления в 1990-1999 гг. изменялась практически одинаково. В эти годы ее значения на разных участках были весьма сходными и варьировали в основном от 400 до 600 г/м², постепенно снижаясь (рис. 86).

Однако в 2000 г. на северо-восточном участке биомасса гребешка снизилась очень резко, в то время как на центральном участке снижение было относительно плавным. В 2001-2005 гг. средняя биомасса гребешка на северо-восточном участке продолжала уменьшаться, несколько замедлив темпы падения и достигнув к 2006 г. величины, близкой к 50 г/м². На центральном участке в эти годы средняя биомасса уменьшилась в меньшей мере, оставаясь на уровне 200-250 г/м². В 2009-2013 гг. на центральном участке период деградации запаса гребешка закончился, отмечено постепенное улучшение его состояния, проявляющееся в увеличении средней биомассы за счет пополнения молодыми моллюсками. На северо-восточном участке в эти годы деградация скопления продолжалась, средняя биомасса гребешка достигла минимальных значений за весь период наблюдений (менее 10 г/м²).

Общий запас гребешка весьма значительно уменьшился за период исследований. В 1990-1991 гг. он превышал 700 тыс. т. В 1992-2000 гг. запас оставался на высоком уровне, варьируя от 500 до 700 тыс. т, но в целом имел тенденцию к снижению (см. табл. 31). В 2001-2003 гг. наблюдалось резкое снижение общего запаса с 500 до 175 тыс. т, а в 2005-2013 гг. он стабилизировался на уровне 200-300 тыс. т со слабо выраженной тенденцией к повышению величины запаса.

В общем запасе гребешка во все годы исследований доля промыслового запаса составляла 97-94 %. Динамика изменений промыслового запаса была практически идентична динамике изменений общего запаса: в 1990-2000 гг. он превышал 500 тыс. т, а в 2001-2003 гг. резко снизился. В 2005-2013 гг. промысловый запас оценивался от 200 до 300 тыс. т со слабой тенденцией к повышению.

Промысловый запас гребешка на центральном и северо-восточном участках скопления изменялся соответственно изменениям биомассы гребешка. Как показано выше, на северо-восточном участке биомасса промысловых моллюсков в 2003-2013 г. снизилась до незначительных значений (менее 10 г/м²), вследствие чего промысловый запас на участке практически исчез, а промысловые скопления оставались только на центральном участке.

Доля гребешка непромыслового размера в общем запасе в 1989-1994 гг. была относительно высокой и составляла 6-13 % (рис. 87). В последующие годы она значительно снизилась, причем на северо-восточном участке с 2006 г. доля непромысловых моллюсков была близка к нулю.

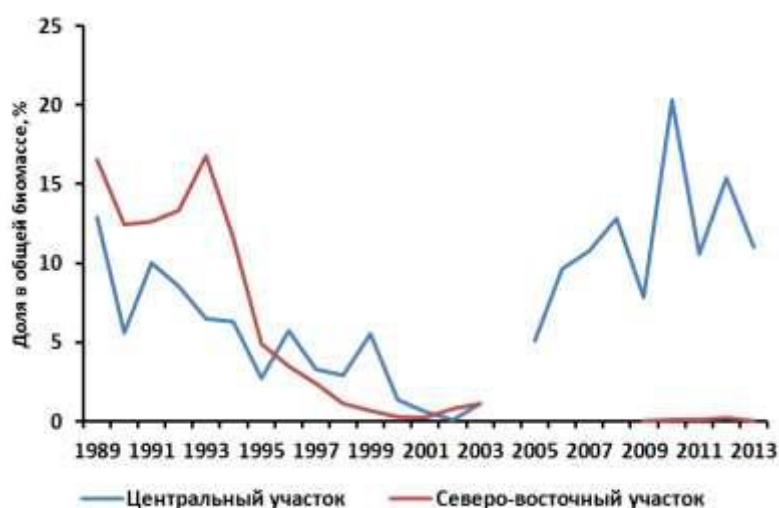


Рис. 87. Доля гребешка непромыслового размера в его общем запасе на центральном и северо-восточном участках Святоносского поселения в 1989-2013 гг.

На центральном участке, напротив, с 2005 г. доля непромысловых моллюсков увеличивалась и в 2007-2013 гг. превышала 10 % от общего запаса гребешка. Снижение доли непромыслового гребешка в общем запасе было сопряжено со снижением общей биомассы гребешка (коэффициент корреляции для центрального участка составлял 0,36, для северо-восточного – 0,6), что указывает на большую зависимость промыслового запаса гребешка от уровня пополнения. Соответственно при значительном снижении биомассы молоди, наблюдающейся в период 1995-2006 гг., био-

масса гребешка промыслового размера также стала уменьшаться, а при увеличении в период 2007-2013 гг. – увеличиваться.

Практически в течение всего периода исследований на скоплении рекомендовалось проводить промысел гребешка специализированными гребешколовными судами. В 1990-1995 гг. величина рекомендуемого ОДУ варьировала от 3 до 7 тыс. т. Затем, по мере изучения скопления и выявления новых промысловых участков, величина рекомендуемого объема вылова увеличивалась. Максимальных значений ОДУ достигал в 1998-2002 гг., составляя 10-14 тыс. т. По мере ухудшения состояния промыслового запаса общий допустимый улов снижался и в 2010-2013 гг. составлял лишь около 1 тыс. т.

Таким образом, в 1990-2013 гг. на Святоносском поселении наблюдалась деградация общего и промыслового запаса гребешка. Как будет показано далее, ее причинами являлись в первую очередь недостаточное пополнение промыслового запаса. Прямое и косвенное влияние промысла гребешка, проводимого на участках с наибольшей плотностью поселений, также негативно влияло на состояние запаса и значительно ускорило деградацию. Промысловые скопления сохранялись в течение всего периода исследований лишь в зоне с высокой долей молоди вблизи м. Святой Нос. Важным фактором деградации промысловых запасов гребешка на скоплении также являлась повышенная смертность моллюсков из-за инфекционного заболевания. После прекращения промысла на северо-восточном участке инфекционное заболевание было наиболее существенным фактором окончательной и быстрой деградации запаса гребешка в период 2003-2013 гг.

Дополнительными факторами снижения биомассы гребешка также являлись негативное влияние донного тралового промысла рыб, проводимого на акватории скопления (при котором происходит травмирование гребешка нижней подборой трала) и, в какой-то мере, выедание моллюсков морскими звездами (Zolotarev, 1997). Более подробная информация о механизмах воздействия отдельных факторов на состояние запаса гребешка на Святоносском поселении изложена в гл. 7.

Канинское скопление. Скопление обследовалось в 1993-1995, 1998-1999, 2001-2002 и 2009 гг. Однако относительно подробные исследования с помощью подводного телевидения и драгирований выполнялись лишь в 1999 г. и 2001-2002 гг., когда проводился российский промысел гребешка на скоплении. В связи с этим материалы исследований 1999-2002 гг. использованы для оценки запаса гребешка на скоплении и его изменений, а данные за другие годы – для оценки общих закономерностей в распределении гребешка на скоплении.

В северной части банки в 1999 г. средняя плотность поселений составляла $0,3 \pm 0,3$ экз./м² при варьировании от 0 до 3,1 экз./м², а средняя биомасса – около 25 г/м².

По данным анализа драговых уловов, на большей части поселения биомасса гребешка не превышала 50 г/м². Участок относительно высокой биомассы (более 100 г/м²) располагался на границе трех промысловых районов – Мурманского мелководья, Восточного Прибрежного района и Канинской банки. Максимальная биомасса гребешка на небольших по площади участках достигала 500 г/м² (рис. 88А). Во время последнего обследования скопления в 2009 г. биомасса гребешка на большей части скопления не превышала 10 г/м² и лишь на отдельных участках достигала 20 г/м² и более (см. рис. 88Б). Участки с биомассой гребешка более 300 г/м², отвечающие условиям рентабельного промысла для российских гребешколовных судов, в 1999-2002 гг. были весьма небольшими по площади, а в 2009 г. отсутствовали.

Поселения гребешка непромыслового размера встречались на периферии скопления, в основном восточнее 42° в.д. Доля таких особей в общей биомассе гребешка была довольно небольшой – в среднем около 5 %. Плотность поселений гребешка непромыслового размера повсеместно не превышала 10 г/м².

По данным С.Г. Денисенко (1989), средняя биомасса гребешка на Южно-Канинском мелководье достигала 241 г/м², однако площадь скопления оценивалась лишь в 31 км². Исследования, проведенные Полярным институтом, позволили выявить, что площадь скопления была значительно большей (более чем в 100 раз), однако средняя биомасса гребешка на скоплении в 1992-1994 гг. была существенно меньшей – немного более 40 г/м² (табл. 33). В последующие 1998-2009 гг. биомасса гребешка на скоплении оставалась на стабильно низком уровне, варьируя от 13,3 до 20 г/м², т.е. снизилась по крайней мере в два раза из-за воздействия промысла, проводимого здесь иностранными компаниями в 1993-1994 гг. Восстановление скопления не наблюдалось вследствие слабого пополнения промысловой части популяции.

Общий запас гребешка на Канинском скоплении значительно изменялся в течение периода исследований. В 1993 г. он оценивался в 132 тыс. т, а к 2002 г. снизился до 56 тыс. т, т.е. почти в 2,5 раза. По нашим оценкам, в 2009 г. общий запас гребешка снизился еще больше и находился на уровне в 32 тыс. т. Однако, вероятно, снижение промыслового запаса моллюска на скоплении было не столь велико, так как обследование в 2009 г. было проведено не на всей его акватории.

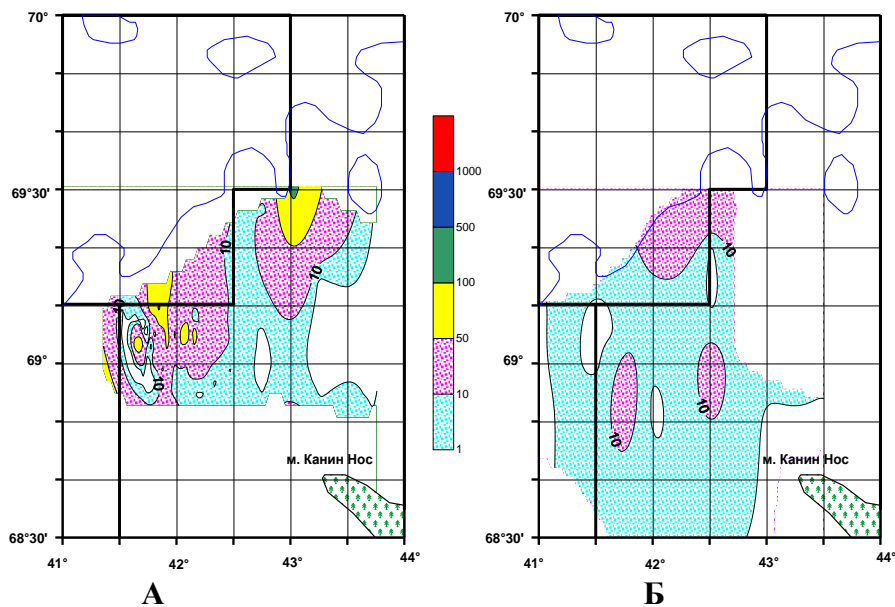


Рис. 88. Распределение биомассы гребешка на Канинском скоплении в 1995-2003 гг. (А) и 2009 г. (Б), г/м²

Таблица 33

Площадь поселения, запас и рекомендованное изъятие гребешка на Канинском скоплении в 1982-2009 гг.

Год	Площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Общий запас, тыс. т	Рекомендуемое изъятие, тыс. т
1982-1987*	31	241	7,4	-
1992-1994	3155	41,9	132,1	-
1998	3155	16,0 ± 5,5	51 ± 17	0,8
1999	3221	20,7 ± 2,3	65 ± 7	0,8
2001-2002	3155	17,6 ± 3,3	56 ± 10	0,8
2009	2400	13,3 ± 3,5	32 ± 8	-

*Данные С.Г. Денисенко, 1989.

Рекомендуемый улов гребешка на Канинском поселении в 1998-2002 гг. составлял 0,8 тыс. т. В последние годы в связи с депрессивным состоянием гребешка на скоплении проведение промысла здесь нецелесообразно.

Таким образом, в период 1993-2009 гг. запас гребешка на Канинском скоплении уменьшился, по крайней мере, вдвое. Снижение запаса было обусловлено как воздействием промысла, так и недостаточным пополнением запаса молодь. Промысловый потенциал скопления для рентабельного промысла специализированными российскими гребешколовными судами, по-видимому, отсутствовал в течение всего периода наблюдений из-за низких значений биомассы гребешка.

Канино-Колгуевское скопление. Скопления гребешка в районе Канино-Колгуевского мелководья (районы Канино-Колгуевского мелководья и Северного склона Канино-Колгуевского мелководья) в 1989-2009 гг. обследовались на отдельных участках методами драговой съемки. В 1999 г. на небольшом участке в районе 45° в.д. были проведены подводные видеонаблюдения. Для оценки запаса гребешка на всем скоплении данные по отдельным участкам за все годы исследований были объединены.

Скопления гребешка здесь встречались в основном в северной части районов Канино-Колгуевского мелководья и Северного склона Канино-Колгуевского мелководья вблизи 100-метровой изобаты, распределяясь полосой шириной 10-20 миль. По материалам подводных видеонаблюдений, средняя плотность поселений составляла $0,4 \pm 0,1$ экз./м² при варьировании от 0 до 3,1 экз./м². По данным драговых съемок, выполненных в 1996-2003 гг., биомасса гребешка промыслового размера на большей части скопления изменялась в диапазоне 10-20 г/м² (рис. 89). На небольших участках в центральной и северо-восточной частях скопления наблюдались повышенные значения биомассы гребешка, достигающие и превышающие 100 г/м². При донных тралениях, проводимых на таких участках, гребешок довольно часто встречался в прилове. Его масса составляла 150-200 кг.

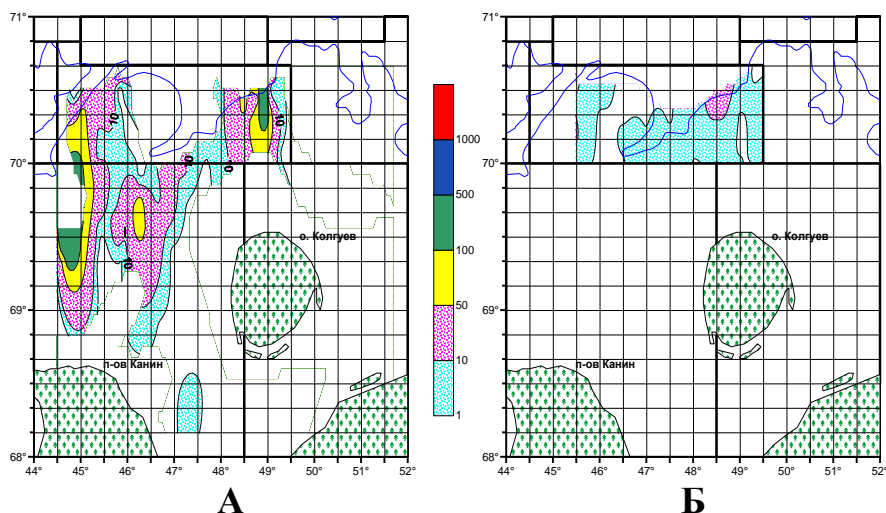


Рис. 89. Распределение биомассы гребешка крупнее 60 мм в районе Канино-Колгуевского скопления по данным за 1996-2003 гг. (А) и 2009 г. (Б), г/м²

Вблизи о-ва Колгуев и в прибрежной зоне полуострова Канин поселения гребешка практически отсутствовали. Исследования 2009 г. показали, что поселения гребешка здесь имелись лишь на небольшом участке, а биомасса гребешка на них не превышала 5 г/м².

Средняя биомасса промыслового гребешка для всего скопления составила $18,5 \pm 9,3$ г/м². Моллюски непромыслового размера были здесь относительно редки, а их биомасса обычно не превышала 10 г/м².

Общий запас гребешка на поселении по данным всех лет исследований оценивается в 190 ± 96 тыс. т. По данным С.Г. Денисенко (1989), в районе Северного склона Канино-Колгуевского мелководья имелось лишь небольшое скопление площадью 26 км², запас гребешка на котором оценен в 2,5 тыс. т. Площадь скопления и запас гребешка в этом районе, полученные по нашим данным, значительно превосходят ранее опубликованные величины.

Скопления с высокой плотностью, пригодные для промысловой эксплуатации российскими специализированными гребешколовными судами, в ходе наших исследований не были обнаружены. На участках с относительно высокой биомассой гребешка (более 100 г/м²) промысловый запас составил 80-100 тыс. т, что при принятом уровне эксплуатации промысловых скоплений гребешка (1-1,5 % от промыслового запаса) позволяет вылавливать 1,2-1,5 тыс. т. Однако рентабельный промысел на таких участках маловероятен. Вследствие низкой плотности поселений гребешка промысел на скоплении никогда не проводился.

Скопление на Северо-Канинской банке. Скопление обследовалось в 1989-1990, 1999-2001 гг. и 2009 г. В 1989-1990 гг. исследования проводились только в западной части банки методом драговой съемки, 1999-2001 гг. – практически на всей акватории банки с помощью подводной видеосъемки и драговой съемки, в 2009 г. – только методом драговой съемки.

Распределение гребешка на акватории банки было весьма неравномерным. По материалам подводных видеонаблюдений, средняя плотность поселений моллюска в западной части банки составляла $0,2 \pm 0,01$ экз./м², максимальная – 0,6 экз./м². В восточной части средняя плотность скоплений была выше – $0,5 \pm 0,02$ экз./м², а максимальная достигала 3,1 экз./м². По данным учетных драгирований, в 1989-2001 гг. в западной части банки биомасса промыслового гребешка (60 мм и крупнее) обычно не превышала 20 г/м². В центральной и восточной частях банки она варьировала от 20 до 50 г/м², но имелись участки с биомассой гребешка более 100 г/м² (рис. 90).

В 2009 г. отмечено значительное снижение биомассы гребешка в первую очередь на наиболее богатых участках. Причиной этого, вероятно, явилось негативное воздействие промысла гребешка и донных рыб на акватории банки.

На Северо-Канинской банке отсутствовали скопления, удовлетворяющие условиям рентабельного промысла российскими гребешколовами, так как поселения с биомассой более 300 г/м² отсутствовали. Кроме того,

линии переработки на этих судах не приспособлены для мелкого гребешка, преобладающего на банке. В то же время промысловый потенциал банки вполне удовлетворителен для промысла иностранными добывающими судами.

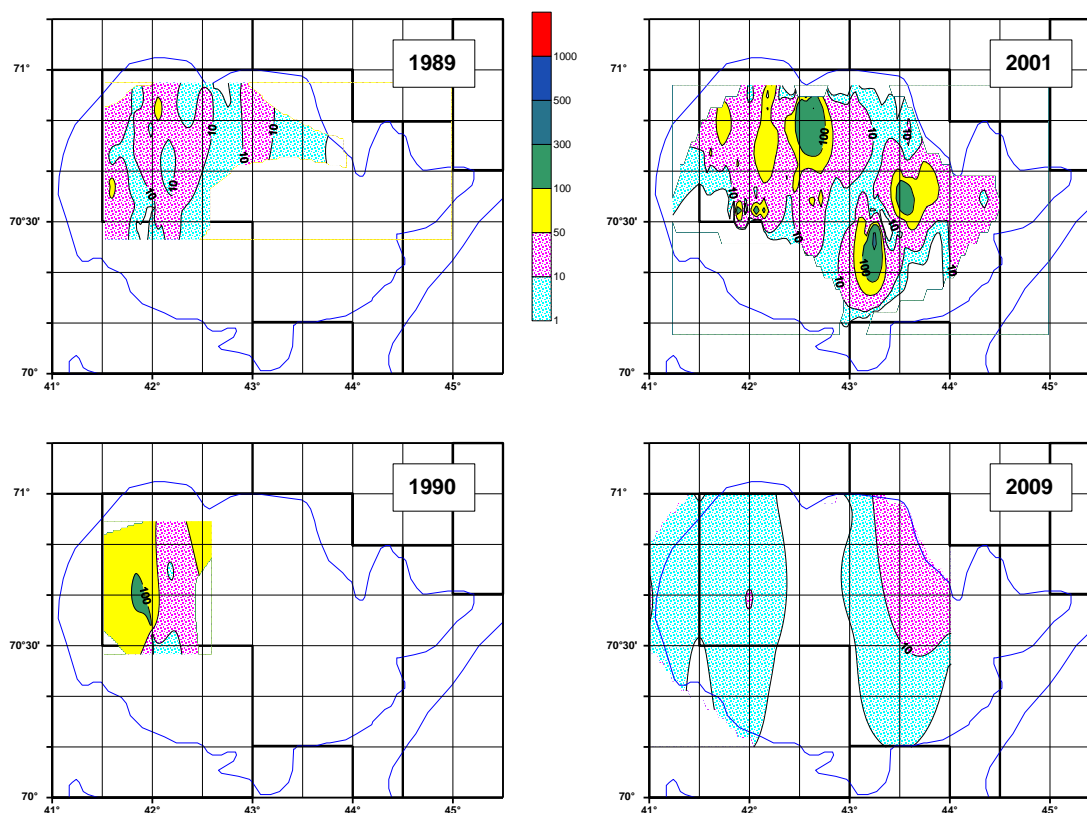


Рис. 90. Распределение биомассы промыслового гребешка (60 мм и крупнее) на Северо-Канинской банке в 1989, 1990, 2001 и 2009 гг., г/м²

Биомасса непромыслового гребешка с высотой раковины менее 60 мм в 1989-2001 гг. была небольшой – обычно менее 10 г/м². В 2009 г. она заметно увеличилась, особенно в северо-восточной части банки за счет оседания молоди в период 2001-2009 гг.

Средняя биомасса гребешка в 1989-1990 гг. в западной части скопления составляла лишь $8,1 \pm 1,3$ г/м². На скоплении в целом в 1999-2001 гг. она оценивалась в $36,5 \pm 4,0$ г/м², в 2009 г. – $25,5 \pm 1,9$ г/м² (табл. 34). Общий запас гребешка в 1999-2001 гг. достигал 250 ± 41 тыс. т, в 2009 г. – 128 ± 10 тыс. т. Причиной снижения запаса в 2009 г., вероятно, было негативное воздействие промысла гребешка и донных рыб. Скорее всего, запас в 2009 г. снизился в меньшей степени, так как скопление обследовано не полностью, особенно в его центральной части, где в 1999-2001 гг. располагались наиболее плотные поселения моллюсков.

По данным С.Г. Денисенко (1989), средняя биомасса гребешка на разных участках скопления в 1982-1987 гг. варьировала от 37 до 71 г/м², что меньше значений, полученных в ходе наших исследований. Площадь скопления, по нашим данным, превышала площадь по литературным данным в пять раз. Соответственно максимальный запас гребешка на скоплении, оцененный ПИПРО в 2001 г., был больше в 5,4 раза в сравнении с данными С.Г. Денисенко.

Таблица 34

Площадь поселения, запас и вылов гребешка на Северо-Канинской банке в 1982-2009 гг.

Год	Площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Общий запас, тыс. т	Рекомендуемый улов, тыс. т
1982-1987*	732	63,4	46,4	1,4
1989**	3600	8,1 ± 1,3	29 ± 4	-
1999-2001	6860	36,5 ± 4,0	250 ± 41	1,0
2009	5042	25,5 ± 1,9	128 ± 10	-

*Данные С.Г. Денисенко (1989).

**Обследована только западная часть поселения.

Скопление на Гусиной банке. Исследования на банке проводились в 1987-2009 гг. Подводная телевизионная съемка осуществлена в 1999 г. Драговые съемки, охватывающие относительно значимую часть акватории скопления, были выполнены в 1988-1989 гг. и 1996 г., съемка на всей акватории банки – только в 2009 г.

Поселения гребешка в разные годы встречались практически на всей акватории Гусиной банки на площади около 7,6 тыс. км². По материалам видеонаблюдений, проведенных в северной части банки, плотность гребешка варьировала от 0 до 37,9 экз./м². Участки с высокой плотностью поселений располагались «пятнисто» и были небольшими по площади. На большей части акватории плотность поселений составляла 1-2 экз./м², а ее среднее значение для обследованной части акватории банки составляло лишь 1,4 ± 0,1 экз./м², что соответствует биомассе 43,0 ± 0,3 г/м².

По данным учетных драговых съемок, в 1988-1996 гг. на большей части акватории биомасса промыслового гребешка размером 60 мм и выше была низкой – менее 10 г/м². В 1988-1989 гг. в северной части банки располагались небольшие участки, на которых биомасса гребешка превышала 100 г/м², а в отдельных местах была более 200 г/м² (рис. 91). В 1996 г. общие закономерности распределения биомассы гребешка сохранились, однако участки с биомассой более 50 г/м² обнаружены не были. В 2009 г. поселения гребешка промыслового размера встречались на всей акватории банки. Участки с биомассой более 10 г/м² располагались на половине площади банки. Максимальные значения биомассы достигали лишь 51 г/м².

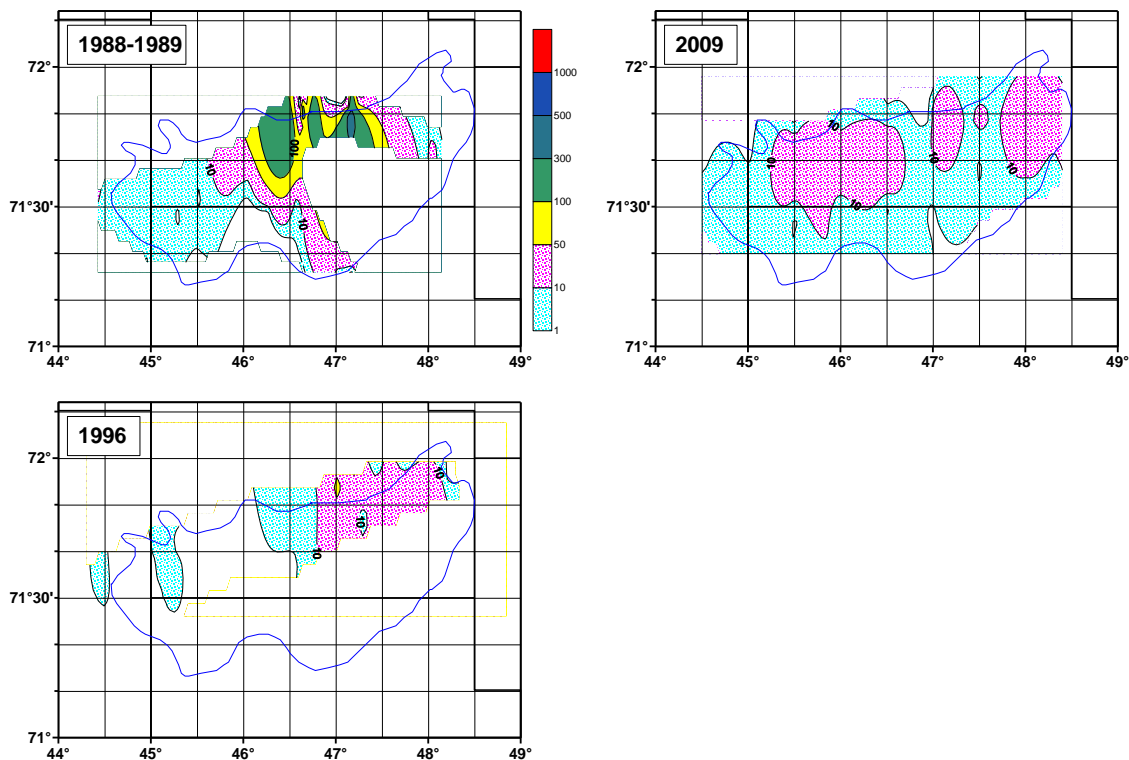


Рис. 91. Распределение биомассы промыслового гребешка (60 мм и более) на Гусиной банке в 1988-1989 гг., 1996 г. и 2009 г., г/м²

Промысловый запас моллюска на всей акватории банки в 1982-1988 гг. варьировал от 54 до 89 тыс. т (табл. 35). В 1988-1989 гг. на Гусиной банке проводился промысел гребешка. Тактика тотального лова, используемая при промысле на скоплениях, привела к резкому снижению плотности поселений гребешка на промысловых участках. При последующих обследованиях новые промысловые участки не обнаруживались (Близниченко, Сенников, Ахтарин, 1990; Исследования исландского гребешка..., 1995).

Таблица 35

Площадь поселения, средняя биомасса и промысловый запас гребешка на Гусиной банке в 1982-2009 гг.

Год	Площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Промысловый запас, тыс. т
1982-1987*	1378	51,9	71,5
1987**	-	-	54,8
1988-1989	7666	11,7 ± 5,0	89,6 ± 38,8
1996	4099	9,7 ± 4,7	39,2 ± 19,1
2009	7597	11,5 ± 7,4	87,6 ± 56,1

*Данные С.Г. Денисенко, 1989.

**Данные из книги «Исследования исландского гребешка Баренцева моря (методы, результаты, рекомендации)» (1995).

В 1990-2001 гг. наблюдалось частичное восстановление запаса в поселении, однако плотные скопления, пригодные для промысла, в эти годы по-прежнему не выявлялись. В 2009 г. площадь скопления и запас гребешка увеличились до уровня 1988-1989 гг., однако промысловые концентрации также не обнаружены.

Распределение и запас гребешка на скоплении ранее были изучены С.Г. Денисенко (1989). Величина запаса гребешка в начальный период наших исследований и по данным этого автора была сходной, однако площадь поселения гребешка, оцененная нами, была в шесть раз больше, в то время как средняя биомасса гребешка – в пять раз меньше. Вероятно, эти различия связаны с разницей в методиках исследований и объеме собранного материала.

Скопление гребешка на Гусиной банке для российского промысла не представляло интереса в течение всего периода наблюдений, так как здесь отсутствовали скопления высокой плотности, достаточной для рентабельного промысла. Промысел здесь осуществляли только иностранные суда. После промысла наблюдались резкое снижение биомассы гребешка на банке и полная утрата промыслового значения скопления.

Таким образом, исследования распределения биомассы гребешка на Гусиной банке в 1988-2009 гг. выявили, что наиболее продуктивные участки располагались в северной части банки. С 1988 по 1996 г. наблюдалось значительное снижение биомассы гребешка, обусловленное, вероятнее всего, воздействием иностранного промысла. В 2009 г. наблюдалось восстановление величины запаса, однако биомасса моллюска была почти в пять раз ниже, чем до начала промысла.

Скопления в районе архипелага Новая Земля. Прибрежная зона вблизи западного берега архипелага Новая Земля исследовалась в периоды 1987-1988 и 1995-1999 гг. в основном методом драговой съемки. Скопления гребешка были обнаружены у мысов Желания, Сухой Нос и южной части Новоземельского мелководья. Подводные видеонаблюдения были проведены только в 1999 г. Поскольку в отдельные годы исследования выполняли на различных, относительно небольших частях скопления для получения общей картины распределения гребешка в районе все данные были объединены.

По данным видеонаблюдений, плотность поселений гребешка варьировала от 0 до 0,9 экз./м². Средняя плотность составляла $0,07 \pm 0,01$ экз./м². По данным драгирований, максимальная биомасса гребешка в районе достигала 91 г/м², но на большей части акватории она не превышала 10 г/м² или поселения отсутствовали (рис. 92). Повышенные значения биомассы (более 10 г/м²) наблюдались на небольшом участке в районе м. Сухой Нос.

Скопления, перспективные для рентабельного промысла гребешка российскими и иностранными судами, не выявлены.

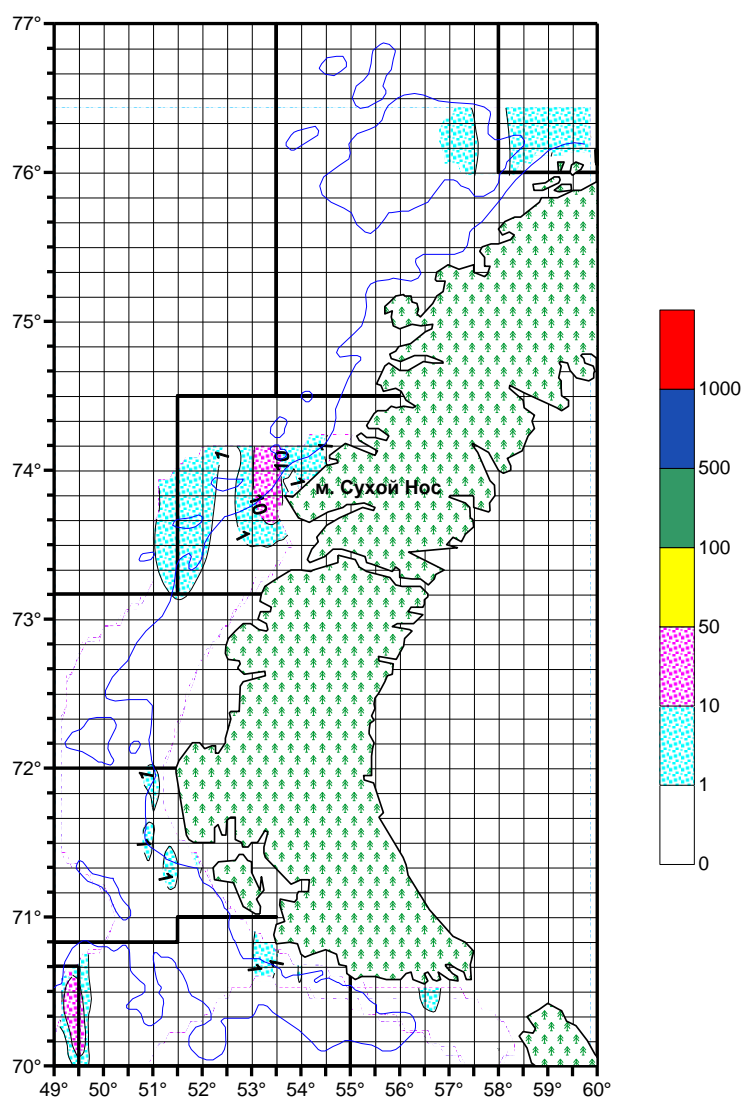


Рис. 92. Распределение общей биомассы гребешка в районе Новой Земли в 1987-1999 гг., г/м²

Площадь поселения гребешка в районе Новой Земли, на которой были проведены исследования, составляла около 10 тыс. км². Средняя биомасса гребешка для района в целом оценена в $3,2 \pm 0,9$ г/м², общий запас – $33,0 \pm 9,1$ тыс. т. Однако участки севернее 74° с.ш. практически не были обследованы. Принимая во внимание, что гребешок может обитать на всей не обследованной до настоящего времени акватории района архипелага Новая Земля (а также у берегов архипелага Франца-Иосифа) на подходящих глубинах и считая, что плотность поселений на не обследованных участках была такой же, как и на обследованной акватории, общую пло-

щадь распределения гребешка для всего побережья Новой Земли оценим в 20 тыс. км², а общий запас – в $63,6 \pm 17,3$ тыс. т.

В.И. Гуревич и А.В. Яковлев (1991), обследовавшие центральную и северную части Новоземельского шельфа в 1988-1990 гг. с помощью подводного фотографирования дна, обнаружили поселения гребешка практически на тех же участках, что и в ходе наших исследований. По их данным, площадь поселения гребешка составляла 6 900 км², а запас гребешка – 221,1 тыс. т. Соответственно средняя биомасса гребешка составляла 32 г/м², т.е. в четыре раза больше, чем по нашим данным. Различия, вероятно, обусловлены низкой уловистостью применяемых нами драг на каменистых грунтах, преобладающих в районе.

Таким образом, несмотря на значительные ресурсы гребешка, обнаруженные в районе архипелага Новая Земля, можно отметить, что они не имеют практического значения для промысла из-за низкой плотности поселений.

Скопления в районе архипелага Шпицберген. В водах вблизи архипелага Шпицберген обследовано восемь поселений в 1987-1993 гг. (Беренбойм, Золотарев, 2004). Скопления в районе о-вов Медвежий и Надежды располагаются в Баренцевом море, Западное и Северное – в Гренландском море.

Наибольшим по площади и величине запаса являлось Северное скопление. Наиболее высокая средняя биомасса гребешка наблюдалась в Северо-Медвежинском скоплении, а также у о-ва Надежды, варьировала от 28,8 до 30,7 г/м² (табл. 36). На Северном скоплении она составляла около 15 г/м². Самая низкая плотность наблюдалась в поселениях западной части Шпицбергена – от 0,5 г/м² в районе Ис-фьорда до 8 г/м² у м. Зюйдкап и о-ва Амстердам. Средняя биомасса в поселениях гребешка всего Медвежинско-Шпицбергенского района оценивалась в 17 г/м², а общий запас гребешка на всех обследованных поселениях – 233 тыс. т.

Площадь поселения гребешка в северной части Шпицбергена (Северного скопления) в 1986 г. составляла 700 км², запас – 200 тыс. т (Sundet, 1988). Средняя плотность поселений была равна 285 г/м², что в 18 раз больше, чем по результатам наших исследований в 1993 г. Площадь Северного скопления, по нашим данным, была в 7 раз больше, чем оценено выше, а запас – в 2,1 раза меньше, на других скоплениях – в 6-9 раз.

Таким образом, с 1986 по 1993 г. состояние запаса гребешка в районе архипелага Шпицберген значительно ухудшилось, что объясняется негативным воздействием промысла в 1987-1988 гг. (Aschan, 1988). Промысловый потенциал скопления до настоящего времени не восстановился (Sundet, 2008; Sundet, Zolotarev, 2011).

Площадь скоплений, средняя биомасса и запас гребешка в районе архипелага Шпицберген в 1987-1993 гг.

Скопление	Площадь скопления, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Запас, тыс. т
Северное	5820	15,5	90
О-ва Амстердам	686	7,8	5,4
Района Ис-фьорда	1372	0,4	0,5
Зюйдкапское	858	7,7	6,6
О-ва Надежды	1715	30,7	52,7
Северо-Медвежинское	2230	28,8	64,4
Медвежинское	686	18,9	13
Всего	13367	17,4	233,1

Центральная часть Баренцева моря. Как показано ранее, гребешок обитает практически на всей акватории центральной части Баренцева моря и западном склоне на глубинах до 700 м. С использованием коэффициента уловистости трала Sampelen для донных беспозвоночных на уровне 0,1 % (Любин, 2010) по данным траловых уловов была рассчитана средняя биомасса гребешка в разных частях моря. Оказалось, что биомасса гребешка с увеличением глубины моря резко снижается. Наиболее высокая биомасса (100 г/м² и более) наблюдается на глубинах менее 200 м, а глубже 250 м она не превышает 5 г/м² (рис. 93). Средневзвешенная биомасса гребешка на глубинах более 200 м составляет лишь $4,1 \pm 0,2$ г/м². По данным С.Г. Денисенко (1989), в центральной части Баренцева моря биомасса гребешка обычно составляет 0,1-2 г/м², что близко к значениям, полученным в ходе наших исследований.

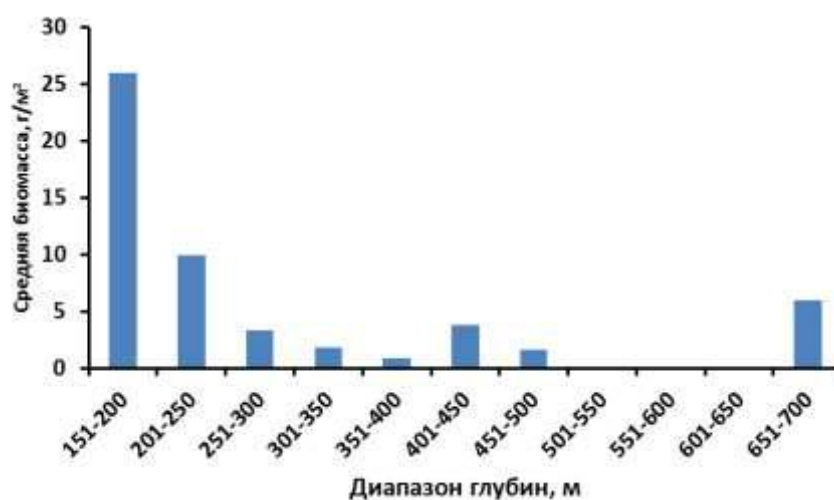


Рис. 93. Средняя биомасса гребешка в Баренцевом море на различных глубинах по данным из уловов тралом Sampelen

Площадь глубоководной части Баренцева моря превышает 1 млн км². Соответственно общий запас гребешка на этой акватории достигает 4-5 млн т. Промыслового значения эта часть запаса гребешка не имеет, но, вероятно, может играть определенную роль как источник личинок при воспроизводстве моллюска.

5.2. Скопления гребешка в Белом море

В Белом море имеются лишь локальные скопления гребешка, располагающиеся в районах Воронки, Горле, Онежском и Кандалакшском заливах (см. рис. 29). На скоплении в районе Воронки, имеющем промысловое значение, подводные видеонаблюдения и драговые съемки проводились в 1989-2013 гг. Оценка запаса гребешка выполнялась в 1996 г., 2003 г. и 2007-2013 гг., но лишь в 2010-2013 гг. исследования охватывали всю акваторию скопления. Другие скопления были обследованы лишь однократно: в Горле – в 1997 г., Онежском заливе – в 2001 г. Для характеристики гребешка Кандалакшского залива использованы литературные данные (Кунин, 1965).

Скопление в районе Воронки. Подводные наблюдения на скоплении проводили в 1998-2001 гг. лишь на отдельных небольших участках, расположенных в южной и юго-восточной частях скопления. Учетные драговые съемки были выполнены в 1996, 2003 гг. и ежегодно в период 2007-2013 гг. Акватория скопления, обследованная в ходе учетных драговых съемок, значительно отличалась в разные годы исследований. В 1989-2008 гг. изучали лишь отдельные участки скопления, в 2010-2013 гг. – всю его акваторию.

По данным подводных наблюдений, средняя плотность поселений гребешка изменялась от 4,5 до 8,0 экз./м², а максимальная достигала 54 экз./м². Подводные наблюдения затруднялись большой скоростью дрейфа судна во время наблюдения и высокой мутностью воды в придонном слое.

По данным драговых съемок, распределение биомассы гребешка было весьма неравномерно (рис. 94, 95). На большей части скопления биомасса гребешка варьировала от 100 до 500 г/м². Небольшие участки с наиболее высокой биомассой (выше 1 000 г/м²) обнаружены в 1996 и 2007-2008 гг., но в 2009-2013 г. они практически отсутствовали. Участки с биомассой более 500 г/м², представляющие наибольший интерес для промысла, располагались в юго-западной и юго-восточной частях скопления. В южной и северной частях скопления биомасса гребешка была невысокой (не более 50 г/м²) или поселения отсутствовали.

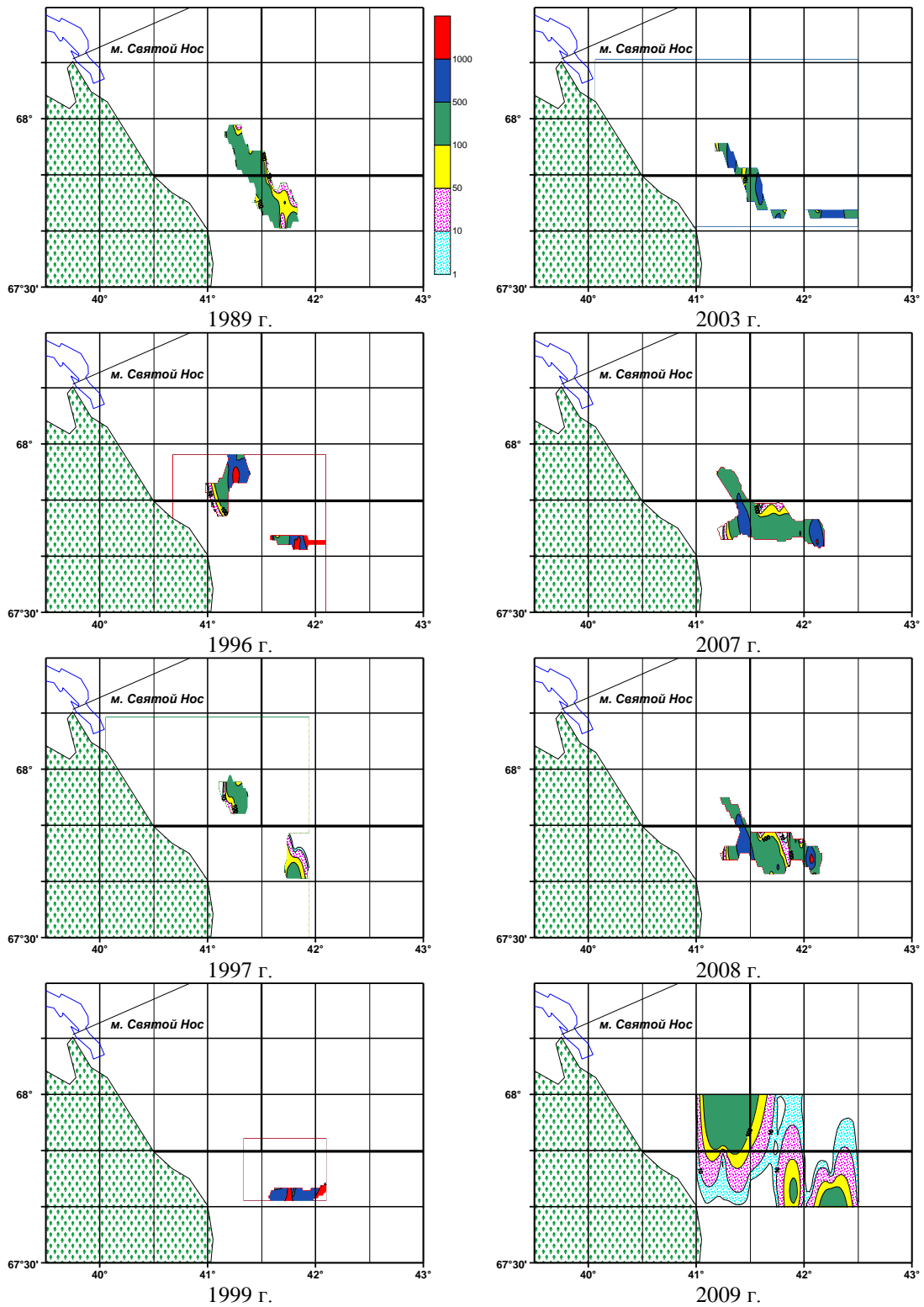


Рис. 94. Распределение биомассы промыслового гребешка в Воронке Белого моря в 1989-2009 гг., г/м²

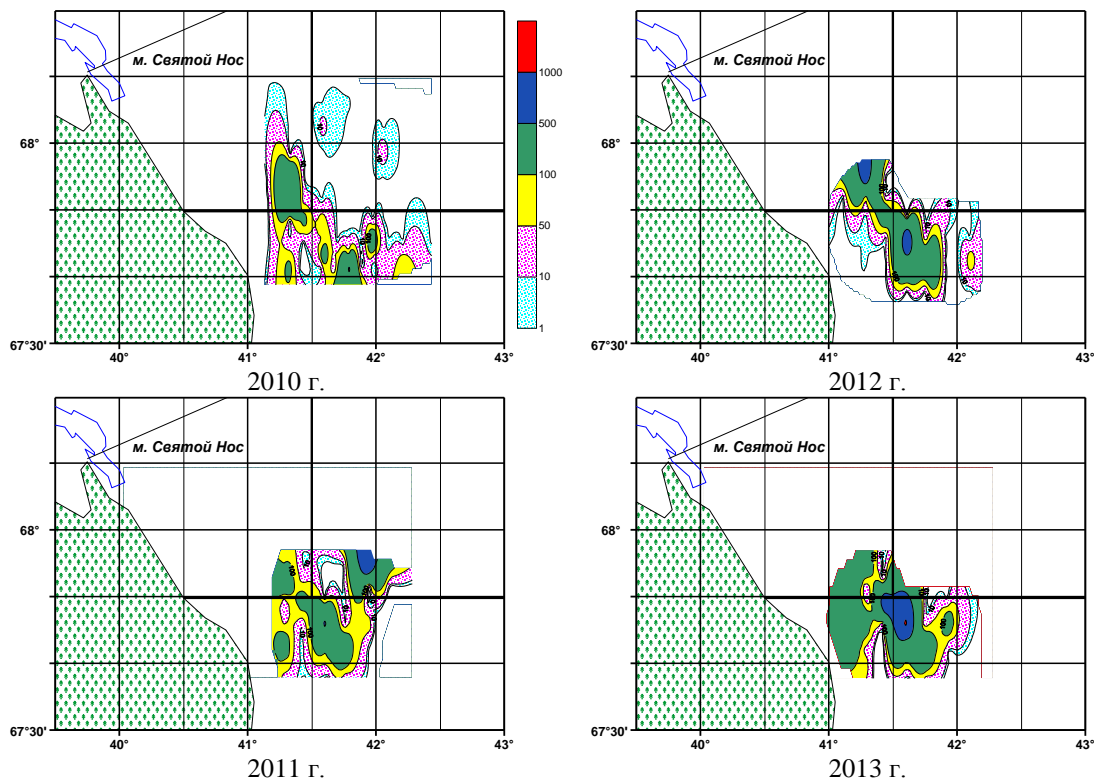


Рис. 95. Распределение биомассы промыслового гребешка в Воронке Белого моря в 2010-2013 гг., г/м²

Картина распределения биомассы гребешка в разные годы несколько менялась. Наибольшие изменения наблюдались в районах промысла гребешка. При интенсивном промысле гребешка в течение двух-трех лет на одном участке промысловые ресурсы истощались, а биомасса гребешка снижалась в пять-десять раз. Восстановление биомассы на них происходит в течение трех-четырех лет за счет пополнения промыслового запаса многочисленной молодью, обитающей на большей части скопления.

Средняя биомасса гребешка на скоплении изменялась от 115 до 561 г/м² (табл. 37). В 2003-2008 гг. она была довольно стабильной, немного превышая 500 г/м². С 2009 г. ее значения значительно снизились вследствие ухудшения состояния скопления и расширения площади района исследований. Исследования, выполненные в 2010-2013 гг., выявили, что общая площадь скопления больше, чем считалось ранее и превышает 900 км², а биомасса гребешка на новых участках скопления оказалась значительно меньшей, чем на обследованных ранее участках.

Величина общего и промыслового запасов гребешка за период с 1996 по 2007 г. увеличилась со 104 до 207 тыс. т и с 96 до 175 тыс. т соответственно, что связано с повышением биомассы моллюска на большей части акватории. В последующие годы промысловый запас постепенно снижался, вероятно, из-за воздействия промысла, но в 2011-2013 гг. он стабилизи-

ровался на уровне 112-121 тыс. т. Общий запас гребешка в 2007-2013 г. был относительно стабильным, варьируя в основном от 150 до 200 тыс. т.

Рекомендуемый улов гребешка (в 1996-2008 гг. – ОДУ, 2009-2013 гг. – ВДУ) на скоплении в районе Воронки в 1993-2000 г. варьировал от 0,4 до 1 тыс. т. В 2003-2012 гг. он увеличился до 1,3-1,4 тыс. т, однако в 2013 г. снова уменьшился до 1 тыс. т.

По литературным данным (Гуревич, Денисенко, Казаков, 1988; Денисенко, 1989), средняя биомасса гребешка в районе Воронки составляла 342 г/м², что больше таковой, полученной нами в 1996 г. В целом основные параметры скопления, оцененные нами в ходе исследований, были довольно сходны с данными С.Г. Денисенко (1989). В 2003-2008 гг. средние значения биомассы моллюска превышали их из-за обнаружения новых плотных участков скопления, а в 2010-2013 гг. – были значительно меньшими.

Таблица 37

Площадь поселения, средняя биомасса, запасы и рекомендуемый ОДУ гребешка в Воронке Белого моря в 1982-2013 гг.

Год	Площадь, км ²	Средняя биомасса, г/м ²	Запас, тыс. т		Рекомендуемый ОДУ, тыс. т
			общий	промысловый	
1982-1987*	211	342	-	72	-
1993	-	-	-	-	0,4
1994	-	-	-	-	0,4
1995	-	-	-	-	0,8
1996	361**	266 ± 64	104 ± 25	96 ± 23	0,8
1997	-	-	-	-	0,8
1998	-	-	-	-	1,0
1999	-	-	-	-	1,0
2000	-	-	-	-	0,5
2001	-	-	-	-	1,4
2003	165**	519 ± 327	99 ± 63	86 ± 54	1,4
2007	312**	561 ± 211	207 ± 77	175 ± 66	1,3
2008	319**	518 ± 127	207 ± 46	165 ± 40	1,3
2009	340**	382 ± 175	153 ± 132	130 ± 113	1,3
2010	922	122 ± 55	134 ± 45	94 ± 50	1,3
2011	923	115 ± 47	147 ± 85	121 ± 37	1,3
2012	923	126 ± 76	180 ± 72	116 ± 71	1,3
2013	923	122 ± 87	186 ± 83	112 ± 80	1,0

*Данные С.Г. Денисенко, 1989.

**Обследована часть скопления.

Как видно, наши и литературные данные свидетельствуют о значительной изменчивости обилия гребешка в районе, но размах этой изменчивости меньше, чем на Святоносском поселении. Скопление в Воронке Белого моря было одним из немногих, промысловый запас на котором восстанавливался после воздействия промысла. Причиной этого является вы-

сокая доля молоди, наблюдаемая на скоплении в течение всего периода исследований, которая обеспечивает достаточное пополнение промыслового запаса и его восстановление после изъятия промыслом.

Скопление в районе Горла Белого моря Скопление обследовалось лишь однажды в 1997 г. Биомасса гребешка здесь была очень низкой и практически повсеместно не превышала 10 г/м^2 , а плотность поселений – 1 экз./м^2 . Лишь на одном небольшом по площади участке биомасса скопления достигала 100 г/м^2 (Золотарев, Менис, Самохина, 2011). Полученные данные свидетельствуют о том, что поселение не имеет промыслового значения. Сведения о поселении гребешка в районе Горла Белого моря у других авторов отсутствуют.

Скопления в Онежском и Кандалакшском заливах. В Онежском заливе плотность поселения гребешка варьировала от 2 до 27 экз./м^2 , биомасса – от 10 до 200 г/м^2 . Наибольшие значения плотности были отмечены к востоку от Соловецкого архипелага в Восточной Соловецкой Салме на глубинах 25-27 м, наименьшие – у Онежского берега на глубине 47 м (Золотарев, Менис, Самохина, 2011). Промысловые скопления, пригодные для добычи гребешка специализированными промысловыми судами, отсутствуют. Скопление может представлять интерес лишь для любительского лова (с изъятием 1-2 т в год).

По данным А.Д. Наумова, О.А. Скарлато, В.В. Федякова (1987), в Онежском заливе максимальная плотность поселений на глубине 10 м достигала 95 экз./м^2 , а биомасса – 1800 г/м^2 . Как указано ранее, во время наших исследований таких плотных поселений не обнаружено, однако плотность поселений гребешка здесь также была весьма значительной.

В ходе наших исследований в Кандалакшском заливе гребешки в уловах отсутствовали. По литературным данным (Кунин, 1965), гребешок здесь обитает на весьма ограниченной акватории, а плотность скоплений незначительная.

Таким образом, промысловые скопления гребешка в Белом море имеются лишь в районе Воронки. В районе остальной части моря поселения гребешка были небольшими по площади и имели низкую биомассу, недостаточную для современного промысла. Добыча гребешка на них возможна в небольшом объеме (1-2 т в год) лишь для любительских целей.

Проведенные многолетние исследования промыслового потенциала исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях выявили, что основные промысловые запасы гребешка располагались в Баренцевом море. Практически все промысловые скопления подверглись промысловой эксплуатации, вследствие чего наблюдалась их резкая деградация и потеря промыслового значения. Причиной деградации было не только прямое и косвенное воздействие промысла, но и недостаточное пополнение промыслового

запаса молодью. В последние 10 лет исследований (2003-2013 гг.) промысловый потенциал сохранился лишь на двух скоплениях – на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря, где наблюдалась достаточно высокая доля молодежи в поселениях, обеспечивающая пополнение промыслового запаса.

Скопления с высокой биомассой гребешка, достаточной для рентабельного промысла российскими специализированными гребешколовными судами, имелись только в южной части Баренцева моря и Воронке Белого моря. На остальных скоплениях биомасса гребешка промыслового размера была относительно низкой в течение всего периода исследований. Такие скопления могли представлять интерес только для иностранных судов, имеющих технические возможности для проведения интенсивного промысла.

6. ПРОМЫСЕЛ ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА В СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКЕ, БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ

Исландского гребешка в Северной Атлантике добывали издавна в небольших количествах, в первую очередь как наживку для ловли рыбы. Регулярный промысел специализированными гребешколовными судами начался с 1969 г. и продолжается до настоящего времени. Добычу гребешка осуществляли Канада, Гренландия, Исландия и Норвегия. Промысел проводился в прибрежных районах на глубинах от 40 до 100 м, обработка улова – на береговых предприятиях или на борту судна. Промысловыми считались моллюски с высотой раковины более 65 мм (Strand, Parsons, 2006).

Основным районом добычи у берегов Канады являлся залив Святого Лаврентия (Atlas of the biology..., 1993), у берегов Исландии – Брейдафьорд, Гренландии – фьорды западной части острова, Норвегии – северная часть Шпицбергена, прибрежная часть о-ва Медвежий и прибрежные фьорды (Strand, Parsons, 2006). В каждом районе было несколько локальных промысловых участков, имеющих относительно небольшую площадь. В промысле участвовало от 1 до 34 судов.

Наиболее интенсивный промысел проводился с 1980 по 2000 г., когда суммарный вылов всеми странами превышал 10 тыс. т в год (рис. 96). Наибольший вылов наблюдался в 1986 г. – более 65 тыс. т, в первую очередь за счет улова Норвегии, достигающего 45 тыс. т. В 2008-2012 гг. улов исландского гребешка резко снизился и не превышал 1 тыс. т. Общий вылов моллюска в Северной Атлантике с 1969 по 2012 г. судами всех стран (без РФ) составил 561 тыс. т.

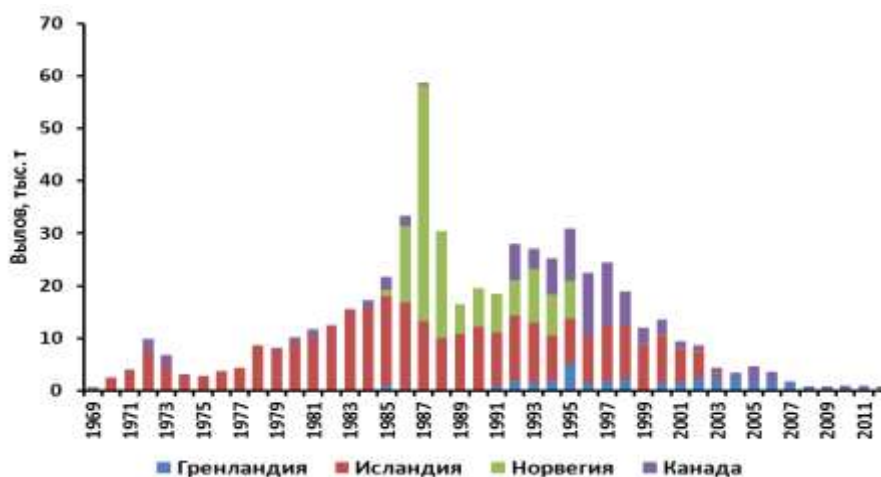


Рис. 96. Вылов исландского гребешка судами различных стран в Северной Атлантике в 1969-2012 гг. (Atlas of the biology..., 1993; Strand, Parsons, 2006; FAO Yearbook..., 1996-2012)

Из всех стран, участвующих в промысле исландского гребешка, наиболее успешным был промысел Исландии. В 1980-1998 гг. годовой улов рыбаков этого государства превышал 10 тыс. т, однако с 2004 г. промысел был запрещен из-за истощения промысловых ресурсов (Collapse of the fishery..., 2006). Общий вылов Исландией за период промысла составил 301 тыс. т.

Промысел гребешка Норвегией проводился с 1995 по 2007 г. Наиболее высокие уловы наблюдались лишь в течение трех лет – с 1985 по 1987 г. (14, 45 и 20 тыс. т соответственно) за счет интенсивной эксплуатации скопления в водах вблизи северной части архипелага Шпицберген. В 1988-1995 гг. вылов снизился до 4-7 тыс. т в год вследствие ухудшения состояния промысловых ресурсов (Aschan, 1988), а с 1996 г. практически прекратился. Общий вылов Норвегией за период промысла составил около 134 тыс. т.

У берегов Канады промысел исландского гребешка начался в 1969 г. и осуществляется до настоящего времени. Наибольший объем вылова наблюдался с 1992 по 1997 г. – от 3,9 до 12,1 тыс. т в год, однако с 2000 г. он резко снизился до 0,1-0,4 тыс. т. Общий вылов Канадой за 1969-2012 гг. составил около 91 тыс. т.

Промысел гребешка Гренландией проводится с 1984 г. до настоящего времени. Годовой вылов варьировал от 0,4 до 5,2 тыс. т. Наиболее высокие уловы (1,5-5,2 тыс. т) наблюдались в 1992-2004 гг., но в 2009-2011 гг. резко снизились и составляли не более 0,5 тыс. т. Общий вылов Гренландией за период промысла составил около 36 тыс. т.

Таким образом, интенсивный промысел исландского гребешка в Северной Атлантике продолжался в течение почти 20 лет – с 1980 по 2000 г. Однако в XXI в. его вылов резко снизился и не превышал 4 тыс. т в год, а с

2008 г. – 1 тыс. т, что обусловлено практически повсеместной деградацией запасов. Основными причинами такой деградации считаются слабое пополнение промыслового запаса и высокая естественная смертность моллюсков (Temperature tolerance..., 2006).

Восстановление промысловых запасов исландского гребешка требует весьма длительного периода, в связи с чем возобновление широкомащтабного промысла в ближайшие годы маловероятно. По крайней мере даже через 25 лет после прекращения промысла на Северном скоплении в водах вблизи архипелага Шпицберген наблюдалось лишь частичное восстановление его промыслового запаса (Sundet, Hjelset, 2002; Sundet, Zolotarev, 2011).

В Баренцевом море промысел исландского гребешка начался в 1988 г. на северном склоне Гусиной банки и проводился норвежскими и фарерскими судами. Российские гребешколовы приступили к промыслу в конце 1990 г. В 1991-1995 гг. гребешок добывали российские и норвежские суда, а с 1996 г. – только российские.

Промысел производился ножевыми драгами шириной от 2,3 до 5 м. Норвежские и фарерские гребешколовы имели мощную силовую установку и автоматизированное управление хода судна и лебедок, что позволяло им работать тремя 5-метровыми драгами одновременно. При этом, как правило, использовали тактику тотального лова, заключающуюся в том, что во время промысла облавливалась практически вся площадь дна за счет компьютерного управления судном, когда галсы примыкают один к одному. При этом три 5-метровые драги автоматически поднимаются на борт по мере их заполнения, а после высыпания улова сразу же вновь опускаются в море. Такая тактика позволяет успешно облавливать разреженные скопления, однако наносит максимальный ущерб скоплениям гребешка.

Российские суда для промысла гребешка были переделаны из старых судов, но оснащены современным оборудованием для спуска и подъема драг и механизированной линией обработки. Применение ими тактики тотального лова было невозможно из-за отсутствия соответствующего навигационного оборудования и управления драговым комплексом, вследствие чего они облавливали скопления лишь одной или двумя драгами и могли успешно работать лишь на плотных скоплениях, таких как Святоносское или в Воронке Белого моря. В отдельные годы отечественный промысел гребешка велся на Канинской и Северо-Канинской банках, однако его производительность была низкой.

Основная продукция, вырабатываемая на специализированных гребешколовых судах в море, – филе мускула гребешка, которое получают на автоматизированных линиях переработки (рис. 97). Технологическая

обработка улова включает первичную очистку и сортировку улова на вибрационных аппаратах, промывку и подготовку гребешка к варке, варку, отделение мягкого тела от раковины, очистку мускула от мантии и гонады на пилерах, быстрое замораживание, сортировку мускула на технологические фракции и упаковку продукции. В процессе первичной очистки и сортировки самые крупные и мелкие фракции улова отсеиваются и сразу выбрасываются в море. Таким образом, из переработки исключаются камни, песок, мелкая ракушка и небольшие донные животные, в том числе и мелкий гребешок, а также крупные беспозвоночные – морские звезды, кукумарии и крабы. Оставшаяся часть улова подвергается варке. При этом в варильник попадает около половины численности молодых гребешков, прикрепленных к крупным ракушкам.



Рис. 97. Замороженное филе мускула гребешка, подготовленное для упаковки и укладки в морозильный трюм

Раковина, мантийный комплекс и гонада моллюска обычно выбрасывались за борт. В отдельные годы суда ОАО «Севрыбхолодфлот» морозили остатки мягкого тела гребешка (после получения мускула), однако из-за проблем со сбытом этой продукции попытки прекратили.

Рыбколхоз «Энергия» переработку моллюсков осуществлял на береговом предприятии, при этом кроме мускула гребешка использовались и другие части мягкого тела для выработки кормовой муки, а также раковина. Недостатком береговой переработки является то, что в процессе транспортировки гребешка даже в наиболее благоприятных условиях (гребешок

содержится в морской воде при соотношении 1:4) наблюдается снижение массы мягкого тела на 10 % (Рекомендации по освоению..., 1986), что существенно уменьшает выход продукции. На судах рыбколхоза «Энергия» гребешок до переработки сохраняли в охлажденном виде в ящиках без воды. Скорее всего, потери массы гребешка были еще большими.

Филе мускула гребешка, в зависимости от массы самого мускула, делится на технологические фракции – менее 120, 80-120, 60-80, 40-60, 30-40, 20-30 экз./фунт (табл. 38).

Таблица 38

Масса отдельных частей тела и размерная характеристика различных технологических фракций гребешка

Показатель	Кол-во штук на фунт					
	>120	80-120	60-80	40-60	30-40	20-30
Средняя масса мускула, г	3,8	4,6	6,5	9,1	13,0	18,1
Средняя масса гребешка, г	34,4	41,2	58,9	82,5	117,8	164,9
Средняя высота раковины, мм	66,3	70,3	79,0	88,2	99,0	110,5
Размерный класс, мм	60-65	66-75	76-83	84-94	95-104	105-120

Рассмотрим ход промысла гребешка на разных промысловых скоплениях Баренцева и Белого морей с учетом их исторического освоения.

Скопление на Гусиной банке. Добычу гребешка на Гусиной банке проводили один норвежский и два фарерских гребешколов в 1988-1989 гг. Выработка продукции осуществлялась из гребешка крупнее 60 мм, выход продукции из которого составлял 7-8 % (Сенников, Мухин, 1988). Средний вылов гребешка-сырца за судо-сутки лова в мае-июне 1988 г. достигал 40-50 т, а доля гребешка в уловах в среднем составляла лишь 6-8 %. Таким образом, суточная масса всего улова составляла 600-1000 т при выполнении 200-300 драгирований за сутки лова. Суточная выработка продукции фарерскими судами в 1988 г. варьировала от 4,2 до 5,6 т и в среднем составляла 4,9 т. В сентябре этого же года промысел гребешка на банке проводил норвежский гребешколов «Лейрангер», однако его суточная производительность составляла лишь 1,8 т.

Весной 1989 г. производительность промысла всех судов упала до 0,7-1,6 т (Исследования исландского гребешка..., 1995), вследствие чего промысел был прекращен. Суммарный вылов гребешка-сырца в 1988-1989 гг. в районе составил 3,17 тыс. т. Судя по размерному составу гребешка на банке, в ней преобладали мелкие фракции – 80-120 и 60-80.

В настоящее время банка утратила промысловое значение из-за отсутствия плотных скоплений гребешка.

Святоносское поселение. Промысел гребешка на скоплении начался в 1990 г. и осуществляется до настоящего времени только российскими судами. В добыче принимали участие до пяти судов.

В 1990-1993 гг. промысел велся тремя судами. Наиболее крупным являлся «Скаллопер», принадлежавший ОАО «Севрыбхолодфлот», имевший мощную силовую установку, перерабатывающую линию на борту и промышленявший двумя 5-метровыми драгами одновременно. При благоприятной промысловой обстановке его годовой вылов достигал 5 тыс. т. Два других судна типа СТМ были приспособлены для промысла гребешка и принадлежали рыболовецкому колхозу «Энергия» и ТОО «Голдфиш». Они вели промысел одной драгой шириной 2 м, улов перерабатывали на береговых предприятиях. Соответственно их производительность промысла была значительно ниже, а годовой улов не превышал 1 тыс. т (Исследования исландского гребешка..., 1995).

С конца 1994 г. к промыслу приступил БМРТ «А. Кузнецов», принадлежавший Архангельской базе тралового флота (АБТФ). Он вел промысел двумя драгами (в 1994-1998 гг. шириной 2,5 м, а в 1999-2001 гг. – шириной 3,5-4,0 м) и имел на борту автоматическую перерабатывающую линию. В 1994-1999 гг. «А. Кузнецов» вел промысел только на северо-восточном участке скопления, в 2000-2001 гг. – на всей акватории скопления. Годовой вылов судна достигал 5-6 тыс. т.

В 1999 г. начал промысел гребешколов «Атлантик Сурф-2» (бывший «Лейрангер») (владелец – ОАО «Севрыбхолодфлот»). Он промышленял практически только на плотных скоплениях гребешка, так как технические характеристики судна после покупки российским судовладельцем значительно ухудшились – в целях удешевления на нем были демонтированы автоматическое управление судном и драгами, что не позволяло использовать его для тотального промысла на разреженных скоплениях. Судно вело промысел двумя 5-метровыми драгами и имело автоматическую линию переработки гребешка. С 2010 г. судно переименовали на «Ковда».

Промысел гребешка на Святоносском поселении с самого начала был довольно успешным – годовой вылов превышал 3 тыс. т при средней производительности промысла более 20 т за судно-сутки промысла (табл. 39). С 1996 по 2001 г. объем вылова был максимальным, достигая 10-13 тыс. т в год за счет хорошей сырьевой базы гребешка и достаточных промысловых усилий. Максимальный вылов – более 13 тыс. т – был осуществлен в 1997 г. В 2009-2010 гг. по рекомендации ПИПРО промысел на скоплении не осуществлялся, но в 2011 г. возобновился. Однако объем вылова в 2011-2013 гг. был значительно меньшим, чем в предыдущие годы. Тем не менее, рекомендуемый вылов в 1 тыс. т не реализовывался за счет переориентирования единственной добывающей компании на промысел в

Белом море и в результате неудовлетворительного технического состояния промыслового судна. Общий вылов гребешка на Святоносском поселении за период 1990-2013 г. составил более 122 тыс. т.

Таблица 39

Основные характеристики российского промысла гребешка на промысловых скоплениях в Баренцевом море в 1990-2013 гг.

Год	Святоносское поселение			Канинское скопление			Скопление Северо-Канинской банки			Всего		
	вылов, т	кол-во судов-суток лова	средний вылов на судно-сутки, т	вылов, т	кол-во судов-суток лова	средний вылов на судно-сутки, т	вылов, т	кол-во судов-суток лова	средний вылов на судно-сутки, т	вылов, т	кол-во судов-суток лова	средний вылов на судно-сутки, т
1990	3150	н/д**	34,5	9	0,3	28,7	-	-	-	3159	н/д	н/д
1991	4700	н/д	н/д	-*	-	-	-	-	-	4700	н/д	н/д
1992	6100	н/д	н/д	-	-	-	-	-	-	6100	н/д	н/д
1993	3899	190	н/д	-	-	-	-	-	-	3899	190	19,9
1994	6440	197	27,6	-	-	-	-	-	-	6440	197	20,8
1995	7751	298	26,3	4	0,2	17,5	-	-	-	7755	298	25,7
1996	10457	344	31,3	134	5,3	25,3	-	-	-	10591	349	30,4
1997	13660	456	30,5	62	1,5	41,4	-	-	-	13722	457	30,0
1998	12052	399	31,2	-	-	-	-	-	-	12052	399	30,5
1999	11084	421	26,7	-	-	-	-	-	-	11084	421	26,5
2000	11560	520	21,6	28	1,3	42,1	-	-	-	11588	521	21,4
2001	11790	583	20,1	1013	109	9,3	514	130	4	13317	822	16,1
2002	5714	512	11,2	29	5	5,7	-	-	-	5743	517	11,1
2003	3734	265	14,1	83	5	17	-	-	-	3817	270	14,2
2004	1218	76	16,0	-	-	-	-	-	-	1218	76	16,0
2005	3134	118	20,0	-	-	-	-	-	-	3134	118	25,4
2006	900	36	25,0	-	-	-	-	-	-	900	36	24,9
2007	2820	170	16,6	-	-	-	-	-	-	2820	170	16,3
2008	1067	25	42,1	-	-	-	-	-	-	1067	25	27,5
2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2011	533	26	11,6	-	-	-	-	-	-	533	26	20,3
2012	440	38	22,3	-	-	-	-	-	-	440	38	11,6
2013	362	16	34,5	-	-	-	-	-	-	362	16	22,6
Итого	122565	4493	27,3	1360	128	10,6	514	130	4	124441	н/д	н/д

*Промысел не проводили.

**Данных недостаточно.

В 1991-1993 гг. добычу гребешка проводили только на центральном участке Святоносского поселения, на котором грунты наиболее удобны для драгирований, а биомасса гребешка обеспечивала хорошие уловы. С 1994 по 2002 г. промысел проводился практически на всей акватории скопления, а с 2003 г. – снова только на центральном участке скопления, в основном в пределах территориальных вод РФ.

Производительность промысла гребешка на скоплении значительно изменялась в течение периода промысла. Самая высокая среднегодовая

производительность наблюдалась в первые годы эксплуатации скопления (1990-1998 гг.) – около 30 т сырца на судо-сутки промысла (Золотарев, Шевелева, 2001). В 2002 г. производительность промысла снизилась почти в два раза в сравнении с 2001 г. Количество промысловых усилий также уменьшилось на 14 %, что привело к снижению годового улова гребешка с 11,9 до 5,7 тыс. т. В 2003 г. вылов еще больше уменьшился и в последующие годы не превышал 3 тыс. т. Такое снижение было обусловлено в первую очередь ухудшением сырьевой базы промысла, а также уменьшением количества промысловых усилий за счет прекращения промысла наиболее крупными гребешколовами – «Скаллопер» и «А. Кузнецов».

Исследования изменений производительности промысла гребешка на Святоносском поселении от объема накопленного вылова по методу Лесли-Девиса (Левин, 1994) с 1995 по 2003 г., когда промысел проводился на всей акватории скопления, показывают, что максимальный накопленный вылов гребешка составляет около 180 тыс. т (рис. 98). Максимальный накопленный вылов интерпретируется как первоначальный потенциальный запас объекта. Однако полученная нами величина в несколько раз меньше таковой, оцененной в результате съемок. Возможным объяснением данного факта может служить недоучет в данной модели косвенной промысловой смертности, которая в случае исландского гребешка в несколько раз превышает вылов. Если в формуле расчета вместо производительности промысла использовать величину убыли гребешка, то линия линейного тренда пересечет ось накопленного вылова гораздо дальше от начала координат и ближе к реальным значениям первоначального запаса.

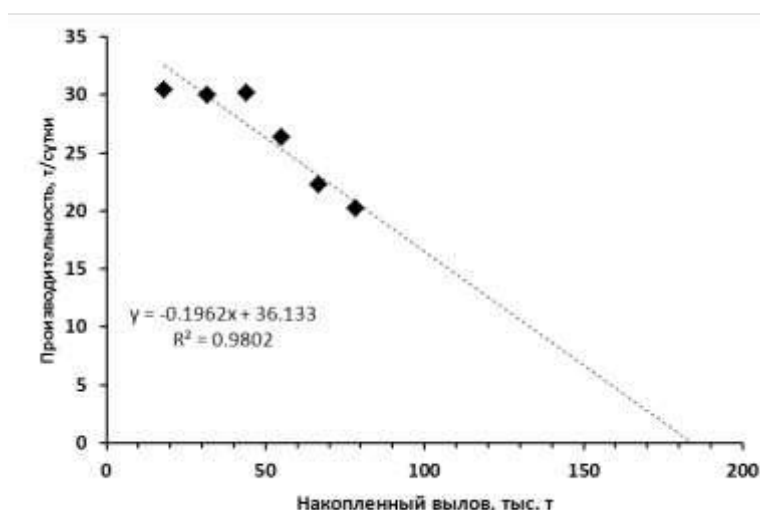


Рис. 98. Оценка запаса гребешка на Святоносском поселении по методу Лесли-Девиса по данным 1995-2003 гг.

Святоносское поселение располагается в пределах 15 промысловых квадратов (рис. 99), однако вылов гребешка в разных квадратах был весьма неравномерен. Основная часть улова была добыта в 10 центральных квадратах, где суммарный вылов за весь период промысла превышал 5 тыс. т (рис. 100). Наибольший вылов гребешка произведен в кв. 988 – более 15 тыс. т, при этом в 1995-1997 гг. промысел здесь практически не производился из-за запрета (Исследования исландского гребешка..., 1995). Максимальный годовой вылов в квадрате наблюдался в 2000 и 2001 гг. – 2,6 и 3,0 тыс. т соответственно (табл. 40). В кв. 911, 914, 948, расположенных на периферии скопления, вылов был значительно меньшим – от 2 до 3 тыс. т, а в кв. 915 – лишь 0,16 тыс. т.

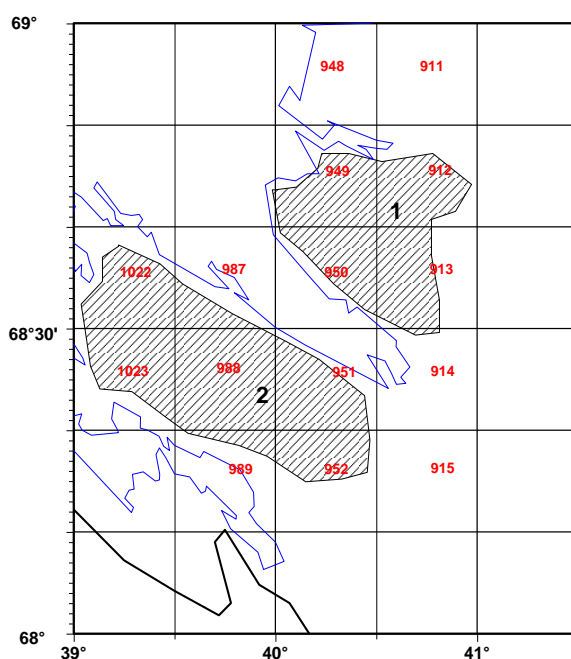


Рис. 99. Границы участков Святоносского поселения: 1 – северо-восточный участок; 2 – центральный участок. Цифрами красного цвета указана нумерация промысловых квадратов

Производительность лова в разных промысловых квадратах в 1995 г. составляла 20-30 т за сутки промысла (табл. 41). В 1996 г. она возросла до 25-30 т за судо-сутки промысла и оставалась практически такой же до 1999 г. В 2000 г. на северо-восточном участке (кв. 912, 913, 949 и 950) отмечено заметное снижение производительности промысла, а в 2001 г. оно наблюдалось практически повсеместно. Минимальная производительность промысла наблюдалась в 2002 г., когда при довольно плохом состоянии промыслового запаса было выловлено более 5 тыс. т за счет увеличения промысловых нагрузок (судо-суток лова). В 2003-2013 гг. наблюдался рост производительности промысла при снижении промысловых усилий и работы на небольших по площади участках плотных скоплений.

Таблица 40

Вылов гребешка на Святоносском поселении в 1990-2013 гг., т

Год	Промысловый квадрат										Итого	
	912	913	949	950	951	952	987	988	989	1022		1023
1990	247	160	92	10	123	65	18	1863	53		24	2654
1991*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4700
1992*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6100
1993*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4099
1994	-	-	81	-	10	485	10	1604	-	1331	-	3520
1995	1180	1622	412	142	2300	1199	456	5	-	22	-	7336
1996	779	1807	352	608	1737	882	444	-	-	1590	401	8600
1997	1258	1027	1037	606	1700	1024	907	126	84	1519	394	9683
1998	839	1169	1654	1926	1268	1035	409	1221	804	1101	49	11473
1999	1230	2232	932	1320	1093	246	410	928	1008	1007	401	10805
2000	1991	755	1376	705	416		1362	2668	-	591	1259	11123
2001	1256	958	781	851	360	223	344	3070	171	694	1952	10659
2002	407	192	942	432	468	90	192	1614	234	206	710	5488
2003	-	1	13	19	309	1343	174	660	296	244	664	3723
2004	-	-	21	199	109	101	275	135	117	124	74	1156
2005	-	-	-	-	457	738	-	650	1029	-	227	3100
2006	-	-	-	-	258	62	-	277	100	-	178	874
2007	-	-	-	-	806	688	2	509	531	-	130	2666
2008	-	-	-	-	65	4	-	339	59	-	339	807
2011**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2012**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2013**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

*Годы, за которые подробные данные о промысле отсутствуют.

**Годы, в которые промысел не осуществлялся.

Таблица 41

Производительность промысла гребешка на Святоносском поселении в 1995-2013 гг., т на судо-сутки лова

Год	Промысловый квадрат										
	912	913	949	950	951	952	987	988	989	1022	1023
1990	30,45	33,0	42,3	10,0	28,5	35,8	17,5	35,4	30,5	-	24,0
1991*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1992*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1993*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1994	-	-	26,3	-	9,9	25,9	10,0	25,7	-	27,5	-
1995	21,5	21,8	27,1	22,3	26,7	29,1	25,8	5,0	-	20,42	-
1996	32,4	33,2	26,2	27,6	34,2	31,3	22,9	-	-	29,56	31,6
1997	34,7	33,8	30,3	27,6	27,7	29,9	29,8	31,5	9,6	25,52	18,1
1998	25,9	34,1	31,4	33,3	27,8	35,5	24,9	25,7	27,4	28,04	32,8
1999	26,8	28,5	28,5	27,0	22,4	19,7	27,9	32,1	24,6	29,74	30,2
2000	16,9	16,2	21,7	21,8	22,2	-	31,9	30,9	-	33,76	24,9
2001	18,1	18,9	22,2	20,5	22,9	14,3	18,4	18,5	10,2	24,99	24,3
2002	9,0	5,9	7,8	8,1	12,1	12,4	10,0	21,3	7,7	15,76	12,0
2003	-	0,5	7,0	7,2	16,8	19,5	12,0	13,3	7,5	12,62	11,1
2004	-	-	-	-	16,1	19,2	17,1	14,6	20,3	18,28	6,6
2005	-	-	-	-	24,6	24,4	-	18,3	22,6	-	8,4
2006	-	-	-	-	26,4	18,8	-	25,3	24,6	-	25,6
2007	-	-	-	-	16,8	16,6	1,8	15,6	18,0	-	16,4
2008	-	-	-	-	32,8	4,39	-	40,1	36,9	-	46,4
2011	-	-	-	-	19,1	23,4	-	21,2	20,8	-	8,6
2012	-	-	-	-	11,0	13,5	-	5,9	6,8	-	-
2013	-	-	-	-	21,4	-	-	25,4	22,0	-	-

*Годы, за которые подробные данные о промысле отсутствуют.

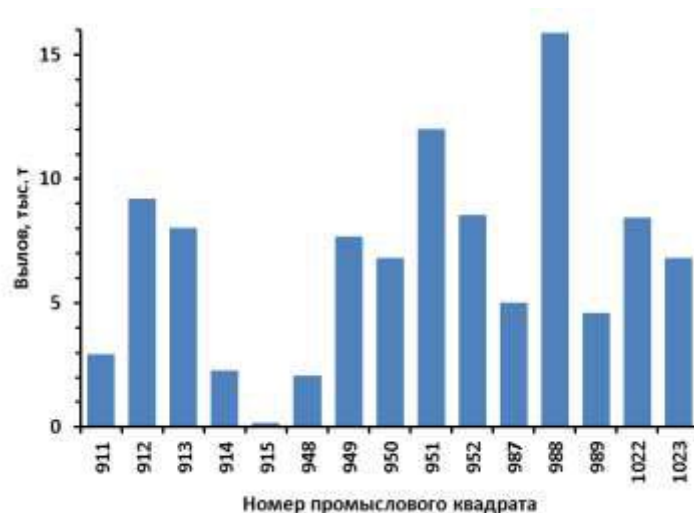


Рис. 100. Общий вылов гребешка в различных промышленных квадратах на Святоносском поселении в 1990-2013 гг.

В целом вылов и производительность промысла гребешка в тех или иных квадратах не зависели друг от друга. При промысле на небольших по площади участках, имеющих высокую плотность поселения, достигалась высокая производительность, но большой улов они не обеспечивали. Такая ситуация наблюдалась в кв. 948 в 1998 г. Производительность промысла здесь достигала самых высоких значений за весь период промысла – 38 т за судо-сутки, однако годовой вылов был ниже, чем в других промышленных квадратах.

Ассортимент продукции включал четыре фракции мускула. Наиболее массовой из них во все годы промысла являлась фракция 30-40. В 1990-2003 гг. доли этой фракции и наиболее крупной (20-30) имели тенденцию к увеличению, в то время как доля мелких фракций неуклонно снижалась (рис. 101). Причиной этого явилось увеличение доли крупного гребешка в уловах, описанное выше. В 2005-2013 гг. доля мелких фракций несколько возросла из-за увеличения доли молодых особей в районах промысла.

Канинское скопление. Промысел гребешка на скоплении проводился норвежским гребешколовом «Лейрангер» в 1992-1995 гг. Дислокация промысла показана на рис. 102.

Промысел осуществлялся в основном в пяти промышленных квадратах – 797, 798, 799, 836 и 873. Максимальный вылов гребешка наблюдался в кв. 873 (табл. 42). Наиболее производительное судно работало во второй половине 1993 г. в кв. 798 и 799, добывая около 45 т за судо-сутки промысла (350 кг сырца за драгирование). Самая высокая средняя суточная выработка продукции была в октябре-декабре 1993 г. – около 4,5 т, а в

1995 г. она снизилась до 3,1 т. Суммарный вылов гребешка на скоплении в 1991-1995 гг. судном «Лейрангер» составил 10,9 тыс. т.

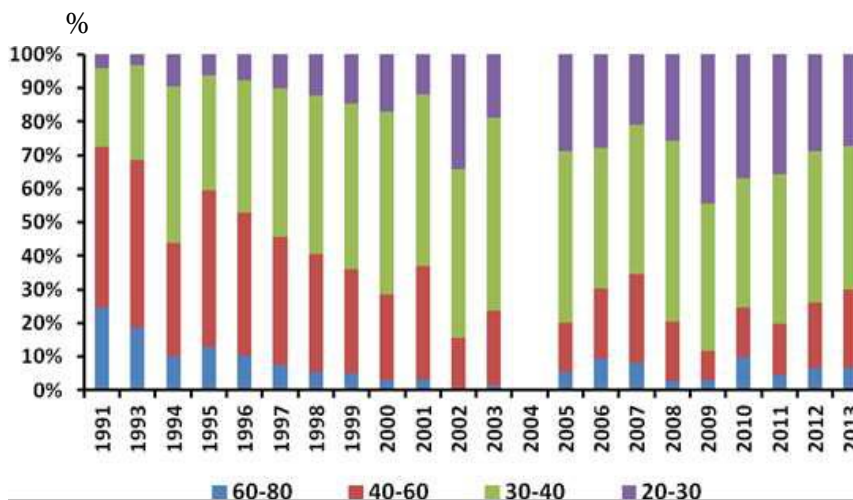


Рис. 101. Изменение доли технологических фракций мускула гребешка (по массе) на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

Ассортимент продукции в разных промысловых квадратах скопления был различным. Увеличение доли крупных фракций мускула наблюдалось с востока на запад.

В квадратах, расположенных восточнее $42^{\circ}30'$ в.д., преобладающими фракциями являлись 60-80, в кв. 798 и 799 – 40-60, а западнее 42° в.д. – 30-40. Сравнение ассортимента продукции в различных квадратах с помощью коэффициента Колмогорова-Смирнова позволяет разделить район на две части с границей по 42° в.д., что совпадает с границей, выявленной для размерного состава гребешка.

В 2001 г. на скоплении проводился промысел гребешка российским гребешколовом «Скаллопер». Общий вылов составил 1053 т (см. табл. 38), в том числе в районе Канинской банки – 916,7 т, на Мурманском мелководье – 113,4 т, в Восточном Прибрежном районе – 22,8 т. Средняя производительность промысла достигала лишь 9,3 т сырца за судо-сутки, средняя выработка филе гребешка – 0,9 т, что в три-четыре раза меньше, чем производительность промысла норвежского гребешколова «Лейрангер» в 1992-1995 гг. Причиной этого, скорее всего, являлось техническое несовершенство судна и орудий лова российских гребешколовов в сравнении с норвежскими, а также, возможно, худшее состояние сырьевой базы промысла. Большая часть улова была добыта в кв. 836 и 799 – 475 т и 362 т соответственно, при средней производительности 7,2 и 12,3 т сырца за судо-сутки промысла.

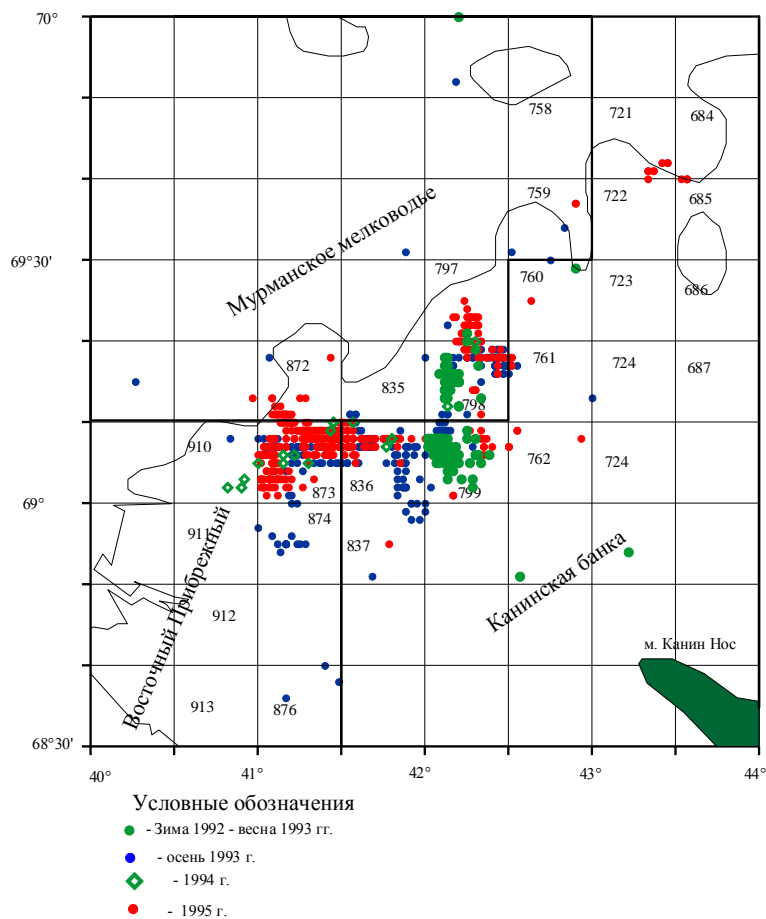


Рис.102. Районы промысла гребешка на Канинском скоплении норвежским гребешковым «Лейрангер» в 1992-1995 гг.

На Мурманском мелководье в кв. 1017 и 982 производительность промысла превышала 40 т за судо-сутки промысла, однако объем вылова был небольшим, вероятно, из-за небольших размеров скопления и тяжелых грунтовых условий. На части скопления, располагающейся в пределах Восточного Прибрежного района (кв. 873 и 874), производительность промысла составляла 10-12 т гребешка-сырца за судо-сутки промысла. Из-за тяжелых грунтовых условий вылов гребешка также был небольшим.

В вырабатываемой продукции на скоплении преобладали относительно крупные фракции мускула гребешка – 30-40 и 40-60, что сходно с результатами промысла «Лейрангера» на этой части скопления.

Таким образом, общий вылов гребешка на Канинском скоплении в 1992-2001 гг. составил около 12 тыс. т. Производительность промысла была высокой лишь в 1993-1995 гг. при тотальном способе лова иностранными судами. В 2001 г. во время промысла российским промысловым судном производительность значительно снизилась и скопление потеряло промысловое значение. Последнее обследование, выполненное в 2009 г., также не

выявило плотных скоплений гребешка, пригодных для промыслового использования российскими гребешколовами.

Таблица 42

Основные показатели промысла гребешка на Канинском скоплении норвежским гребешколовом «Лейрангер» в 1992-1995 гг.

Квад-рат	Декабрь 1992 г.-апрель 1993 г.				Октябрь-декабрь 1993 г.				Март-апрель 1995 г.			
	Вылов сырца, т	Кол-во драги-рований	Ср. вылов за драги-рование, т	Ср. про-дукция за сутки лова, т	Вы-лов сырца, т	Кол-во драги-рований	Ср. вылов за драги-рование, т	Ср. про-дукция за сутки лова, т	Вылов сырца, т	Кол-во драги-рований	Ср. вылов за драги-рование, т	Ср. про-дукция за сутки лова, т
721	71,3	530	0,135	2,62	-	-	-	-	-	-	-	-
759	7,6	102	0,075	1,12	-	-	-	-	9,5	59	0,097	1,26
761	46,1	179	0,257	5,07	-	-	-	-	5,6	30	0,113	1,5
797	284,7	1149	0,248	4,32	-	-	-	-	4,3	35	0,074	1,14
798	455,1	1749	0,257	4,88	513	1473	0,348	4,42	856	2024	0,256	3,68
799	278,9	1288	0,217	3,32	984	2842	0,346	4,51	338,2	890	0,23	3,01
836	519,9	2287	0,227	3,18	-	-	-	-	844,2	1923	0,266	3,36
837	0,7	22	0,031	0,3	-	-	-	-	100,1	218	0,278	2,05
872	135,0	701	0,193	2,7	-	-	-	-	7,9	25	0,191	2,1
873	2036,2	7620	0,267	4,13	-	-	-	-	527,6	1416	0,225	2,87
874	-	-	-	-	-	-	-	-	193,3	625	0,187	2,86
910	0	10	0	0	-	-	-	-	5,1	20	0,156	1,38
911	-	-	-	-	-	-	-	-	4,5	30	0,090	0,6
Итого	3835	15663	0,245	3,84	1496	4315	0,347	4,48	2896,2	7386	0,237	3,09

Северо-Канинское скопление. Промысел гребешка на Северо-Канинской банке проводился только российскими судами в 2001 г. Общий вылов гребешка составил 514 т. Производительность промысла была самой низкой в сравнении с другими скоплениями, достигая лишь около 4 т за судо-сутки лова, что обусловлено в первую очередь сложными грунтовыми условиями для драгирований.

Скопления в районе архипелага Шпицберген. Российский промысел исландского гребешка в районе архипелага Шпицберген проводился в 2000 г. гребешколовым судном «Атлантик Сурф-2». Общий вылов гребешка здесь составил 610 т, средняя производительность промысла – 7 т за судо-сутки лова (Беренбойм, Золотарев, 2004). Промысел осуществлялся на трех участках – на Шпицбергенской банке, в районе о-ва Надежды и на Северном поселении. Производительность промысла была очень низкой – на первых двух участках не превышала 4 т за судо-сутки лова, на Северном поселении – 8,2 т за судо-сутки лова. Результаты промысла свидетельствовали о неудовлетворительной промысловой базе в районе архипелага Шпицберген. В то же время наличие скоплений (даже и небольшой плотности) свидетельствует о частичном восстановлении запасов гребешка в районе, что позволяет рассматривать этот район как перспективный для промысла.

Скопление в Воронке Белого моря. Промысел гребешка в Белом море в небольшом объеме начался в 1995 г., однако проводился не ежегод-

но из-за относительно низкой величины рекомендуемого объема вылова гребешка на скоплении и хорошего состояния промысла в Баренцевом море. Лишь в 2010-2013 гг. гребешок на скоплении добывался ежегодно. Наибольший вылов был произведен в 1996 и 2010 гг. – 1,4 и 1,8 тыс. т соответственно, в остальные годы он составлял от 102 до 967 т в год (табл. 43). Общий вылов гребешка на скоплении за период 1995-2013 гг. составил 6,2 тыс. т.

Таблица 43

Основные характеристики промысла гребешка в Воронке Белого моря в 1995-2013 гг.

Год	Вылов, т	Кол-во судо-суток	Средний вылов на судо-сутки, т
1995	78,8	2,3	34,4
1996	1177,5	39,6	29,7
1997	-	-	-
1998	-	-	-
1999	648,9	20,7	32,7
2000	2,5	0,5	5,0
2001	102,3	7,0	14,6
2002	-	-	-
2003	-	-	-
2004	-	-	-
2005	-	-	-
2006	-	-	-
2007	54,3	7,4	7,4
2008	342,0	25,7	13,3
2009	-	-	-
2010	1881,0	85,1	22,1
2011	967,0	43,9	22,1
2012	425,2	28,5	14,9
2013	627,5	40,2	15,6
Итого	6208,9	-	-

Как указывалось выше, биомасса поселений гребешка на скоплении на отдельных участках была довольно высокой, что являлось предпосылкой для промысла с высокой производительностью. В то же время сложные для промысла грунты и рельеф дна не позволяли реализовать эти предпосылки в полной мере. Производительность промысла на скоплении лишь в первые годы промысла (1996-1998 гг.) была высокой – более 30 т за судо-сутки промысла, так как промысел осуществлялся крупнотоннажными судами с автоматической линией переработки улова – «А. Кузнецов» и «Скаллопер».

В 2000-2001 гг. в промысле участвовали суда типа СРТМ с последующей береговой переработкой гребешка. В связи с этим производительность промысла снизилась почти в три раза. В 2008-2013 гг. промысел осуществлялся специализированным гребешколовом «Ковда», в основном

в восточной части скопления. Производительность промысла варьировала от 13,3 до 22,1 т/судо-сутки лова. По мнению автора, относительно низкая производительность промысла гребешка на скоплении в последние годы обусловлена неудовлетворительным техническим состоянием гребешколовного судна, сложными грунтовыми условиями в районе промысла и сильным обрастанием гребешка баянусом.

Промысловый участок составлял лишь около половины площади скопления. Промысел осуществлялся в основном в кв. 880 и 843. Наиболее высокая производительность промысла наблюдалась в кв. 843.

Ассортимент продукции включал четыре фракции мускула (рис. 103). Преобладающими являлись относительно мелкие фракции – 60-80 и 40-60, составляющие в 2009-2013 гг. от 65 до 86 % от всей продукции. В сравнении с таковым на Святоносском поселении, в Воронке Белого моря их доля была в два-три раза больше, а крупных фракций, соответственно, меньше. Доля самой крупной фракции (20-30) во все годы была небольшой, не превышая 5 % от массы общего улова во все годы промысла.

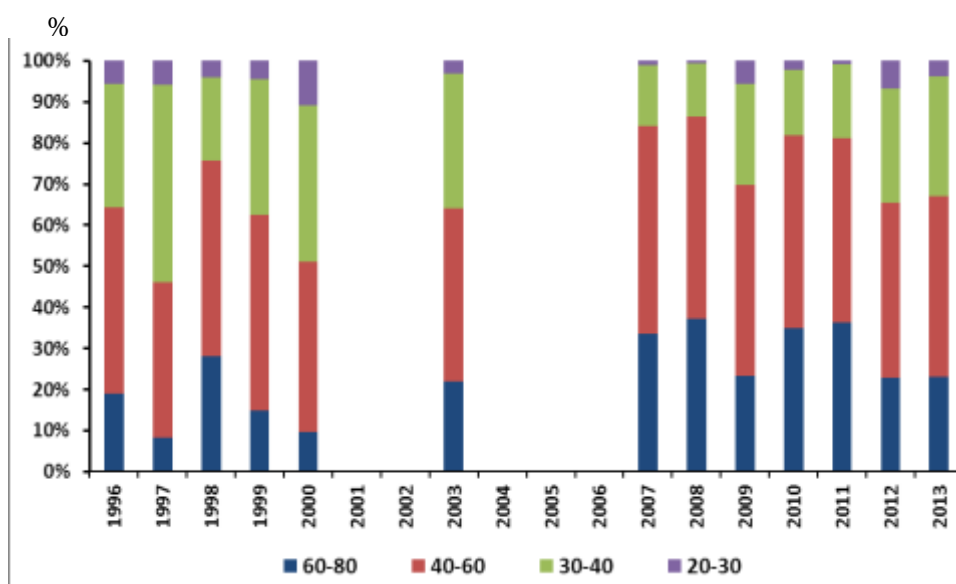


Рис. 103. Изменение доли технологических фракций мускула гребешка (по массе) в Воронке Белого моря в 1996-2013 гг.

Суммарный улов исландского гребешка, добытый российскими судами в Баренцевом и Белом морях в период 1991-2013 гг., превышает 130 тыс. т. Объем вылова в последние годы существенно уменьшился и ежегодно не превышал 1 тыс. т. Тенденции изменений иностранного промысла исландского гребешка в районе Северной Атлантики и российского промысла в Баренцевом и Белом морях были весьма сходны. Общий вылов гребешка в Северной Атлантике за весь период промысла составил почти

700 тыс. т. Наибольший вылов был осуществлен Исландией. На втором месте были выловы Норвегии и России, которые изъяли практически одинаковые объемы гребешка.

Резкое повсеместное снижение вылова моллюска обусловлено повсеместной деградацией его промысловых запасов из-за воздействия промысла и особенностями его биологии – большой продолжительностью жизни, низким темпом роста и нестабильным уровнем пополнения промыслового запаса молодью. Очевидно, что длительный период, необходимый для восстановления запаса, не позволит восстановить широкомаштабный промысел исландского гребешка в Северной Атлантике в ближайшие годы.

7. СОСТАВ ПРОМЫСЛОВЫХ УЛОВОВ И ПРИЛОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ПРИ ПРОМЫСЛЕ ГРЕБЕШКА В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ

7.1. Видовой состав промысловых уловов

В составе промысловых уловов, кроме гребешка, встречаются грунт и донные беспозвоночные. Грунт является неизбежным компонентом улова, так как во время драгирований драга собирает рыхлые поверхностные осадки и камни. Донные беспозвоночные (называемые далее «бентос») в улове также наблюдаются повсеместно, а их видовое разнообразие отражает состав донного биоценоза.

Состав улова драг на разных скоплениях значительно различается, в первую очередь, из-за отличий в плотности поселений и биомассы гребешка. Так как величина улова и его состав могут изменяться в широких пределах (от 0 до 100 % каждого компонента), представляет интерес рассмотреть изменения состава улова на отдельных скоплениях.

Святоносское поселение. Состав уловов на Святоносском поселении во время исследований изменялся постепенно. Доля гребешка промыслового размера достоверно уменьшалась с 52-63 % общей массы улова в 1994-1998 гг. до 28-36 % в 2003-2007 гг. (рис. 104), что обусловлено значительным снижением биомассы и промыслового запаса гребешка на скоплении. Доля гребешков непромыслового размера была небольшой: в 1994-1996 гг. она составляла 2-3 % от общей массы улова, а в 1997-2007 гг. снизилась до 0,3-1,0 %.

Однако с 2008 г. доля промыслового гребешка в уловах значительно выросла, несмотря на депрессивное состояние промыслового запаса. Причиной этого явилось резкое снижение вылова гребешка в 2008-2013 гг., когда единственное гребешколовное судно, занимавшееся промыслом в эти

годы, облавливало оставшиеся небольшие, наиболее продуктивные участки, при этом доля непромыслового гребешка также значительно увеличилась – от 6 до 10 % от общей массы улова в 2011-2013 гг.

Средняя доля грунта в уловах имела тенденцию, противоположную содержанию гребешка, – в 1994-2003 гг. она составляла 25-30 % от общей массы улова, а в 2005-2007 гг. увеличилась до 40-60 %, в 2008-2013 гг. она варьировала от 18 до 30 % от общей массы улова. Основными компонентами грунта были пустые раковины гребешка и других видов моллюсков, а также крупные камни.

Средняя доля бентоса в уловах также значительно изменялась в период исследований. С 1994 по 2000 г. она увеличивалась с 4 до 16 % от общей массы улова, но в 2001-2008 гг. снизилась до 8-11 %. В 2011-2013 гг. доля бентоса в уловах была относительно стабильной, составляя 11-13 % от общей массы улова. Возможной причиной изменений являлась перестройка состава донного сообщества, обусловленная многолетним промыслом.

Канинское скопление. Относительно масштабный промысел гребешка на Канинском скоплении российскими промысловыми судами проводился лишь в 2001 г. В этот год доля промысловых гребешков достигала 74 % от общей массы улова, непромысловых – лишь 0,8 %.

Доля бентоса в уловах составляла около 5 % от общей массы улова, грунта – около 10 %. Грунт был представлен в основном раковинами гребешка и других двустворчатых моллюсков. В нем также присутствовали крупные камни.

Северо-Канинское скопление. Промысел гребешка на Северо-Канинской банке проводился лишь в 2001 г., но исследовательские работы промысловыми драгами выполнялись в 1999 и 2002 гг. Доля гребешка в уловах во все годы исследований варьировала в довольно узких пределах – от 36 до 41 % от общей массы улова (рис. 105). Гребешок непромыслового размера (менее 60 мм) практически отсутствовал.

Доля бентоса достигала 11-13 % от общей массы улова, грунта – около 48 %. Грунт был представлен в основном мелкими камнями и раковинами двустворчатых моллюсков, в основном серрипеса (*Serripes groenlandicus*) и кардиума (*Ciliatocardium ciliatum*).

Скопление на Гусиной банке. Российский промысел гребешка на банке не проводился. По данным иностранного промысла, доля гребешка в улове не превышала 10 %. Доли других компонентов улова не известны.



Рис. 104. Динамика доли компонентов улова промысловыми драгами на Святоносском поселении в 1994-2013 гг.

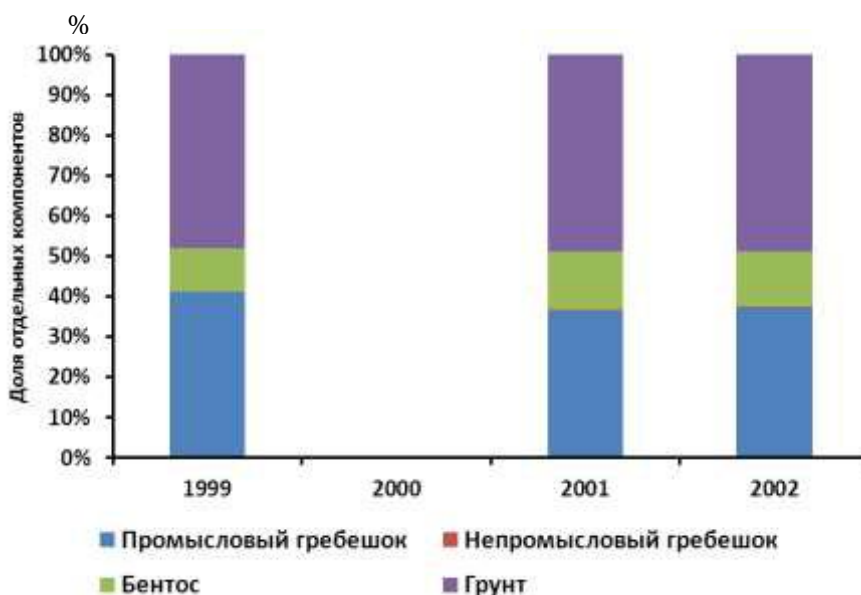


Рис. 105. Динамика доли компонентов улова промысловыми драгами на Северо-Канинском скоплении в 1999-2002 гг.

Скопление в Воронке Белого моря. В 1996-2013 гг. доля гребешка промыслового размера на скоплении изменялась в довольно узких пределах – от 35 до 46 % от общей массы улова (рис. 106). Однако наблюдалась тенденция к снижению содержания гребешка в уловах с 45-46 % в 1996-2007 гг. до 35-40 % в 2008-2013 гг. Доля непромыслового гребешка в 1995-1999 гг. была довольно низкой и составляла от 2,5 до 5,8 % от общей массы улова, но в 2007-2013 гг. возросла до 10-15 %.

Доля бентоса была высока во все годы промысла. В 1995-2008 гг. она варьировала от 8 до 12 % от общей массы улова, а в 2010-2013 гг. увеличилась до 18-19 %. Доля грунта в уловах снижалась с 33-39 % от общей мас-

сы улова в 1996-2008 гг. до 28-33 % в 2011-2013 гг. Грунт был представлен в основном раковинами гребешка и остатками домиков белянусов. Крупные камни попадались редко.

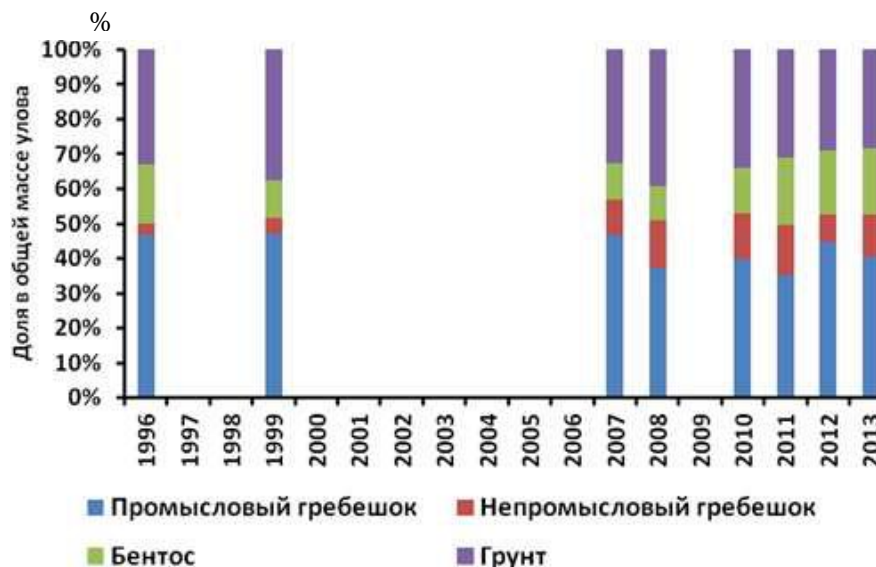


Рис. 106. Динамика доли компонентов улова промышленными драгами в Воронке Белого моря в 1996-2013 гг.

Как видно из изложенного выше, наиболее благоприятными для промысла были Канинское скопление и Святоносское поселение, где наблюдалась наибольшая доля гребешка в уловах. Состав уловов в Воронке Белого моря был также удовлетворительным для промысла, однако высокая доля прилова донных беспозвоночных создавала дополнительные трудности при технологической обработке улова. Наименьшая доля гребешка в уловах наблюдалась на Северо-Канинском скоплении и Гусиной банке. С учетом низкой доли гребешка в уловах на этих скоплениях и ложных грунтовых условий для промысла, их можно считать малоперспективными для организации российского драгового промысла в будущем.

7.2. Видовой состав прилова донных беспозвоночных и его динамика

В уловах драг, кроме гребешка, встречается значительное количество других донных беспозвоночных, обитающих на скоплении совместно с гребешком и являющихся компонентами донных биоценозов. Крупные животные попадают в улов, так как не могут просеяться через сетную часть мешка драги, а мелкие попадают вместе с частицами грунта – раковинами и камнями. Основная часть мелких беспозвоночных, попавших в улов, просеивается на линии очистки и вместе с ракушей выбрасывается за борт в живом виде. От 1/4 до 1/3 массы прилова донных животных не про-

сеивается во время первичной очистки улова и попадает на технологическую линию обработки гребешка. Попав в аппарат для варки, они погибают и выбрасываются за борт как отходы промысла. Животные, имеющие размеры более 15 см (крупные экземпляры морских звезд и кукумарии), также предварительно отсеиваются на линии очистки и выбрасываются за борт судна в живом виде.

Состав приловов донных беспозвоночных на разных скоплениях гребешка различается. Очевидно, что видовой состав животных в улове идентичен составу донного биоценоза, но доля крупных особей в нем значительно больше.

Состав приловов изучали в первую очередь в целях оценки воздействия промысла на донные биоценозы, однако такие работы позволили попутно получить данные по биологии и промысловому потенциалу ряда массовых видов беспозвоночных, которые могут представлять интерес для их добычи в будущем.

При изучении состава прилова прежде всего проводили видовую идентификацию крупных форм беспозвоночных – брюхоногих и двустворчатых моллюсков, крабов, морских звезд, морских ежей и голотурий. Всех животных промеряли, у крабов определяли пол. Видовое определение мелких видов беспозвоночных (губки, полихеты и другие виды морских червей, офиуры, мелкие ракообразные, мшанки) не осуществляли (лишь отмечали их в составе улова), так как в ходе полевых исследований это не всегда возможно.

Состав прилова и его межгодовые изменения наиболее подробно изучены на основных промысловых скоплениях гребешка – Святоносском поселении и скоплении в Воронке Белого моря, где в течение длительного времени проводился мониторинг состояния запаса и промысла гребешка, прилов на прочих скоплениях гребешка рассматривался лишь в отдельные годы.

В качестве основных характеристик прилова использовали встречаемость отдельных видов в уловах, индекс их плотности, рассчитываемый как частное от деления численности вида в прилове на площадь облова, и размерный состав вида в улове.

Святоносское поселение. В составе прилова беспозвоночных на Святоносском поселении отмечены донные животные, принадлежащие к 95 таксонам, в том числе губки, кишечнополостные, сипункулиды, полихеты, мшанки, плеченогие, ракообразные, моллюски, иглокожие и асцидии (Приложение 4). Наибольшее видовое разнообразие было присуще моллюскам, которых насчитывалось 44 вида, вторыми по разнообразию были иглокожие (21 таксон), третьими – ракообразные (13 таксонов).

Более чем в 10 % уловов встречались 16 видов беспозвоночных, в том числе усоногие раки-балянусы *Balanus balanus*, камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*, крабы-пауки хиасы *Hyas araneus*, брюхоногие моллюски – «трубачи» *Buccinum undatum* и *Neptunea despecta*, двустворчатые моллюски модиолусы *Modiolus modiolus*. Среди иглокожих отмечалось наибольшее количество массовых видов – морские звезды *Asterias rubens*, *Crossaster papposus*, *Solaster endeca*, морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis* и *S. pallidus*, а также голотурии *Cucumaria frondosa*.

Усоногие раки-балянусы встречались в прилогах в основном как обрастатели раковин живых гребешков (обычно составляя 90-100 % от массы всего обрастания), изредка – на камнях или мертвой ракуше. Наиболее существенным фактором для промысла гребешка является сильное обрастание раковин гребешка в улове, ухудшающее условия технологической обработки моллюска. Интенсивность обрастания гребешка значительно варьировала. Так, молодь гребешка с высотой раковины до 70 мм практически не имела обрастаний. Наиболее обросшими были крупные старые моллюски, у которых доля животных-обрастателей иногда достигала 30 % от массы моллюска. Однако средняя доля обрастаний на Святоносском поселении была не высокой и обычно составляла 4-5 % от массы гребешка, что не оказывало существенного влияния на процесс переработки гребешка.

Камчатский краб в уловах драг на Святоносском поселении начал единично отмечаться с 1995 г. В последующий период его встречаемость постепенно увеличивалась. В 1995-1999 г. этот показатель не превышал 1 %, в 2000-2004 гг. он возрос до 3-4 % (Золотарев, 2007), а с 2005 по 2013 г. стабилизировался на уровне 9-10 %.

В настоящее время камчатский краб стал обычным компонентом донного биоценоза Святоносского поселения. Здесь встречаются не только взрослые особи краба, обычно живущие в открытой части моря, но и его молодь. Молодь краба в уловах драг отмечается с 2003 г., но, судя по ее размерному составу, первое массовое появление на акватории скопления произошло еще в 2002 г. В 2003-2008 гг. молодь краба отмечалась в уловах только на центральном участке поселения, а с 2010 г. стала встречаться и на северо-восточном участке до 68°40' с.ш. По мнению автора, гидрологические условия в районе пригодны для обитания молоди камчатского краба вплоть до 69° с.ш.

Появление молоди камчатского краба на достаточно большом удалении от берегов ранее не отмечалось на всем его ареале. Так, годовики краба в дальневосточных морях обитают в прибрежной зоне на глубинах до 30 м, а в возрасте 3-4 лет мигрируют на большую глубину (Левин, 2001; Павлов, 2003). Обнаружение скопления молоди баренцевоморского камчатского краба вдали от берегов на глубинах от 60 до 90 м показывает, что

краб в этом водоеме имеет большую экологическую пластичность, чем представлялось ранее. Одной из причин расширения акватории, пригодной для расселения молоди краба в Баренцевом море, могло явиться повышение температуры воды, наблюдаемое здесь с 2001 г. (Состояние биологических сырьевых..., 2006).

Камчатский краб в уловах драг был представлен особями обоих полов с шириной карапакса от 9 до 250 мм. Среди взрослых особей доминировали зрелые самки с икрой с шириной карапакса 110-130 мм. Оседлая молодь краба размером 10-15 мм (годовики) встречалась на площади около 560 км², общий запас на Святоносском поселении оценивается в 45 млн экз. (Золотарев, 2007). Места наибольших концентраций годовиков камчатского краба совпадали с участками высокой численности молоди гребешка, что, вероятно, было обусловлено сходством экологических требований молоди обоих видов. Мигрирующая молодь краба большего размера (50-60 мм по ширине карапакса) в уловах драг обычно не отмечалась, лишь случайно встречаясь в массовом количестве – по 200-300 экз. и более. Известно, что такие особи обычно живут очень скученно и часто образуют поддинги, на которые может попадать учетное орудие лова.

Появление камчатского краба на Святоносском поселении совпало с периодом значительного снижения интенсивности промысла гребешка, в связи с чем промысел гребешка не оказал значительного влияния на часть запаса краба, распределяющуюся здесь. Численность камчатского краба, прилавливаемого при промысле гребешка в 2000-2005 гг., была невелика и оценивалась на уровне 2-5 тыс. экз. в год (Золотарев, 2007), так как общая численность баренцевоморского камчатского краба еще не достигла высоких значений. В 2006-2013 гг. прилов краба еще более уменьшился в связи с резким снижением вылова гребешка на скоплении.

Крабы хиасы встречались более чем в половине уловов, однако их численность была небольшой – от 1 до 10 экз. в улове. Хиасы не представляют интереса для промысла, хотя они распространены практически на всей акватории мелководной зоны Баренцева моря. Эти крабы не образуют плотных скоплений, а содержание съедобной части составляет незначительную часть общей массы краба (Донные беспозвоночные..., 1989). По нашим оценкам, годовой прилов хиаса при промысле гребешка на Святоносском поселении в 1990-е годы оценивался на уровне 60-70 т (Золотарев, Близниченко, 1998), в 2000-2013 гг. – 5-10 т.

Встречаемость краба хиаса в уловах драг в 1991-2007 гг. варьировала от 44 до 84 %, однако изменения встречаемости не имели выраженной направленности. В 2008-2013 гг. она резко снизилась до 15-29 %. Индекс плотности краба хиаса на протяжении всего периода исследований имел хорошо выраженную тенденцию к снижению. С 1991 по 2013 г. он снизил-

ся в среднем в пять раз – с 5 до 1 экз./100 м². Причины снижения не совсем ясны. Промысел гребешка, вероятнее всего, улучшал доступность корма для хиасов. Наблюдения за питанием этих крабов в период промысла гребешка показали, что в их желудках встречаются в основном отходы промысла, поэтому снижение интенсивности промысла гребешка могло ухудшить кормовую базу хиасов и привести к снижению их численности.

Трубачи. Крупные брюхоногие моллюски трубачи в прилове встречались регулярно. Численность моллюсков в улове, как правило, была небольшой – от 1 до 10 экз., масса – 0,1-0,5 кг. Среди *V. undatum* преобладали мелкие особи с высотой раковины 15-35 мм, *N. despecta* – 50-90 мм.

Трубачи добываются в морях Северной Атлантики с 1950 г. Их суммарный вылов всеми странами в 2000-2011 гг. составлял от 32 до 45 тыс. т в год (FAO Yearbook..., 2016). Годовой прилов трубачей всех размерных групп при промысле гребешка на Святоносском поселении в 1996-1998 гг. оценивался на уровне 15-20 т (Золотарев, Близниченко, 1998), но в 2000-2013 гг. он составлял лишь 0,5-1 т из-за уменьшения добычи гребешка. Такие объемы улова не представляют интереса для промысловых компаний. Низкая численность трубачей в прилове и преобладание среди них мелких особей, скорее всего, не обеспечат рентабельность и при организации их специализированного промысла в районе.

Двустворчатые моллюски модиолусы *M. modiolus* в прилове встречались единично. Длина их раковины варьировала от 10 до 115 мм, преобладающими в уловах являлись особи длиной от 80 до 100 мм. Годовой прилов модиолуса в годы наиболее интенсивного промысла гребешка оценивался на уровне 10-20 т, в последние годы – 1-2 т. Из-за низких объемов прилова модиолус не представляет промыслового интереса.

Морские звезды. Среди 11 видов морских звезд, обнаруженных в приловах, наиболее массовыми и часто встречающимися были *A. rubens* (астериас), *S. rapposus* (крассастер) и *S. endeca* (солястер). Звезды обитали на всей акватории скопления в течение всего периода исследований, однако их встречаемость в уловах, индекс плотности и размерный состав значительно изменялись.

Наибольшие изменения наблюдались для *A. rubens*. В 1991-1992 гг. этот вид звезд встречался лишь в 23 % уловов. В 1993-1994 гг. их встречаемость увеличилась до 40 %, а в 1995 г. достигла почти 100 %. Практически повсеместная встречаемость астериас на Святоносском поселении наблюдалась в течение 5 лет – с 1995 по 1999 г. (Zolotarev, 2002), а затем стала постепенно снижаться (рис. 107). Лишь в 2012-2013 гг. встречаемость *A. rubens* вернулась практически до первоначальных значений, составив 19-20 %.

Сходные изменения наблюдались и в индексе их плотности. В 1991-1993 гг. она в среднем составляла 1-2 экз./100 м². Однако в 1994 г. индекс плотности увеличился до 12 экз./100 м², а в 1995 г. достиг 20-25 экз./100 м² (рис. 108). На некоторых участках он превышал первоначальный уровень в 20-50 раз. В 2000 г. индекс плотности астриас резко снизился до 5,8 экз./100 м², а с 2001 г. наблюдалась устойчивая тенденция его снижения. В 2013 г. величина индекса составляла лишь 0,1 экз./100 м².

Основные закономерности изменений индекса плотности *A. rubens* были сходными на всей акватории Святоносского поселения, однако на центральном участке максимальный индекс их плотности был примерно в два раза меньше, чем на северо-восточном.

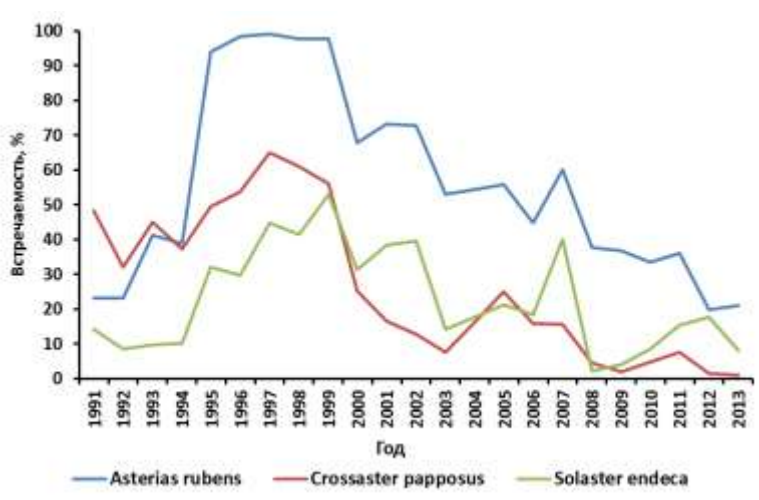


Рис. 107. Встречаемость морских звезд массовых видов из уловов гребешка на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

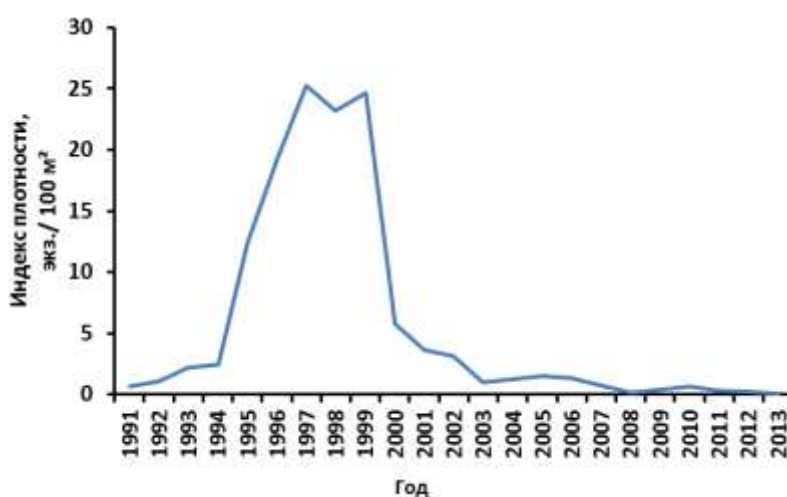


Рис. 108. Индекс плотности морских звезд *A. rubens* в прилове на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

Радиус луча морских звезд *A. rubens* в уловах варьировал от 10 до 250 мм, масса – от 0,1 до 1150 г. Преобладающими во все годы исследований являлись особи с радиусом луча от 20 до 40 мм. Размерный состав астриас за период исследований изменялся довольно значительно. Доля крупных особей в общей численности (с радиусом луча более 100 мм) в 1995-2001 гг. резко возросла с 0,3 до 30 %. В последующие годы она также довольно резко снизилась до 1,6 %, а в 2006-2013 гг. наблюдалось два пика увеличения доли крупных морских звезд до 14 и 23 % от общей численности и последующее ее уменьшение (рис. 109).

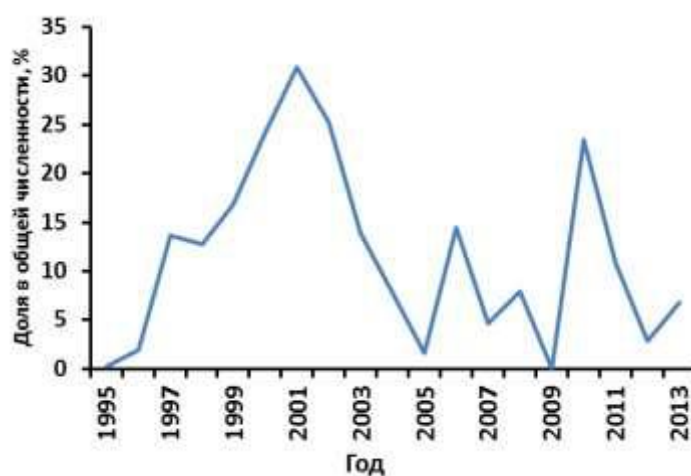


Рис. 109. Доля крупных морских звезд *A. rubens* из уловов гребешка на Святоносском поселении в 1995-2013 гг.

Основные характеристики приловов других видов морских звезд (кроссастеров и солястеров) отличались от таковых у астриас. Встречаемость *S. ramosus* в 1991-1998 гг. была довольно высокой и варьировала от 36 до 65 % без выраженных межгодовых изменений (см. рис. 107). В 1999-2013 гг. она постепенно снижалась и в 2012-2013 гг. составляла лишь около 1 %. Индекс плотности кроссастеров во все годы исследований был низким и не превышал 2 экз./100 м². В 1991-1998 гг. он варьировал от 1 до 2 экз./100 м², а в последующие годы снизился до незначительных значений (менее 0,1 экз./100 м²) с небольшими подъемами в отдельные годы (рис. 110).

В уловах встречались кроссастеры с радиусом луча от 5 до 150 мм и массой от 5 до 700 г. Преобладающими являлись особи с радиусом луча 80-90 мм. Размерный состав приловов этого вида звезд изменялся слабо, но средний радиус луча в период 1995-2013 гг. увеличивался (рис. 111).

Встречаемость морских звезд *S. endeca* в 1991-1999 гг. увеличивалась с 10 до 53 %, а в 2000-2013 гг. постепенно снижалась до 14-17 %.

Лишь в 2007 г. наблюдалось небольшое возрастание встречаемости этих звезд в уловах. Индекс плотности солястеров был низким в течение всего периода исследований и не превышал 2,8 экз./100 м². Максимальные значения наблюдались лишь в первые годы исследований. В 1994-2010 гг. индекс плотности солястера в прилове значительно снизился – до 0,1-0,7 экз./100 м². В 2011-2012 гг. он несколько возрос, но в 2013 г. снова снизился.

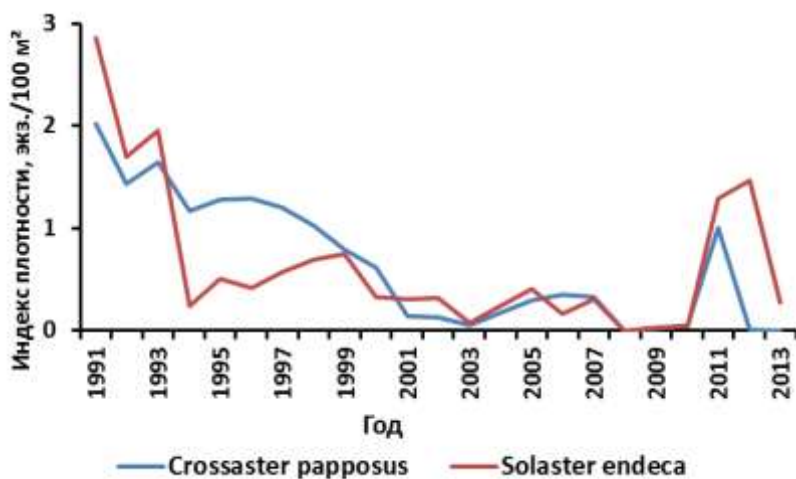


Рис. 110. Индекс плотности прилова морских звезд *C. papposus* и *S. endeca* на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

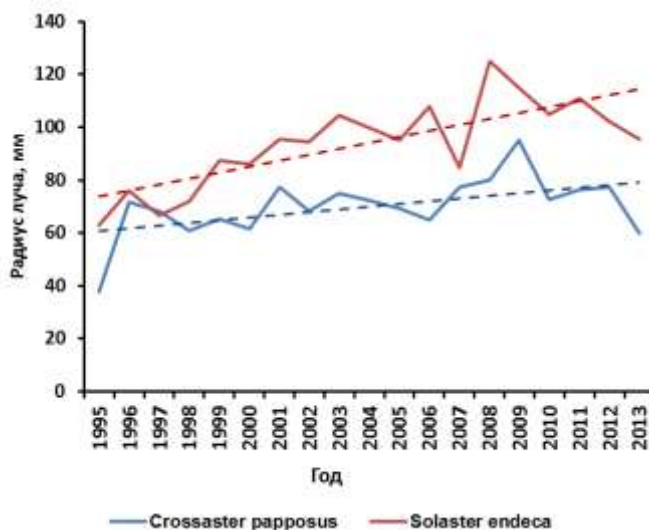


Рис. 111. Изменения среднего радиуса луча морских звезд *C. papposus* и *S. endeca* в прилове на Святоносском поселении в 1995-2013 гг.

В уловах встречались особи размером от 5 до 200 мм и массой от 0,1 до 1300 г. Во все годы исследований преобладали звезды с радиусом луча 100-120 мм и массой около 250 г. Изменения размерного состава происхо-

дили в направлении увеличения доли крупных звезд в уловах. Средний радиус луча также увеличился.

Таким образом, основные характеристики прилова массовых видов морских звезд в период исследований значительно изменялись. Встречаемость всех видов изменялась довольно сходно – в первые 2-3 года после начала промысла (1991-1993 гг.) наблюдалось резкое ее увеличение и в последующие годы – постепенное снижение. Наибольшее увеличение встречаемости было характерно для *A. rubens*, в то время как встречаемость *C. papposus* и *S. endeca* изменилась меньше. Встречаемость крассастера и солястера снизилась до минимальных значений уже в 2003 г., тогда как у астриеас наблюдалось ее постепенное снижение в течение всего последующего периода исследований.

Закономерности изменений индекса плотности у астриеас были противоположны таковым у крассастера и солястера. Так, индекс плотности астриеас в 1994-1995 гг. увеличился в 20-25 раз в сравнении с первоначальным периодом. Его максимальные значения наблюдались в течение четырех лет – с 1996 по 1999 г. В 2000 гг. индекс плотности резко снизился, а в последующий период (2003-2013 гг.) он постепенно снизился практически до нуля. Индекс плотности крассастера и солястера неуклонно снижался с 1991 по 2001 г. и в последующие годы сохранялся на невысоком уровне.

Причинами таких изменений, вероятнее всего, являлись как естественное увеличение численности астриеас в Баренцевом море, так и антропогенное воздействие на экосистему – промысел гребешка и рыбы. Как известно, орудиями лова травмируется значительное количество беспозвоночных, попавших в улов (в первую очередь гребешков как наиболее массового компонента улова). Кроме того, в море сбрасываются отходы технологической переработки гребешка, что увеличивает количество органических веществ, поступающих на дно, в результате улучшается кормовая база плотоядных беспозвоночных. Наши наблюдения показывают, что разные виды морских звезд по-разному реагируют на улучшение кормовой базы. *A. rubens* в наибольшей степени отреагировали на такие изменения, значительно увеличив встречаемость и численность на Святоносском поселении в период интенсивного промысла гребешка. Последующее уменьшение интенсивности промысла привело к резкому снижению их численности в приловах даже на оставшихся небольших промысловых участках. Напротив, индекс плотности *C. papposus* и *S. endeca* в период промысла гребешка снижался, а после значительного уменьшения интенсивности промысла – увеличился. Причинами столь разной реакции морских звезд на воздействие промысла могли быть особенности их питания. По нашим наблюдениям, *A. rubens* предпочитают питаться гребешком, а

крупные особи астриас с радиусом луча более 100 мм могут питаться гребешками всех размерных групп, в том числе промысловыми. В желудках *S. papposus* мы обычно находили морских ежей, а в желудках *S. endeca* – кукумарий. Очевидно, что увеличение доступной массы пищи, в основном гребешков, способствовало увеличению обилия *A. rubens*.

Суммарная масса прилова морских звезд всех видов в период наиболее интенсивного промысла гребешка (1996-1999 гг.) оценивалась на уровне около 500-700 т в год (Золотарев, Близниченко, 1998), но с 2003 г. она резко снизилась до 5-10 т. В 2004-2013 гг. прилов морских звезд стал незначительным и не превышал 1-2 т в год вследствие уменьшения вылова гребешка и снижения индекса плотности морских звезд.

Морские звезды, попадающиеся в прилове, в настоящее время в качестве сырья не используются и выбрасываются за борт. При установке необходимого оборудования они могли бы послужить дополнительным источником для выработки продукции (Золотарев, 2012а). К настоящему времени разработаны технологии их переработки в кормовую муку (Голяк, 2011а,б).

Морские ежи в уловах драг были представлены двумя видами – *S. droebachiensis* и *S. pallidus*. Как правило, оба вида встречались одновременно, однако в 1996-2000 гг. в уловах по численности преобладали *S. droebachiensis*, а в 2001-2013 гг. – *S. pallidus*. Основные экологические требования для обоих видов морских ежей и их размерный состав довольно сходны, поэтому анализ изменений характеристик прилова (встречаемость, индекс плотности и размерный состав) проведен без деления на виды.

Встречаемость морских ежей в прилове к исландскому гребешку в 1991-1999 гг. была близка к 100 %, однако с 2000 г. она стала постепенно снижаться и в 2010-2013 гг. они встречались лишь в 20-25 % уловов. Индекс плотности ежей изменился значительно больше. С 1991 по 2000 г. он уменьшился в 26 раз – с 57 до 2 экз./100 м² (рис. 112). В последующие 2001-2006 гг. он немного увеличился, но в 2008-2013 гг. снова резко уменьшился и составлял 1-2 экз./100 м².

Диаметр панциря ежей варьировал от 10 до 76 мм. Во все годы исследований преобладающими в уловах были мелкие особи диаметром от 10 до 40 мм. Размерный состав морских ежей в течение всего периода исследований был сходным, а средний диаметр панциря варьировал от 25 до 35 мм. Доля особей промыслового размера (более 50 мм) варьировала от 10 до 20 % от общей численности. Гонады ежей, как правило, были развиты слабо. Их доля в общей массе тела составляла 3-5 %, что по технологическим характеристикам оценивается как сырье низкого качества (Толкачева, 2005).

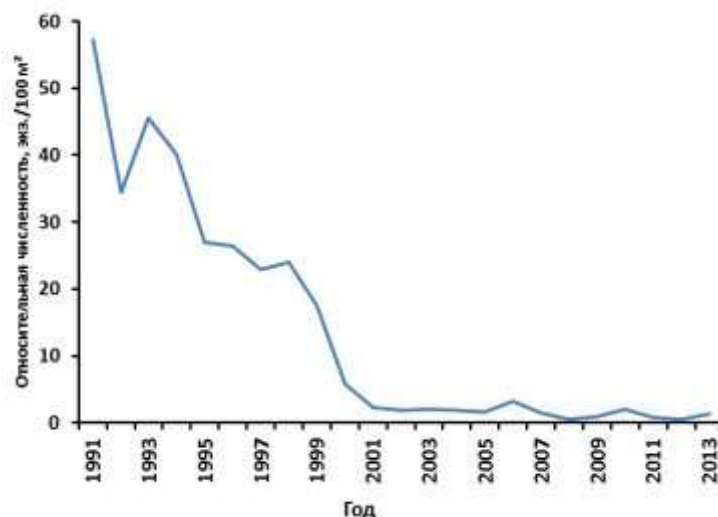


Рис. 112. Индекс плотности морских ежей из уловов драгами на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

Прилов морских ежей в первые годы промысла гребешка (1991-1999 гг.) достигал 150-200 т в год (Золотарев, Близниченко, 1998). В 2000-е годы он резко снизился и не превышал 1-2 т в год из-за падения вылова гребешка и уменьшения численности морских ежей в уловах.

Морские ежи стронгилоцентротусы в прибрежных водах Мурмана являются перспективными объектами промысла (Шацкий, 2012; Соколов, 2013) и могут быть объектом аквакультуры (Воробьева, Шацкий, 2013). Морских ежей, прилавливаемых при промысле гребешка, нельзя отнести к перспективным видам для хозяйственного использования, так как их гонады имеют низкое качество, а масса прилова незначительна. Вероятнее всего, икра морских ежей, обитающих на больших глубинах, не достигает необходимой кондиции из-за плохой кормовой базы вследствие отсутствия здесь макрофитов.

Полученные нами данные по основным характеристикам прилова морских ежей при промысле гребешка на Святоносском поселении показывают их значительное снижение в период интенсивного промысла гребешка и отсутствие восстановления до первоначальных значений спустя 10 лет после его окончания. Причинами этого может быть как негативное влияние промысла донными травами и драгами на состояние поселений морских ежей, так и естественные флюктуации численности этих видов, вследствие чего восстановительные процессы не наблюдались даже спустя значительное время после прекращения промысла гребешка.

Голотурии *S. frondosa* (кукумарии) встречались в приловах драг при промысле гребешка в количестве от 1 до 20 экз. за драгирование. Преобладающими были крупные особи массой 600-800 г. Встречаемость кукумарии в уловах в разные годы варьировала от 10 до 64 %, при этом наблюда-

лась хорошо выраженная тенденция увеличения их встречаемости с 1991 по 2013 г. Индекс плотности кукумарии также имел тенденцию к увеличению (рис. 113).

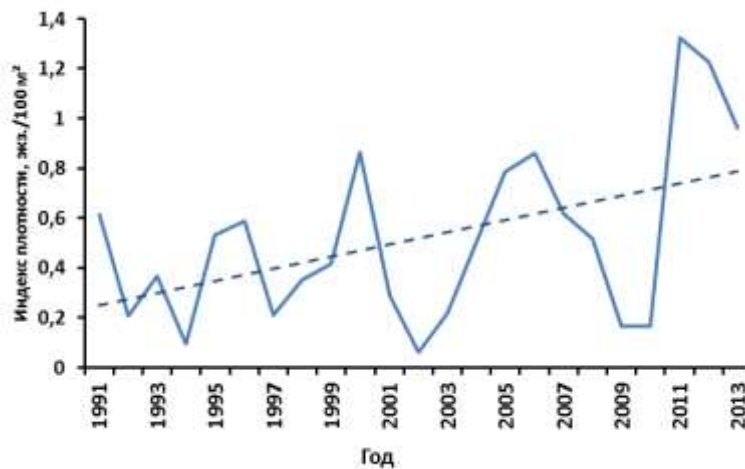


Рис. 113. Индекс плотности кукумарии из уловов драгами на Святоносском поселении в 1991-2013 гг.

Годовой прилов кукумарии при промысле гребешка в 1995-1997 гг. оценивался в 100 т (Золотарев, Близниченко, 1998). Примерно такие же объемы прилова были и в 1998-2001 гг., когда проводился наиболее интенсивный промысел гребешка. В последующие годы он снижался соответственно величине вылова моллюска. В 2011-2013 гг. прилов кукумарии составлял 5-10 т ежегодно.

Кукумария является видом, перспективным для промысла и переработки для пищевых и фармацевтических целей. Общий запас ее в Баренцевом море оценивается в объеме от 300 (Гудимова, Денисенко, 1995) до 110 (Соколов, 2013) тыс. т. Объем допустимого изъятия при специализированном промысле составляет 2,6 тыс. т (Соколов, 2013). В настоящее время кукумария не добывается в первую очередь из-за низкого спроса на рынке. Близкородственный вид *S. japonica* обитает в морях Дальнего Востока. Сырьевые ресурсы его достаточно большие, однако объем добычи незначителен (несколько тонн в год) также из-за отсутствия достаточного спроса

Губки *Geodia* sp. В последние годы еще одним массовым видом прилова на Святоносском поселении стали крупные губки *Geodia* sp. В 1991-2010 гг. они встречались единично и только в северной части поселения, но в 2011-2013 гг. распространились практически по всей его акватории. Губки относятся к уязвимым к воздействию промысла видам. Их широкое распространение, наблюдаемое в последние годы, свидетельствует об уменьшении воздействия промысла и оздоровлении экологической обстановки. С другой стороны, увеличение численности губок может привести к

смене типа биоценоза гребешка на значительно менее ценный в хозяйственном отношении биоценоз губок.

Таким образом, изучение состава прилова беспозвоночных при промысле гребешка на Святоносском поселении позволило выявить их достаточно богатое видовое разнообразие и значительные негативные изменения из-за воздействия промысла на донный биоценоз. Промысел гребешка благоприятно сказался лишь на численности морских звезд *A. rubens*, для которых отмечено значительное увеличение встречаемости и относительной численности.

Канинское скопление. В прилове при промысле гребешка на Канинском скоплении обнаружено 53 таксона донных беспозвоночных, в том числе губки, кишечнополостные, сипункулиды, полихеты, мшанки, ракообразные, моллюски, иглокожие и асцидии (Приложение 5).

Наибольшее видовое разнообразие было среди моллюсков, которых насчитывалось 27 видов. Вторым по разнообразию таксоном были иглокожие (12 видов), третьим – ракообразные (5 видов). Наиболее часто в уловах встречались 10 видов беспозвоночных, в том числе усонogie раки-балаюсы *Balanus balanus*, раки-отшельники *Pagurus pubescens*, крабы хиа-сы *Hyas araneus*. Среди брюхоногих моллюсков наибольшая встречаемость была характерна для «трубачей» *Buccinum undatum* и *Neptunea despecta* и двустворчатых моллюсков кардийд *Ciliatocardium ciliatum* и *Serripes groenlandicus*. К массовым в прилове видам иглокожих можно отнести морских звезд *Asterias rubens* и *Solaster endeca* и морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*. Встречаемость практически всех видов была довольно стабильной на протяжении всего периода наблюдений.

Количество массовых видов прилова на Канинском скоплении значительно меньше, чем на Святоносском поселении. В то же время видовой состав беспозвоночных в приловах на обоих поселениях был довольно сходен, в том числе среди массовых видов.

Значения индекса плотности массовых видов прилова на Канинском скоплении практически у всех видов были небольшими. Наибольшая величина индекса наблюдалась у морских ежей *S. Droebachiensis* – 1 экз./100м². Индекс плотности остальных видов варьировал от 0,1 до 0,8 экз./100м².

Вылов всех видов донных беспозвоночных на скоплении в течение всего периода промысла оценивается в 50 т, в том числе морских звезд – около 30 т, морских ежей – около 10 т, остальных видов – 10 т.

Скопление на Северо-Канинской банке. Состав прилова на Северо-Канинском скоплении изучали в течение короткого периода – с 1999 по 2001 г. Наибольшее количество наблюдений выполнено в 2001 г., когда здесь проводился промысел гребешка. В прилове было обнаружено 59 таксонов донных беспозвоночных, в том числе губки, кишечнополостные, по-

лихеты, плеченогие, ракообразные, моллюски, иглокожие и асцидии (Приложение 6).

Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось среди моллюсков, которых насчитывалось 30 видов. Второй по разнообразию группой были иглокожие (13 таксонов), третьей – ракообразные и асцидии (по 4 вида).

Наиболее высокие значения встречаемости в прилове (более 40 %) были характерны для восьми видов беспозвоночных, в том числе для раков-отшельников *Pagurus pubescens*, крабов хиасов *Hyas araneus*, брюхоногих моллюсков «трубачей» *Buccinum undatum* и *Neptunea despecta*, двустворчатых моллюсков кардиид *Ciliatocardium ciliatum* и *Serripes groenlandicus*, а также морских звезд *Leptasterias groenlandica*, морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* и голотурий *Cucumaria frondosa*. Довольно часто в уловах также встречались морские звезды *Solaster endeca* и *Urasterias lincki*.

Видовой состав прилова на Северо-Канинском скоплении несколько отличался от такового для скоплений, расположенных южнее (Святоносское и Канинское), появлением холодноводных видов морских звезд *Ceramaster granularis*, *L. groenlandica*, и *U. lincki*, что, вероятно, обусловлено более холодным гидрологическим режимом вод на Северо-Канинской банке. Встречаемость в прилове практически всех массовых видов на протяжении всего периода наблюдений была сходной.

Наиболее высокие значения индекса плотности наблюдались у морских ежей и кукумарии – 13,1 и 0,8 экз./100 м² соответственно. Средняя масса морских ежей составляла около 15 г, кукумарии – около 600 г. Так как плотность поселений гребешка на Северо-Канинском скоплении невелика, длительность драгирований достигала 25-30 минут, а площадь облова – 15-20 тыс. м². За одно драгирование прилов морских ежей составлял 30-40 кг, кукумарии – 70-100 кг.

В связи с большими приловами кукумарии добывающей компанией «Севрыбхолодфлот» в 2001 г. было принято решение о ее заготовке. Промысловое судно «Скаллопер» добыло и заморозило около 100 т продукции из кукумарии (кожно-мускульный мешок), которая была реализована другим компаниям. Для выработки продукции были использованы приловы кукумарии, получаемые при промысле гребешка, а также проведен специализированный промысел небольшими драгами шириной 1-2 м, неплохо зарекомендовавшими себя на сложных грунтах на банке. Однако сбыт продукции оказался затруднен из-за низкого спроса, в связи с чем добычу кукумарии в последующие годы не осуществляли.

Прилов всех видов беспозвоночных при промысле гребешка на Северо-Канинской банке в 2001 г. оценивается в 90-100 т, в том числе куку-

марины – около 40 т, морских ежей – 30 т, морских звезд – 10 т, моллюсков – 10-12 т, остальных видов – 8-10 т.

Таким образом, исследования состава прилова беспозвоночных на Северо-Канинском скоплении позволили установить, что значительную долю массы улова составляли потенциально промысловые виды, которые могут представлять интерес для добычи.

Скопление в Воронке Белого моря. Приловы донных беспозвоночных в Воронке Белого моря исследовали в 1996-2013 гг. В их составе обнаружено 65 таксонов донных беспозвоночных, в том числе губки, кишечнополостные, полихеты, плеченогие, ракообразные, моллюски, иглокожие и асцидии (Приложение 7). К категории часто встречающихся относились 28 таксонов. Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось среди моллюсков, которых насчитывалось 28 видов. Второй по разнообразию группой были иглокожие – 14 таксонов, третьей и четвертой – ракообразные (11 видов) и асцидии (4 вида).

Наиболее высокие значения встречаемости в прилове (более 40 %) были характерны для 10 видов беспозвоночных, в том числе для усоногих раков *Balanus crenatus*, раков-отшельников *P. pubescens*, крабов хиасов *H. araneus*, брюхоногих моллюсков «трубачей» *B. undatum* и *N. despecta*, двустворчатых моллюсков митилид – модиолуса *M. modiolus* и мидий *M. edulis*, морских ежей *S. droebachiensis*, офиуры *Ophiopholis aculeata* и асцидий *Ascidia obliqua* и *Bolthenia echinata*. Довольно часто в уловах также встречались камчатские крабы *P. camtschaticus*, морские звезды *A. rubens*, *C. papposus*, *Leptasterias mulleri* и *S. endeca*, а также морские ежи *S. pallidus*. Видовой состав прилова в Воронке Белого моря довольно сходен с таковым на Святоносском и Канинском поселениях, но отличался от них наличием среди наиболее часто встречающихся видов усоногих раков *B. crenatus*, мидий и асцидий.

B. crenatus массово обрастал раковины гребешка, что характерно только для скопления в Воронке Белого моря, на других скоплениях этот вид в обрастании гребешка практически не встречался. Балянусы поселялись на моллюсках всех размерных групп, образуя сплошную щетку толщиной 3-4 см на верхней стороне раковины. Обрастание гребешков на скоплении было наибольшим в сравнении со скоплениями Баренцева моря, и часто достигало 30-40 % от общей массы моллюска. Сильное обрастание гребешка затрудняло технологическую переработку улова, так как мягкое тело моллюсков недостаточно проваривалось, что увеличивало нецелевые потери сырья. Мелкие части раковины балянусов забивали нагревательные элементы, вследствие чего их значительно чаще приходилось очищать. Балянусы также селились на раковинах других моллюсков и камнях.

Раки-отшельники *P. pubescens* и крабы хиасы *H. araneus* встречались практически во всех уловах гребешка в Воронке Белого моря. Индекс плотности раков-отшельников варьировал от 2 до 25 экз./100 м² и имел тренд к снижению в течение периода исследований. Хиасы в уловах были немногочисленны. Индекс их плотности варьировал от 2 до 5 экз./100 м² без существенных изменений.

Камчатский краб на поселении гребешка в Воронке Белого моря стал отмечаться с 2007 г. До 2013 гг. его встречаемость в уловах варьировала от 20 до 40 %. Концентрации камчатского краба располагались в южной части скопления гребешка на глубинах от 50 до 70 м в основном на ракушечных грунтах, при этом молодь краба встречалась только на поселениях гребешка, а взрослые особи – как на поселениях гребешка, так и за его пределами.

Средние значения индекса плотности камчатского краба в уловах в разные годы варьировали от 0,5 до 3,5 экз./100 м². Общая площадь участков, на которых была отмечена молодь камчатского краба, достигала 90 км², среднегодовая численность годовиков (особей с размером карапакса 10-15 мм) оценена в 14,8 млн экз. (Золотарев, 2010г).

Во все годы исследований размерный состав прилова камчатского краба был довольно сходным. В нем встречались молодь краба обоих полов с шириной карапакса от 10 до 85 мм и зрелые самки с икрой с шириной карапакса 130-200 мм (рис. 114). Промысловые самцы в драговых уловах отсутствовали.

Молодь краба с шириной карапакса 60-65 мм впервые обнаружена только в 2007 г. В соответствии с данными о росте краба (Пинчуков, Беренбойм, 2003) особи такого размера имеют возраст 5-6 лет. Следовательно, первое оседание личинок камчатского краба в районе Воронки Белого моря произошло в 2001-2002 гг., т.е. одновременно с оседанием их на Святоносском поселении.

Вероятнее всего, для камчатского краба район Воронки Белого моря является местом спаривания, вынашивания икры самками и нагула молоди. Подросшие самцы мигрируют севернее – в Восточный Прибрежный район и на Канинскую банку. Самки в дальнейшем остаются в районе Воронки или также мигрируют на север.

Наиболее вероятно, что распространение основных скоплений камчатского краба в Белом море ограничено районом Воронки, однако имеются единичные находки этих животных южнее, в районе Горла. Так, в 2012 г. вблизи о-ва Даниловский (координаты станции: 66°43'4 с.ш., 41°16'4 в.д.) тралом Сигсби было поймано 2 экз. молоди камчатского краба на глубине 55 м. Температура придонного слоя во время наблюдений со-

ставляла $3,8^{\circ}$ С, соленость – 30,65. Ширина карапакса самца – 101 мм, самки – 91 мм.

В район Бассейна Белого моря камчатский краб, вероятнее всего, пока не проник. В уловах трала Сигсби у берегов Терского берега, выполненных в 2012 г. на глубинах от 30 до 50 м, он отсутствовал. Поиски камчатского краба сотрудниками ПИНРО в Кандалакшском заливе с применением крабовых ловушек, подводного видеонаблюдения и планктонных сетей, проведенные в мае 2014 г., также не дали результатов.

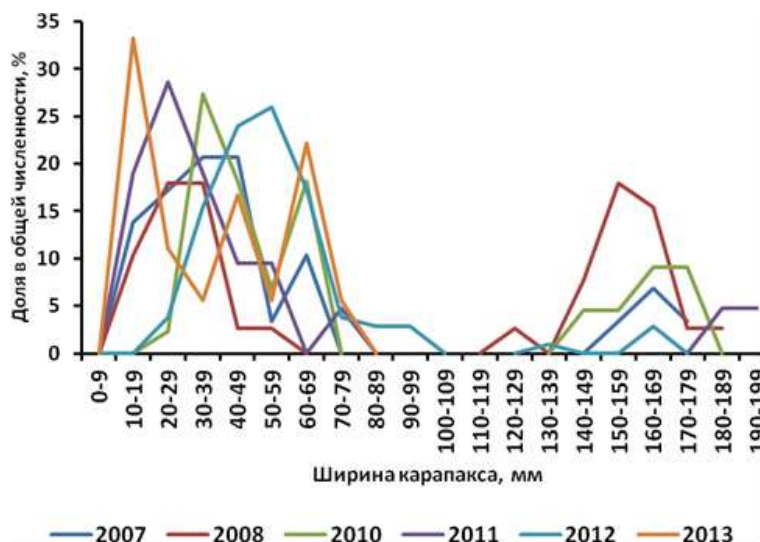


Рис. 114. Размерный состав камчатского краба из прилова в Воронке Белого моря в 2007-2013 гг.

Трубачи. Встречаемость брюхоногих моллюсков *B. undatum* в приловах была стабильно высокой – от 50 до 70 %, индекс плотности варьировал от 4 до 10 экз./100 м². Высота раковины моллюсков изменялась от 15 до 85 мм, преобладающими являлись особи с высотой раковины от 30 до 70 мм. Доля потенциально промысловых моллюсков (с высотой раковины более 60 мм) составляла 25-30 % от численности. Индекс плотности букцинума был довольно стабильным, что, вероятнее всего, обусловлено отсеиванием их на стадии первичной сортировки улова.

N. despecta встречались реже – в 30-50 % уловов. Индекс их плотности варьировал от 0,6 до 3,5 экз./100 м² с тенденцией к увеличению в 2007-2013 гг. Вероятно, большая часть нептуней также обычно отсеивается при первичной обработке улова. В уловах встречались особи с высотой раковины от 30 до 135 мм, преобладающими являлись моллюски размерами 80-90 мм. Доля наиболее крупных особей (с высотой раковины более 80 мм) достигала 60-80 %.

Индекс плотности трубачей в Воронке Белого моря больше, чем на Святоносском поселении. Численность этих моллюсков в улове драги

обычно составляет 200-300 экземпляров, масса – 10-15 кг. Годовой вылов трубачей при промысле гребешка в Воронке Белого моря в 2010-2013 гг. оценивается в 20-30 т. Такие величины вылова трубачей не представляют интереса для промысловиков. Кроме того, в Баренцевом море трубачи не являются традиционным объектом российского промысла. Напротив, в дальневосточных морях трубачи являются ценным объектом промысла, а их годовой вылов превышает 10 тыс. т.

Двустворчатые моллюски. Массовыми видами двустворчатых моллюсков, встречающимися в Воронке Белого моря в уловах драг, являются модиолус *M. modiolus* и мидия *M. edulis*. Встречаемость модиолуса варьировала от 50 до 85 %, индекс плотности – от 2,5 до 29,4 экз./100 м². Длина раковины моллюсков достигала 135 мм, масса – до 200 г. Преобладающими в уловах во все годы являлись особи длиной 80-100 мм. Индекс плотности в период наблюдений заметно снижался от 19-29 экз./100 м² в 1996-2007 гг. до 3-12 экз./100 м² в 2008-2013 гг. Такое снижение индекса плотности модиолуса может быть обусловлено негативным воздействием драгового промысла гребешка, так как все выловленные моллюски попадают на технологическую линию обработки гребешка и гибнут, подвергаясь термической обработке.

Встречаемость мидий в прилове при промысле гребешка составляет 50-80 %, индекс плотности – 5-10 экз./100 м². Оба показателя были достаточно стабильны в период наблюдений. Максимальная длина раковины моллюска достигала 91 мм, масса – 50 г. Преобладающими в уловах во все годы исследований являлись особи с раковиной длиной 40-50 мм. Доля мидий промыслового размера (более 50 мм) варьировала от 30 до 40 % от общей численности. Выловленные моллюски в основном не попадают на технологическую линию обработки гребешка, так как в основном отсеиваются при разделении улова на вибраторе и в живом виде возвращаются в среду обитания.

Суммарный вылов модиолуса и мидии в 2010-2013 гг. оценивается в 20-40 т в год. Столь небольшой объем вылова не представляет промышленного интереса, так как для выработки продукции из него требуется приобретение дополнительного технологического оборудования.

В Воронке Белого моря мидии обитают также и на ближайших от промыслового скопления гребешка участках, причем за пределами скопления гребешка плотность поселений мидии достигает 100 экз./м², биомасса превышает 200 г/м². Промысловый запас мидий в районе Воронки Белого моря, по данным ММБИ, оценивается в 40-60 тыс. т на площади около 200 км² (Гудимова, 2004). Однако более подробные исследования, проведенные ПИНРО в 2009-2013 гг., позволили установить, что площадь поселений мидии в районе Воронки Белого моря достигает 700 км², общий за-

пас составляет около 200 тыс. т, а промысловый – около 50 тыс. т (Золотарев, 2005). Скопления мидии в Воронке Белого моря могут представлять промысловый интерес для специализированного промысла. В то же время удаленность скоплений от населенных пунктов и портов, вероятнее всего, не позволит реализовать этот промысловый потенциал. Кроме того, фактором, затрудняющим обработку улова, является массовое обрастание раковин мидии балянусом.

Морские звезды. В Воронке Белого моря наиболее массовыми были четыре вида морских звезд – астриас *A. rubens*, кроссастер *C. rapposus*, лептастриас *L. mulleri* и солястер *S. endeca*.

Астриас в 1996-2007 гг. встречались в единичном количестве и лишь в 5-10 % уловов драгами, однако в 2009 г. их встречаемость увеличилась до 20 %, а в 2011-2013 гг. достигла 30-40 %. Индекс плотности также увеличился примерно в пять раз – с 0,3-0,5 до 1-3 экз./100 м². Достоверность таких изменений довольно высока и для встречаемости вида составляет около 0,68, для индекса плотности – 0,55. В 2010-2013 гг. в уловах преобладали особи с радиусом луча 50-60 мм и массой 10-20 г. Доля звезд крупнее 130 мм за этот период увеличивалась и в 2013 г. составляла около 10 % от общей численности.

Увеличение встречаемости и индекса плотности астриас, вероятнее всего, обусловлено воздействием промысла гребешка на донное сообщество, выразившимся в увеличении потока органического вещества на грунт. Аналогичное увеличение основных характеристик прилова астриас мы наблюдали на Святоносском поселении. В то же время диапазон изменений встречаемости и индекса плотности астриас в районе Воронки Белого моря пока значительно меньше, а максимальные значения индекса плотности этого вида в десятки раз меньше, чем на Святоносском поселении. Причиной этого может быть значительно меньший масштаб промысла гребешка в районе Воронки. При продолжении промысла гребешка здесь можно ожидать дальнейшее увеличение численности морских звезд этого вида, что может привести к некоторому ускорению деградации поселения гребешка из-за выедания моллюска.

Встречаемость кроссастера в драговых уловах в течение всего периода исследований составляла от 35 до 65 % и не имела тенденции к изменению. Средний индекс плотности этого вида в разные годы исследований варьировал от 1 до 2,5 экз./100 м². Достоверные изменения индекса плотности также не выявлены. В уловах встречались особи с радиусом луча до 135 мм и массой около 500 г. Преобладающими являлись звезды размером 70-80 мм и массой около 90-100 г.

Встречаемость лептастриас в уловах варьировала от 5 до 50 %, индекс плотности – от 0,5 до 1,8 экз./100 м². Достоверные межгодовые изме-

нения отсутствовали. В уловах встречались особи с радиусом луча до 86 мм и массой около 60 г. Преобладающими во все годы исследований являлись звезды размером 30-40 мм и массой 5-10 г.

Солястер встречались в 20-30 % уловов драг. Индекс плотности солястера варьировал от 0,4 до 2,5 экз./100 м². Отмечена тенденция увеличения индекса в 2010-2013 гг. В уловах встречались особи с радиусом луча до 185 мм и массой около 1100 г. Преобладающими во все годы исследований являлись крупные звезды размером 120-130 мм и массой 300-400 г.

Таким образом, исследования изменений прилова массовых видов морских звезд в районе Воронки Белого моря выявили относительно небольшую изменчивость их основных характеристик. Наибольшие изменения отмечены для астриаса *A. rubens*, встречаемость и индекс плотности которых заметно увеличились, что, вероятнее всего, обусловлено последствиями воздействия промысла гребешка на донное сообщество. Общая масса прилова морских звезд при промысле гребешка в 2010-2013 гг. варьировала от 42 до 98 т за год, в среднем около 73 т. Большую часть массы прилова морских звезд составляли крупные крассастер и солястер, однако доля астриас в 2009-2013 гг. значительно возросла.

Морские ежи. Встречаемость морских ежей *S. droebachiensis* и *S. pallidus* в драговых уловах гребешка варьировала от 26 до 88 %. Выраженные тенденции в изменении их встречаемости отсутствовали. Средние значения индекса плотности морских ежей в 1996-2007 гг. изменялись от 10,6 до 15,7 экз./100 м², но в 2010-2013 гг. снизились в 2-2,5 раза – до 3,3-6,5 экз./100 м². Причиной снижения, возможно, являлось воздействие промысла гребешка.

В уловах встречались морские ежи с диаметром панциря от 5 до 82 мм и массой более 100 г. Во все годы исследований преобладали особи диаметром 50-60 мм и массой 50-60 г. Масса прилова двух видов морских ежей в Воронке Белого моря в 2010-2013 гг. оценивается в 40-50 т в год с тенденцией к небольшому снижению к 2013 г.

Кукумария. Встречаемость кукумарий в уловах драгами в 1996-2013 гг. варьировала от 7 до 31 %. Индекс плотности этого вида голотурий в 1996-2010 гг. составлял 0,1-0,3 экз./100 м², 2011-2013 гг. – 0,3-1,1 экз./100 м². Средняя масса особей достигала 500-600 г. Прилов кукумарии в ходе промысла гребешка в 2010-2013 гг. оценивается в 5-10 т в год.

Асцидии. Наиболее массовыми видами асцидий в прилове являлись *Bolthenia echinata*, *Hyalocynthia pyriformis* и *Styela rustica*. Обычно в уловах присутствовали все три вида. Встречаемость асцидий варьировала от 30 до 100 %. Индекс плотности изменялся в диапазоне от 4 до 14 экз./100 м². Наиболее высокие значения индекса наблюдались в 2010-2011 гг. Обычно

в уловах встречались асцидии диаметром 2-3 см и массой 5-6 г. Их годовой прилов оценивается в 10-25 т.

Асцидии не имеют практического значения как объект промысла. При сортировке улова часть асцидий попадает на технологическую линию обработки улова, подвергается термической обработке и погибает. Из-за сходства размеров с конечной продукцией из гребешка (филе мускула-замыкателя) асцидии попадают на линию очистки продукции, чем значительно затрудняют обработку улова.

Общая масса прилова донных беспозвоночных при промысле гребешка в Воронке Белого моря в 2010-2013 гг. оценивается в 150-220 т в год. В его составе имеются несколько видов, перспективных для промыслового использования. При установке дополнительного оборудования для их обработки можно достичь более комплексной обработки улова, получая больший ассортимент продукции.

Таким образом, изучение состава прилова донных беспозвоночных на промысле гребешка в Воронке Белого моря указало на его определенную изменчивость, обусловленную влиянием промысла, а также, очевидно, естественными флюктуациями донного сообщества. Из-за воздействия промысла наблюдалось увеличение встречаемости и численности морских звезд *A. rubens*, в то время как численность большинства остальных видов беспозвоночных в прилове из-за воздействия драгового промысла снижалась.

Исследования состава прилова при промысле гребешка в Баренцевом и Белом морях позволили выявить общие закономерности изменений донного биоценоза из-за воздействия промысла. Установлена значительная изменчивость встречаемости и численности отдельных видов в уловах, а также их размерного состава и направление сукцессии донного сообщества из-за воздействия промысла, выразившаяся в увеличении встречаемости и плотности морских звезд *A. rubens* и снижении этих же характеристик у морских ежей. В период исследований наблюдалось появление камчатского краба на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря, в том числе его ранней молодежи, что свидетельствует о расширении площади, пригодной для размножения краба. Вероятнее всего, расширение акватории размножения краба позволило значительно увеличить его численность в Баренцевом море и сформировать современное промысловое стадо.

Общая масса прилова беспозвоночных во время интенсивного промысла гребешка в 1996-2003 гг. составляла сотни тонн ежегодно. Значительная часть такого прилова попадает на автоматическую линию обработки улова, подвергается термической обработке и погибает. Остатки выбрасываются за борт, загрязняя окружающую среду. При установке соответствующего технологического оборудования для обработки прилова

многие виды донных беспозвоночных могли бы использоваться для выпуска дополнительной пищевой и технической продукции.

8. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА СОСТОЯНИЕ ПРОМЫСЛОВЫХ ЗАПАСОВ ГРЕБЕШКА

Любые популяции промысловых гидробионтов подвергаются воздействию различных факторов, в том числе природных и антропогенных. Неблагоприятные природные факторы весьма разнообразны и включают в себя изменение условий среды, хищничество, болезни и т.д., приводящие к повышению естественной смертности вида. Антропогенные факторы обусловлены хозяйственной деятельностью человека. Для промысловых видов важнейшее влияние на состояние популяции оказывает их изъятие при промысле.

Рассмотрим воздействие отдельных факторов на промысловые запасы гребешка Баренцева и Белого морей.

8.1. Антропогенное воздействие на состояние запаса гребешка в Баренцевом и Белом морях

Антропогенное воздействие на морские экосистемы многообразно. Его основными факторами являются загрязнение воды различными токсическими веществами, вылов объектов морской фауны, загрязнение дна отходами переработки выловленных объектов. Кроме того, при промысле рыбы и беспозвоночных гибнет значительное количество животных, не попадающих в улов, т.е. наблюдается непредусмотренная промысловая смертность гидробионтов (Левин, 1994). Ее величина зависит от интенсивности промысла и способов лова. Из-за воздействия промысла может изменяться структура донного сообщества, вследствие чего увеличивается доля хищных видов, оказывающих дополнительное воздействие на его состояние.

В Баренцевом и Белом морях основными антропогенными факторами, влияющими на состояние промысловых запасов гребешка, следует считать прямое промысловое изъятие и воздействие орудий промысла (донных драг) на донное сообщество. По нашим наблюдениям, при добыче гребешка около 10 % особей моллюсков в улове бывают раздавлены и не могут использоваться для выработки продукции, соответственно заявленный вылов, рассчитываемый по массе готовой продукции, занижен.

В процессе промысла гребешка с помощью драг моллюски травмируются в основном ножевой и сетной частями драги (Caddy, 1968; Gruffid,

1972; Mason, Chapman, Kinnear, 1979; Aschan, 1988; The Australian scallop..., 1991; Murawsky, Serchuk, 1989; Naidu, 1988). Подводные видеонаблюдения показывают также значительное взмучивание донных осадков во время драгирований, оказывающее негативное воздействие на жизнедеятельность донных животных (рис. 115).



Рис. 115. Подводная фотография процесса драгирования при промысле гребешка, сделанная с помощью «OceanRover» в 1998 г.

По данным водолазных исследований, минимальная доля животных, травмируемых в процессе драгирований, оценивается в 5 % от численности особей, не попавших в драгу (Murawsky, Serchuk, 1989), а максимальная достигает 40 % (Gruffid, 1972; Mason, Chapman, Kinnear, 1979). Травмированные животные быстро поедаются рыбой и плотоядными беспозвоночными.

В Баренцевом море на акватории, где располагаются скопления гребешка, также проводится добыча донных рыб тралами. Известно, что при донном траловом промысле рыб животные эпибентоса раздавливаются траловыми досками и нижней подборой трала (Kaiser, Spenser, 1994). Воздействие драгирований и донных тралений на поселения исландского гребешка в Баренцевом море изучено недостаточно, однако известно о существенном воздействии тралового промысла на бентос (С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко, Клочков, 1990; С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко, 1990). Очевидно, что интенсивный промысел рыбы, осуществляемый на акватории скопления гребешка, также оказывает негативное влияние на состояние его промыслового запаса.

Ущерб от воздействия орудий лова на запас гребешка зависит от биомассы гребешка, площади дна, на которой производилось воздействие донными орудиями лова, степени воздействия, типа орудий лова. Для количественной оценки антропогенного воздействия на состояние скоплений гребешка Баренцева и Белого морей автором были использованы оперативные материалы по вылову промысловых объектов и продолжительности драгирований и тралений на акватории промысловых скоплений за 1996-2013 гг. Площадь дна, подвергшаяся воздействию драгирований и тралений, вычислялась как произведение длительности промысловых операций в районе на среднюю площадь облова за один час. Средняя площадь облова за час драгирования рассчитана автором по многолетним наблюдениям за скоростью драгирований и ширине применяемых промысловых драг в районе промысла и составила 34 260 м². Средняя площадь облова донным тралом за час траления при промысле рыбы в Баренцевом море, составляющая 124 450 м², заимствована из работы А.В. Яковлева (1991).

Точная оценка доли травмированного гребешка из-за воздействия драгирований в Баренцевом и Белом морях до настоящего времени не определена. Для расчета массы гребешка, травмируемого при драгированиях, автор использовал минимальную величину в 5 % от биомассы особей, не попавших в улов (Murawsky, Serchuk, 1989).

Общий ущерб от воздействия драгового промысла гребешка на его запас складывается из объема улова и массы раздавленного гребешка, не попавшего в улов. С учетом наличия в улове раздавленного гребешка, не попадающего в переработку, можно сказать о том, что реальный вылов гребешка сырца больше официального на 10 %.

Сведения о травмировании гребешка при донных тралениях в литературе отсутствуют. Суммарная величина бентоса, изъятая и погибшая от воздействия промысла донными тралами, принималась за 15 % (С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко, Ключков, 1990; С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко, 1990).

Травмированные животные привлекают к местам тралений хищных животных – рыб и беспозвоночными (крабов, морских звезд) – и довольно быстро поедаются ими (Kaiser, Spenser, 1994, 1995; Benthic communities associated..., 1998). Это также подтверждают итоги исследования питания трески и пикши, проведенного ПИПРО в сентябре-октябре 1995 г. в районе м. Святой Нос, показавшие, что в желудках рыб встречались мягкие ткани гребешка. Частота их встречаемости в сентябре 1995 г. составляла 75 %, октябре – 86 % от числа питающихся рыб. Доля мягких тканей гребешка в пищевом комке достигала 80 % при общем индексе наполнения желудка 220-350. Общая биомасса трески и пикши на акватории скопления в сентябре 1995 г. оценивалась в 17,3 тыс. т, в октябре – 18,6 тыс. т. Суточное

потребление мягких тканей гребешка в сентябре достигало 0,93 % от массы рыбы, в октябре – 0,59 %. При такой интенсивности питания за сентябрь-октябрь 1995 г. рыбой было съедено 6,4 тыс. т мягких тканей, что эквивалентно 12,8 тыс. т моллюсков в живом весе (материалы по питанию рыб и расчеты потребления гребешка рыбой были любезно предоставлены сотрудниками ПИНРО О.В. Герасимовой и А.В. Долговым). Учитывая технологические выбросы мягких частей и потребление травмированного гребешка хищными беспозвоночными, получим, что при донных тралениях травмируется около 6,5 % биомассы гребешка. Эту величину использовали для оценки ущерба от воздействия донных тралений на поселение гребешка.

Регулярные многолетние наблюдения за состоянием запаса гребешка выполнялись только на Святоносском поселении и в Воронке Белого моря, где проводился ежегодный промысел моллюска, на других скоплениях наблюдения были периодическими, а промысел, как правило, проводился однократно, поэтому оценка воздействия донными орудиями лова проведена только для Святоносского поселения и поселения Воронки Белого моря.

Основные параметры промысла гребешка и рыбы на Святоносском поселении представлены в табл. 44. Площадь скопления, подвергающаяся воздействию драгирований в 1990-2013 гг., изменялась от 6 до 391 км², а суммарная площадь драгирований за весь период промысла превышала площадь скопления более чем в 1,3 раза. При этом орудиями лова травмировалось от 0,4 до 16,4 тыс. т гребешка в год. Наибольшее воздействие драгирования оказывали в 1996-2001 гг., когда ущерб от них превышал 10 тыс. т в год. В 2009-2010 г. промысел не проводился, а в 2011-2013 гг. ущерб от драгирований резко снизился из-за уменьшения вылова, составляя не более 1 тыс. т в год.

Площадь дна, подвергшаяся воздействию тралений, значительно превышала таковую драгирований. Суммарная площадь воздействия за все годы исследований была выше 8 тыс. км², превышая площадь скопления гребешка в четыре раза. Ущерб от воздействия промысла рыб был сходен с таковым от воздействия промысла гребешка, а в отдельные годы превышал его. Максимальный ущерб запасу гребешка от донного тралового промысла наблюдался в 1995 и 1997 гг. – 35,4 и 58,7 тыс. т соответственно. В 2006 г. ущерб от воздействия тралового промысла значительно снизился и в 2006-2013 гг. не превышал 3 тыс. т в год.

Характерно, что промысел рыбы и промысел гребешка на акватории скопления были скоррелированы. Донный траловый промысел рыб начался спустя три года после начала промысла гребешка и при снижении вылова гребешка вылов рыбы также снижался. Коэффициент корреляции между

длительностью тралений и драгирований составляет 0,60. Возможно, что первоначально технологические выбросы после обработки гребешка привлекали рыбу в район промысла гребешка, что объясняет корреляцию промысловых усилий при промысле гребешка и рыбы.

Суммарный ущерб промысловому запасу гребешка от воздействия антропогенных факторов, включая вылов гребешка для переработки и непредусмотренную смертность от воздействия орудий промысла, на Святоносском поселении за 1990-2013 гг. составляет около 480 тыс. т.

Таблица 44

Фактический вылов гребешка, характеристика промысла рыбы на Святоносском поселении и оценка ущерба от их воздействия в 1990-2013 гг.

Год	Фактический вылов гребешка, тыс. т	Улов рыбы, тыс. т	Длительность, ч		Площадь, км ²		Ущерб, тыс. т	
			драгирований	тралений	драгирований	тралений	от драгирований	от тралений
1990	3,5	0,0	143	0	6	0	3,8	0,0
1991	5,2	0,0	339	14	10,8	1,7	5,6	0,1
1992	6,7	0,0	516	45	14,7	5,6	7,3	0,2
1993	4,3	1,8	405	1097	11,2	136,5	4,7	6,5
1994	7,1	3,9	586	2714	15,9	337,7	7,7	15,2
1995	8,5	2,8	787	5433	20,2	348	9,3	35,4
1996	11,5	3,6	7356	3042	252	453,5	12,5	14,2
1997	15,0	9,7	8292	10740	284,1	1531,7	16,4	58,7
1998	13,3	1,0	8182	1459	280,3	578,3	14,5	19,6
1999	12,2	0,2	7946	580	272,2	86,42	13,3	1,4
2000	12,7	0,4	10583	7762	362,6	1156,5	13,9	22,2
2001	13,0	0,0	11431	6404	391,6	954,2	14,1	10,1
2002	6,3	0,1	8779	3625	300,8	540,1	6,9	4,3
2003	4,1	0,0	5072	1459	173,8	217,4	4,5	2,1
2004	1,3	0,0	1554	2109	53,2	314,2	1,5	3,6
2005	3,4	0,0	2996	1419	102,6	211,4	3,8	2,8
2006	1,0	0,0	828	4,0	28,4	0,6	1,1	0,0
2007	3,1	0,1	3708	199	127,0	29,6	3,4	0,6
2008	1,2	0,2	550	364	18,8	54,2	1,3	0,8
2009	0,0	1,0	0	1839	0	274,0	0,0	1,8
2010	0,0	0,6	0	1520	0	226,5	0,0	2,2
2011	0,6	0,9	512	2208	17,5	329,0	0,6	2,3
2012	0,5	0,7	655	1662	22,4	247,6	0,5	2,6
2013	0,4	0,7	299	2422	10,2	360,9	0,4	2,9
Итого	134,8	27,7	81517	58120	2776	8396	147,1	201,9

Наибольший ущерб на скоплении наблюдался с 1994 по 2001 г., когда его величина превышала 30 тыс. т в год. В 1997 г. ущерб был максимальным и достигал 88 тыс. т из-за сочетания высокого объема вылова гребешка и интенсивного воздействия промысла рыбы (рис. 116). В 2003-2013 гг. антропогенное воздействие на Святоносское поселение значительно снизилось, а ущерб от него не превышал 10 тыс. т в год.

Суммарное негативное воздействие, обусловленное донными орудиями лова, на Святоносское поселение гребешка превосходило объем вылова гребешка в два – три раза, а в отдельные годы – в пять – шесть раз. Большая часть ущерба была обусловлена воздействием промысла гребешка, но в отдельные годы ущерб от донного тралового промысла рыб был преобладающим.



Рис. 116. Ежегодный суммарный ущерб от воздействия промысла на Святоносском поселении гребешка в 1990-2013 гг.

В Воронке Белого моря проводился только промысел гребешка. В связи с этим воздействие орудий лова было значительно меньшим, чем на Святоносском поселении. Максимальный ущерб от драгирований наблюдался в 1996 г. Суммарный ущерб скоплению, включая коммерческий вылов, за 1996-2013 гг. оценивается в 13,7 тыс. т (табл. 45).

Косвенное промысловое воздействие на запасы гребешка в Баренцевом и Белом морях весьма существенно и превосходит вылов гребешка в несколько раз. Особенно большое такое воздействие наблюдалось на Святоносском поселении, где негативное влияние промысла гребешка и рыбы суммировалось. Наибольшее влияние на состояние запаса гребешка оказывал непосредственно промысел этого объекта. Необходимо отметить, что воздействие промысла на состояние запасов гребешка на промысловых скоплениях заключается не только в прямом изъятии и травмировании моллюсков, но и в увеличении количества на дне массы мертвых органических веществ, что приводит к частичной перестройке структуры биоценоза гребешка.

Вылов гребешка на скоплении в Воронке Белого моря и оценка ущерба от антропогенного воздействия в 1996-2013 гг.

Год	Вылов гребешка, т	Длительность драгирований, ч	Площадь драгирований, км ²	Ущерб, т	
				от драгирований	от промысла гребешка
1996	1295,2	951	32,6	1413,0	2708,2
1997	0	0	0	0	0
1998	0	0	0	0	0
1999	743,6	339	11,6	811,2	1554,8
2000	2,8	3	0,1	3,0	5,8
2001	112,5	29	1,0	122,8	235,3
2002	0	0	0	0	0
2003	0	0	0	0	0
2004	0	0	0	0	0
2005	0	0	0	0	0
2006	0	0	0	0	0
2007	59,8	38	1,3	65,3	125,1
2008	376,2	148	5,1	410,4	786,6
2009	0	0	0	0	0
2010	2069,1	1815	62,2	2257,2	4326,3
2011	1065,9	914	31,3	1162,8	2228,7
2012	467,7	585	20,0	510,2	977,9
2013	690,2	722	24,7	753,0	1443,2
Итого	6883,1	5544,0	189,9	7508,8	14391,9

8.2. Убыль промыслового запаса гребешка от хищничества и болезней

Как показано в предыдущей главе, воздействие промысла гребешка на Святоносском поселении привело к значительному увеличению численности хищных морских звезд *Asterias rubens*. По нашим наблюдениям, крупные особи астриас, радиус луча которых превышает 130 мм, могут питаться живым гребешком всех размерных групп, в том числе крупными, промысловыми особями. Автор считает, что травмированные особи гребешка также поедаются преимущественно крупными морскими звездами.

Увеличение численности астриас происходило постепенно, а доля крупных особей в их общей численности достигла максимума в 1999 г., примерно через 6 лет после начала промысла. Первоначально в поселении значительно увеличилась численность молоди звезд, вероятно, за счет улучшения условий их питания, что обеспечило повышенный уровень ее выживания. Возможно, определенную роль сыграло то, что на Святоносском поселении в то время отсутствовали камчатские крабы, потребляющие крупных морских звезд.

При промысле гребешка в качестве отходов технологической переработки остается довольно большое количество мягких тканей моллюска, выбрасываемых за борт. Доля мягкого тела составляет около 45 % от об-

шей массы гребешка, а доля мускула, используемого для выпуска продукции, – около 25 % от массы мягкого тела. Соответственно при вылове 1 т гребешка в море сбрасывается около 550 кг ракуши и 330 кг мягкого тела. Масса выбросов прямо зависит от объема вылова. В 1997-2001 гг. количество отходов из мягкого тела достигало 4-4,5 тыс. т в год, в другие годы варьировало от 0,1 до 1,5 тыс. т.

По данным Т.Л. Беэр (1979), годовой рацион *A. rubens* превышает ее биомассу в 4,7 раза. С учетом этой величины и рассчитав общую биомассу крупных морских звезд на скоплении, можно оценить массу гребешка, выедаемую морскими звездами. Так как травмированные особи гребешка потребляются в первую очередь, условно будем считать, что живых гребешков морские звезды поедают только при недостаточном количестве травмированных моллюсков.

Расчеты показывают, что биомасса крупных астриас на Святоносском поселении варьировала от 0,04 до 13,6 тыс. т, а соответствующее ей потребление гребешка – от 0,2 до 64,2 тыс. т в год. Наибольшие значения массы потребленных моллюсков наблюдались в 1999 г., когда средняя численность астриас и доля крупных особей среди них была максимальной. В другие годы масса гребешка, потребляемая этим видом морских звезд, не превышала 10 тыс. т (рис. 117).

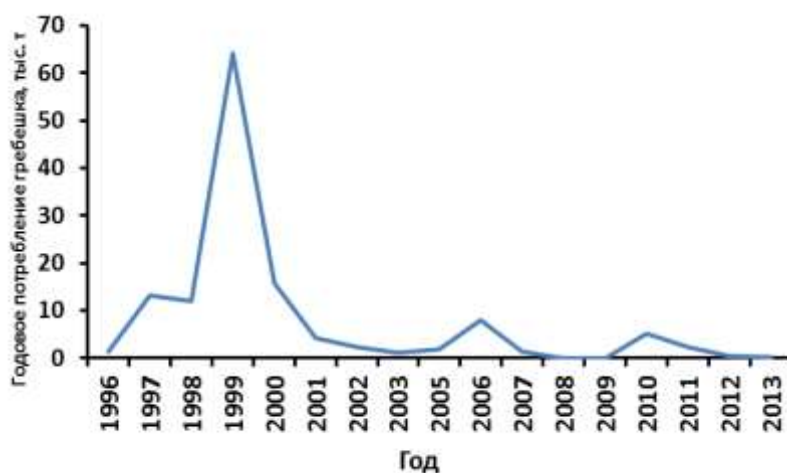


Рис. 117. Годовое потребление гребешка морскими звездами *A. rubens* на Святоносском поселении в 1996-2013 гг.

Как правило, морские звезды потребляли лишь 10-20 % от массы гребешка, травмированного при промысле и лишь в отдельные годы (1999, 2006 и 2010 гг.) наблюдалось превышение этой величины. Это характеризует морских звезд *A. rubens* в первую очередь как санитаров, потребляющих травмированных гребешков. Остальная масса травмированных моллюсков потреблялась другими беспозвоночными и рыбами. Вероятно,

часть травмированных гребешков не находила потребителей и просто разлагалась на дне.

Превышение потребления гребешка морскими звездами над массой травмированных моллюсков, наблюдаемое в отдельные годы, по-видимому, было обусловлено инерционным увеличением численности морских звезд. В эти годы звезды, вероятно, могли потреблять живых моллюсков. Однако резкое снижение численности звезд в последующие годы указывает на стрессовое состояние их популяции в условиях дефицита травмированного гребешка на дне.

Таким образом, можно достаточно обоснованно утверждать, что выедание гребешка морскими звездами *A. rubens* не оказывало существенного влияния на состояние запаса гребешка на Святоносском поселении. На других промысловых скоплениях численность морских звезд была небольшой, что свидетельствует о незначительном влиянии морских звезд на состояние промысловых запасов гребешка в Баренцевом и Белом морях.

Смертность гребешка от инфекционных болезней также является одним из компонентов его естественной смертности. Доля гребешков, имеющих клинические признаки инфекционной болезни, изменялась в течение периода исследований. На Святоносском поселении повышенный уровень заболеваемости гребешка инфекционными болезнями (более 5 % от численности) наблюдался в 1998-2013 гг., в Прибрежном поселении – в 2010-2013 гг., на остальных скоплениях он оставался на фоновом уровне в течение всего периода исследований.

Убыль промыслового запаса гребешка от болезней на Святоносском поселении рассчитывалась по следующей формуле:

$$УБ=3 \times ДБ / 2,$$

где УБ – убыль запаса от болезней, тыс. т/год;
3 – промысловый запас гребешка, тыс. т;
ДБ – доля моллюсков с признаками болезни, %;
2 – продолжительность жизни гребешков с клиническими признаками болезни, лет.

Расчеты показали, что в 1990-1996 гг. убыль запаса от болезней оценивалась в 10-15 тыс. т в год (рис. 118). С 1997 г. она начала постепенно увеличиваться и в 2001 г. достигла максимального значения – 45 тыс. т. В последующие годы смертность от инфекционных болезней стала постепенно снижаться и в 2007-2013 гг. составляла 10-12 тыс. т.

Повышенная смертность гребешка от инфекционной болезни суммировалась с воздействием промысла на состояние скопления – промысловым изъятием и непредусмотренной промысловой смертностью, что могло быть причиной резкого снижения промыслового запаса гребешка на Свя-

тоносском поселении. В наибольшей степени это проявилось на северо-восточном участке, где доля гребешков с клиническими признаками заболевания была максимальной. Промысел гребешка на северо-восточном участке с 2002 г. не проводился, однако вследствие высокого уровня заболевания моллюсков и незначительного уровня пополнения промысловый запас на нем практически исчез в 2010-2013 гг.

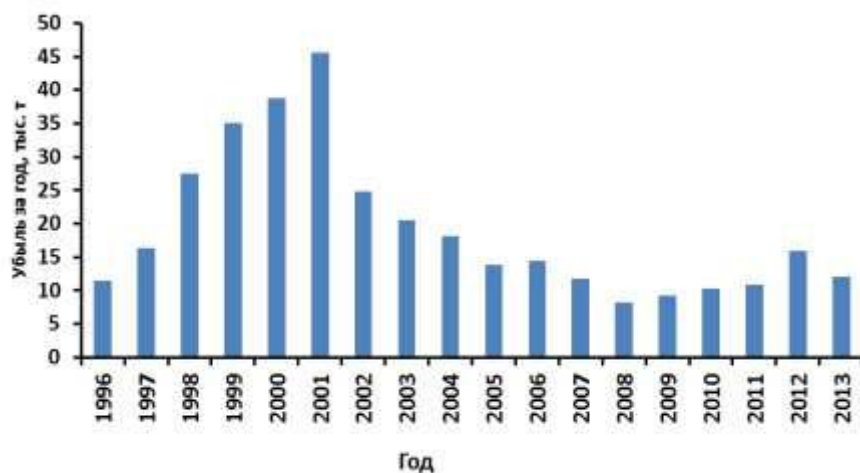


Рис. 118. Убыль гребешка от инфекционной болезни на Святоносском поселении в 1990-2013 гг.

Максимальные значения суммарного ущерба промысловому запасу на Святоносском поселении наблюдались в период наиболее интенсивного промысла гребешка и в 1995-2001 гг. достигали 105 тыс. т (рис. 119). Убыль запаса от болезней, как правило, превышала таковую от промысла и лишь в период 1994-2001 гг. воздействие промысла было преобладающим.

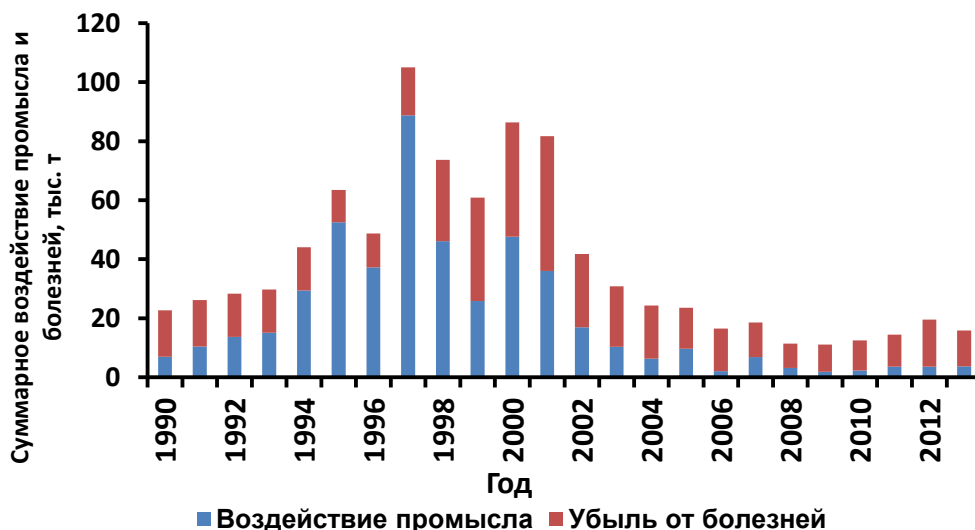


Рис. 119. Суммарная убыль гребешка от воздействия промысла и инфекционных болезней на Святоносском поселении в 1990-2012 гг.

Смертность гребешка от инфекционных болезней, несомненно, является одним из компонентов естественной смертности. Полученные нами данные показали, что уровень воздействия инфекционных болезней на промысловый запас значительно меньше, чем общий уровень естественной смертности (0,2 по данным С.Г. Денисенко (1989) и 0,17 по данным Валля (Vahl, 1981b)), т.е. болезни определяют лишь часть смертности гребешка. Однако при высоком уровне заболеваемости, наблюдаемом в отдельные годы на Святоносском и Прибрежном поселениях, гибель гребешков от инфекционных болезней превышала принятый уровень естественной смертности, что свидетельствует об абсолютном повышении уровня естественной смертности гребешка на этих поселениях.

Таким образом, можно предполагать, что при фоновом уровне заболеваемости гребешка естественная смертность моллюсков остается на обычном уровне, однако при повышении уровня инфекционных заболеваний общая смертность соответственно возрастает. Смертность гребешка от болезней и воздействие промысла складываются, возможно, действуя синэргически, что значительно увеличивает ущерб промысловому запасу.

9. ПРОДУКЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ СОСТОЯНИЯ ЗАПАСА ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА

В процессе жизнедеятельности гребешков происходит рост длины и массы особей, одновременно наблюдается убыль моллюсков вследствие естественной смертности, а на промысловых участках – из-за их вылова и воздействия промысла. Соответственно состояние промыслового запаса гребешка зависит от соотношения прироста и убыли численности и биомассы. При преобладании прироста над убылью мы будем наблюдать увеличение запаса, при преобладании убыли – деградацию запаса.

Прогнозирование состояния запаса и выдача рекомендаций по объемам возможного изъятия являются важнейшими задачами в исследовании промысловых ресурсов. Большинство современных моделей запасов базируются на закономерностях динамики отдельных поколений, учитывающих процесс пополнения, роста и смертности изучаемых объектов (Баранов, 1918). Прогноз состояния запаса промыслового объекта включает оценки его текущего состояния, уровня пополнения промыслового запаса и убыли запаса от естественной смертности и воздействия промысла (Левин, 1994).

Продукционная модель эксплуатации промысловых скоплений гребешка *Placopecten magellanicus* предложена Д.Ф. Кадди (Caddy, 1975) для банки Джоржес. Для других видов гребешков, в том числе и исландского,

продукционная модель не разработана из-за недостатка данных по биологии. Для прогнозирования состояния запаса исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях традиционно используется метод инерционного прогнозирования, когда прогнозируемая величина запаса через два года принимается равной таковой в текущем году (Изучение экосистем рыбохозяйственных..., 2004).

Как показано выше, материалы по биологии исландского гребешка Баренцева и Белого морей в последние годы значительно пополнились. Исследована многолетняя динамика распределения и запаса гребешка по результатам учетных съемок на основных промысловых скоплениях, изучены основные закономерности линейного роста моллюска и разработана методика расчета возрастной структуры по размерному составу, проведена оценка воздействия промысла на состояние скоплений и смертности от паразитарных болезней. Эти данные позволяют создать первую продукционную модель для отдельных поселений гребешка в Баренцевом море.

За основу для разработки продукционной модели прогноза состояния промыслового запаса гребешка в Баренцевом море взята модель динамики отдельных поколений Ф.И. Баранова (1918). Обобщенно прогноз состояния промыслового запаса гребешка через 2 года (P_{t+2} , экз.) можно написать в виде формулы:

$$P_{t+2} = \Sigma (P_t - Z_{t+2}) + S_{t+2},$$

где P_t – численность всех поколений моллюсков промыслового размера в текущем году;

Z_{t+2} – убыль численности всех поколений моллюсков промыслового размера в течение 2 лет из-за естественной и промысловой смертности;

S_{t+2} – численность пополнения.

Для расчета численности разных поколений гребешка в поселении нам необходимо знать общую численность моллюсков и долю в ней каждого поколения. Как указано ранее, общая численность моллюсков определяется по данным учетных съемок как произведение средней плотности поселений гребешка на площадь поселения. В соответствии с принятой методикой численность и биомасса запаса вначале рассчитываются для отдельных промысловых квадратов (Изучение экосистем рыбохозяйственных..., 2004). Запас на всем скоплении получают путем суммирования запасов в отдельных промысловых квадратах. В соответствии с действующими Правилами рыболовства на Северном бассейне (2010), к промысловым относили гребешков с высотой раковины более 80 мм.

При определении возрастной структуры и доли отдельных поколений моллюсков в общей численности используются данные по размерной

структуре гребешка в скоплении и установленные размерно-возрастные соотношения (ключи), описанные выше и в статье автора (Золотарев, 2016). Численность отдельных поколений рассчитывается как произведение общей численности гребешка на их долю в возрастной структуре.

Оценка величины пополнения промыслового запаса представляет определенные трудности. Как показано ранее в гл. 4, во время учетных съемок численность молоди в значительной степени недоучитывается. Промыслового размера моллюски достигают не одновременно. К рекрутам (промысловым особям, пополнившим промысловый запас в текущем году) относятся особи в возрасте от 9 до 12 лет, причем не все особи в таком возрасте достигают промыслового размера. На Святоносском поселении среди 9-летних особей к промысловым относятся лишь 12,3 % моллюсков, среди 10-летних – 55,8 %, 11-летних – 87,4 %. Высота раковины всех моллюсков старше 12 лет превышает установленный минимальный промысловый размер 80 мм. Соответственно эти величины были использованы при расчетах численности пополнения отдельных поколений.

Высота раковины моллюсков, достигающих промыслового размера через два года, в текущем году варьирует от 65 до 79 мм. Анализ многолетних материалов возрастной структуры поселений гребешка показал, что такие моллюски в силу небольших линейных размеров недостаточно учитываются применяемыми орудиями лова. Для корректировки расчетов величины пополнения промыслового запаса гребешка эмпирическим способом (сравнением численности особей в возрасте 7-10 лет в текущем году и через два года) по данным съемок рассчитаны средние значения повышающих коэффициентов для особей соответствующих возрастным групп. Для 7-летних особей он составляет 4,8, 8-летних – 2,7, 9-летних – 1,8, 10-летних – 1,3. Использование этих корректирующих коэффициентов позволяет более адекватно оценить численность пополнения промыслового запаса.

Средний уровень естественной смертности исландского гребешка в течение года в Баренцевом море для всех возрастных групп, по данным С.Г. Денисенко (1989), составляет 0,2. Сходное значение – 0,17 – получено О. Валем (Vahl, 1980) для норвежского фьорда Бальсфьорд. Для прогноза убыли гребешка от естественной смертности (Z_{t+2}) автор использовал коэффициент годовой естественной смертности, полученный С.Г. Денисенко (1989) – 0,2. За два года общий уровень смертности будет составлять 0,36. Этих данных достаточно для подготовки прогноза численности гребешка с двухлетней заблаговременностью.

Величину прогнозируемого запаса гребешка, рекомендуемую величину вылова и воздействие промысла на запас также принято выражать в единицах массы (тоннах). Соответственно для перевода численности про-

мыслового запаса в биомассу нами использованы данные о численности поколений и средней массе гребешка отдельных поколений (m_i). Формула прогноза биомассы промыслового запаса примет вид:

$$\Sigma M_{t+2} = \Sigma (M_{tz}) + M_s - Z_{an},$$

где M_{t+2} – прогноз запаса гребешка через 2 года, т;
 $\Sigma (M_{tz})$ – сумма остатков биомассы поколений моллюсков, входящих в промысловый запас в текущем году, с учетом их естественной смертности в течение 2 лет, т;
 M_s – пополнение запаса, т;
 Z_{an} – убыль промыслового запаса от воздействия промысла (вылов и непредусмотренная промысловая смертность) и болезней.

Для пересчета численности запаса гребешка в биомассу запаса использована установленная зависимость средней массы моллюска от возраста.

Ранее расчеты биомассы промыслового запаса гребешка, исходя из численности поколений и средней массы гребешка определенного возраста, не проводились. Сравнение полученных значений биомассы промыслового запаса по данным моделирования и материалов учетных съемок текущего года позволит нам оценить достоверность этих расчетов и возможность использования их для подготовки прогноза. В качестве полигона для проверки модели использовано Святоносское поселение гребешка, где проведено наибольшее количество наблюдений.

Расчеты показали, что значения биомассы промыслового запаса гребешка на Святоносском поселении, полученные по данным съемок (путем умножения средней биомассы гребешка на площадь поселения) и расчетам по модели (по данным численности отдельных поколений и средней массы моллюсков соответствующего возраста), весьма сходны и отличаются в основном на 5-10 % (табл. 46). Максимальные различия наблюдались в случаях малочисленности собранного материала. Учитывая, что доверительный интервал значений биомассы запаса, получаемый по данным съемки, очень широк и обычно составляет 30-50 % (что обусловлено «пятнистым» распределением гребешка в скоплениях и значительным диапазоном варьирования индивидуальной массы гребешка одного возраста), можно сказать, что эти различия являются недостоверными.

Исходя из полученных результатов проверки расчетов по модели можно сделать вывод, что значения биомассы запаса гребешка вполне удовлетворительно отражают состояние запаса, полученное по данным учетных съемок текущего года. Эти расчеты также могут быть использованы при прогнозировании биомассы промыслового запаса.

Таблица 46

Средние значения биомассы гребешка на Святоносском поселении по данным учетных съемок и расчетам по модели в 1998-2014 гг.

Год	Значение биомассы	Промысловый квадрат										
		912	913	949	950	951	952	987	988	989	1022	1023
1998	По съемке	148,4	102,3	102,2	108,2	166,1	112,5	38,8	257,2	107,5	141,8	126,4
	По модели	153,7	106,2	101,8	99,4	211,9	167,6	47,6	268,2	125,5	163,0	137,5
	Соотношение*	1,04	1,04	1,00	0,92	1,28	1,49	1,23	1,04	1,17	,15	1,09
1999	По съемке	97,5	72,2	103,5	114,6	66,8	16,9	110,0	89,3	128,6	38,5	-
	По модели	75,3	72,9	98,1	127,4	79,3	27,7	86,3	82,3	127,0	44,8	-
	Соотношение	0,77	1,01	0,95	1,11	1,19	1,64	0,78	0,92	0,99	1,16	-
2000	По съемке	35,5	38,7	33,8	32,5	79,7	17,4	35,4	182,7	4,6	81,6	85,3
	По модели	34,7	39,8	37,5	33,0	53,0	67,9	36,6	184,7	3,8	97,0	87,2
	Соотношение	0,98	1,03	1,11	1,02	0,67	3,91	1,03	1,01	0,83	1,19	1,02
2001	По съемке	43,7	53,9	61,1	37,2	67,9	347,9	24,5	138,5	78,1	30,6	80,5
	По модели	28,9	41,6	48,2	37,5	62,1	229,2	13,6	96,1	32,3	25,1	68,2
	Соотношение	0,66	0,77	0,79	1,01	0,92	0,66	0,56	0,69	0,41	0,82	0,85
2002	По съемке	20,5	26,7	34,9	21,0	23,4	-	17,3	-	-	38,0	65,3
	По модели	18,8	23,5	27,7	22,0	19,7	-	19,8	-	-	12,4	8,6
	Соотношение	0,92	0,88	0,79	1,05	0,84	-	1,15	-	-	0,33	0,13
2003	По съемке	12,0	16,7	17,1	12,3	16,5	44,6	7,5	56,1	26,3	37,2	48,0
	По модели	10,1	14,1	13,7	11,6	15,5	40,8	7,1	61,5	22,3	39,2	63,0
	Соотношение	0,85	0,84	0,80	0,94	0,94	0,91	0,95	1,10	0,85	1,05	1,31
2005	По съемке	-**	-	-	-	72,5	74,9	-	110,2	21,1	-	97,6
	По модели	-	-	-	-	64,2	68,7	-	97,9	18,5	-	93,8
	Соотношение	-	-	-	-	0,89	0,92	-	0,89	0,88	-	0,96
2006	По съемке	2,5	4,4	1,9	2,7	97,1	49,2	8,1	29,7	4,0	6,4	19,5
	По модели	3,5	5,9	2,2	1,5	86,2	58,7	10,3	34,2	6,7	18,6	28,3
	Соотношение	1,41	1,33	1,14	0,55	0,89	1,19	1,28	1,15	1,69	2,89	1,45
2007	По съемке	-	-	-	-	41,8	41,4	-	93,4	7,4	-	45,1
	По модели	-	-	-	-	42,1	40,4	-	76,9	4,9	-	34,4
	Соотношение	-	-	-	-	1,01	0,98	-	0,82	-	-	0,76
2008	По съемке	-	-	-	-	22,9	15,8	-	80,7	13,8	-	52,3
	По модели	-	-	-	-	27,7	10,7	-	54,0	15,3	-	47,1
	Соотношение	-	-	-	-	1,21	0,68	-	0,67	-	-	0,90

Год	Значение биомассы	Промысловый квадрат										
		912	913	949	950	951	952	987	988	989	1022	1023
2009	По съемке	21,0	0,3	3,8	-	6,7	1,2	0,8	27,1	0,1	0,7	17,4
	По модели	15,3	0,3	3,0	-	4,6	1,6	0,8	19,5	0,1	0,6	6,6
	Соотношение	0,73	0,80	0,79	-	0,68	1,37	1,03	0,72	1,00	0,80	0,38
2010	По съемке	3,6	10,1	10,0	1,4	49,7	46,8	6,4	66,6	1,6	11,1	14,3
	По модели	2,6	7,8	8,3	1,0	54,6	63,9	4,2	61,4	1,4	11,7	11,0
	Соотношение	0,71	0,77	0,84	0,76	1,10	1,37	0,67	0,92	0,92	1,06	0,76
2011	По съемке	5,2	1,7	6,1	2,1	33,8	47,0	3,1	46,1	9,7	7,6	37,6
	По модели	7,1	2,3	9,7	3,0	37,4	38,8	4,0	56,0	11,6	8,6	38,6
	Соотношение	1,37	1,40	1,59	1,38	1,10	0,83	1,28	1,21	1,20	1,14	1,03
2012	По съемке	2,4	1,6	3,9	0,6	64,2	59,1	1,5	85,9	12,9	26,4	36,7
	По модели	1,7	1,3	3,0	0,5	74,4	59,6	1,3	82,5	12,0	30,2	32,0
	Соотношение	0,72	0,78	0,76	0,91	1,16	1,01	0,82	0,96	0,93	1,14	0,87
2013	По съемке	0,6	1,0	1,7	0,8	31,2	37,3	3,1	45,1	20,0	37,9	39,6
	По модели	0,3	0,8	1,3	0,5	33,8	43,3	2,7	38,8	16,8	47,2	29,5
	Соотношение	0,45	0,72	0,80	0,70	1,08	1,16	0,88	0,86	0,84	1,25	0,75
2014	По съемке	1,8	5,5	1,2	0,8	42,4	23,7	4,0	23,2	5,2	22,0	16,3
	По модели	1,1	4,3	0,9	0,5	42,6	22,4	3,0	16,6	4,0	19,3	12,7
	Соотношение	0,63	0,77	0,74	0,63	1,00	0,95	0,76	0,71	0,77	0,88	0,78
2015	По съемке	2,3	1,7	3,5	0,7	43,9	58,5	1,6	22,6	9,9	37,1	13,3
	По модели	1,4	1,0	2,1	0,4	41,5	61,6	1,2	16,5	6,8	34,2	16,8
	Соотношение	0,61	0,62	0,61	0,57	0,95	1,05	0,77	0,73	0,69	0,92	1,26

*Частное от деления значений запаса, полученных по модели и данным съемки.

**Нет данных.

Сравнение значений прогноза численности и биомассы запаса гребешка, рассчитанных по продукционной модели с 2-летней заблаговременностью, и данных по запасу гребешка на скоплении по результатам съемки в соответствующем году также показало хорошее совпадение (рис. 120).

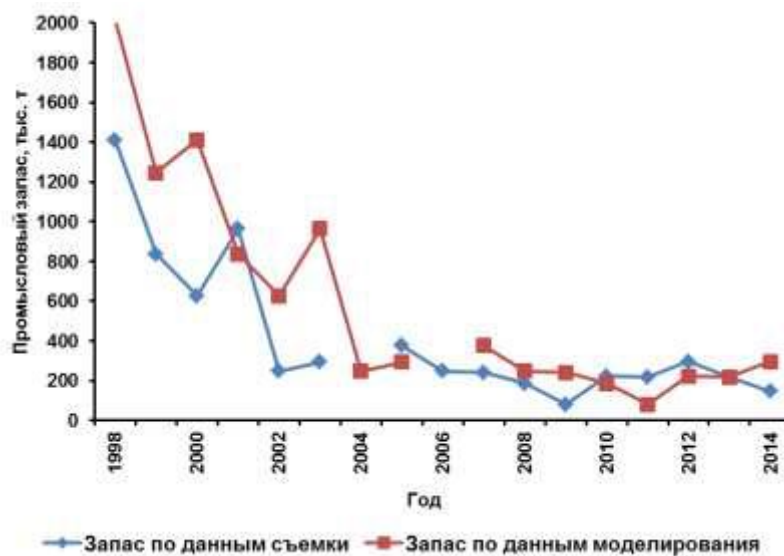


Рис. 120. Биомасса гребешка на Святоносском поселении в 1998-2014 гг. по данным учетных съемок и прогноза промыслового запаса по модели

Биомасса промыслового запаса гребешка, рассчитанная по данным прогноза по модели и по данным съемок, довольно резко снижалась во всех промысловых квадратах в 1996-2001 гг., а в 2010-2014 гг. стабилизировалась на низком уровне, при этом в отдельных квадратах в 1996-2001 гг. наблюдались резкие межгодовые колебания от самых высоких значений до низких. Такие колебания, вероятнее всего, не имели место в реальности, а были обусловлены недостатками методов исследования и «пятнистостью» в распределении гребешка.

Суммарная биомасса промыслового запаса гребешка на скоплении менялась довольно плавно. Оценки запаса по модели и по данным съемок были весьма сходными. Коэффициент корреляции между ними достигал 0,86. Лишь в отдельные годы, когда наблюдался резкий скачок в биомассе промыслового запаса по данным учетных съемок (2000 и 2003 гг.), разница между модельными расчетами и данными съемок была заметной. Таким образом, проверка предложенной автором продукционной модели прогноза состояния промыслового запаса гребешка по данным ретроспективного анализа показала хорошее совпадение получаемых результатов по модели и по данным натурных наблюдений.

Разработанная продукционная модель позволяет оценить теоретическую продуктивность одного поколения исландского гребешка в течение

его жизни, используя уровень естественной смертности 0,2 (Денисенко, 1989) и закономерности роста массы гребешка. Соответственно относительная численность с каждым годом снижается на уровень естественной смертности, а относительная биомасса запаса является произведением относительной численности и средней массы гребешка в соответствующем возрасте. Учитывая важность изучения в первую очередь пополнения, мы приняли за 100 % численность 7-летних особей, являющихся пререкрутами (рис. 121). Оказалось, что прирост относительной биомассы запаса наблюдается у моллюсков в возрасте до 9 лет. Биомасса относительного запаса гребешков старше 10 лет неуклонно снижается из-за естественной смертности и снижения темпа роста. Таким образом, сохранение на одном уровне или увеличение биомассы промыслового запаса на скоплении возможно лишь при его достаточном пополнении 7-9-летними особями.

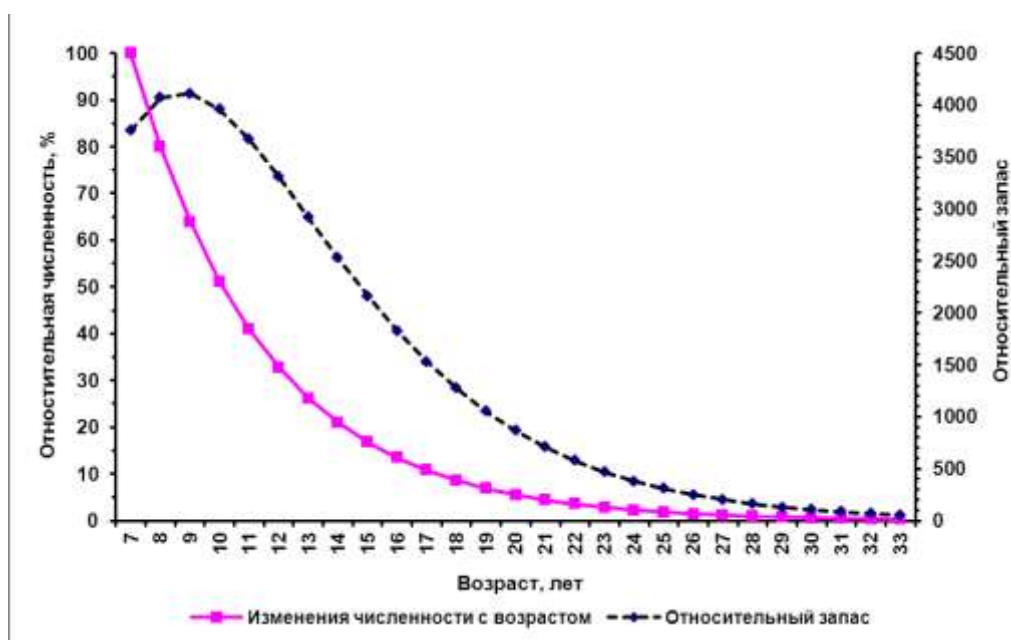


Рис. 121. Изменения относительной численности и биомассы запаса одного поколения гребешка в возрасте 7-33 лет

Модель также позволяет оценить биомассу пополнения (рекрутов) в общей биомассе промыслового запаса. Ретроспективный анализ имеющегося материала показывает, что в 1998 г. биомасса рекрутов на Святоносском поселении была наиболее высокой и составляла около 68 тыс. т по данным съемок и около 47 тыс. т по модели (рис. 122). В 1999 г. она резко уменьшилась и не превышала 20 тыс. т. В течение последующего десятилетия (2001-2011 гг.) запас пополнения был наименьшим, составляя менее 10 тыс. т. В 2012-2014 гг. наблюдалась слабо выраженная тенденция к возрастанию биомассы запаса рекрутов до 12-17 тыс. т, что обусловлено увеличением оседания молодежи в южной части скопления в эти годы.

Наибольший уровень пополнения – суммарно около 90 % от пополнения для всего скопления – отмечен в районах, где наблюдалась высокая доля молодежи в поселениях.

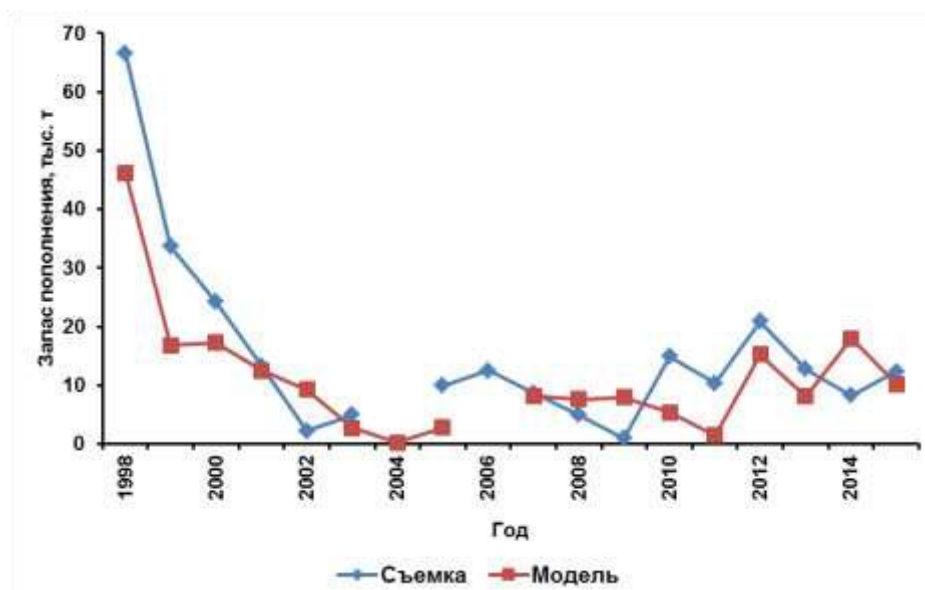


Рис. 122. Биомасса запаса рекрутов гребешка на Святоносском поселении в 1998-2014 гг. по данным съемок и моделирования

Как свидетельствуют результаты исследований, предложенная продукционная модель довольно хорошо отражает состояние запаса гребешка на Святоносском поселении. Проверка соответствия биомассы запаса, рассчитанной по модели и по данным съемок, показала их сходство. Сравнение прогнозируемой биомассы запаса гребешка, рассчитанной по модели с двухлетней заблаговременностью, и данных, полученных по результатам съемок на основе ретроспективных материалов, также показало их сходство. По мнению автора, это указывает на то, что используемые параметры – размерно-возрастной ключ, зависимость возраст-масса тела, естественная смертность – соответствуют природным показателям. Модель позволяет изучить возрастной состав поселений, запас отдельных поколений гребешка и подготовить прогноз с 2-летней заблаговременностью.

Причины резкого снижения доли молодежи на Святоносском поселении гребешка в 1999-2014 гг. не известны. Вероятно, что при сохранении пополнения промыслового запаса на уровне 1998 г. (50-60 тыс. т в год) в последующие 1999-2014 гг. деградация могла бы не наступить или ее темп был бы значительно меньшим. Доказательством этому можно считать то, что промысловые скопления гребешка на Святоносском поселении в 2010-2014 гг. сохранились только на участках с высоким содержанием молодежи в промысловых квадратах 951 и 952. Восстановление промыслового потен-

циала на всем скоплении возможно лишь при резком увеличении оседания молоди в течение ближайших нескольких лет.

Разработанная модель весьма чувствительна к качеству собранного материала. При недостаточном количестве выполненных станций можно получить данные, отличные от реальных значений. В связи с этим на Святоносском поселении рекомендуется выполнять регулярный мониторинг запаса на 120-130 станциях с помощью трала Сигсби. Для других скоплений необходима подгонка модели.

Таким образом, предложенная продукционная модель хорошо отражает состояние промыслового запаса гребешка и позволяет давать его прогноз. Разработка модели предоставила возможность связать данные о биологии гребешка, его распределении и размерном составе скоплений, получаемые во время проведения учетных съемок, и обосновать необходимость регулярного выполнения таких съемок на промысловых скоплениях. Методика прогноза запаса гребешка по продукционной модели более обоснована, чем инерционная методика прогноза запаса, однако заблаговременность прогноза не превышает двух лет вследствие недостаточного учета гребешков младших возрастных групп применяемыми орудиями лова. Подготовка долгосрочного прогноза (с заблаговременностью три года и более) по такой методике невозможна из-за неопределенности оценки пополнения.

10. МЕРЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ

Современные меры регулирования промысла гребешка в Баренцевом море включают в себя установление промыслового размера моллюсков, периода промысла и определение квоты вылова, т.е. объема общего допустимого улова (ОДУ) на конкретных промысловых скоплениях. В Белом море оценивается и устанавливается возможный допустимый улов (ВДУ) гребешка, который можно превышать по рекомендации ПИНРО при лучшем состоянии запаса, чем прогнозировалось. На скоплениях гребешка в Северной Атлантике также устанавливаются ежегодные квоты на вылов (ОДУ).

Минимальный промысловый размер гребешка регулируется Правилами рыболовства на Северном бассейне (Правила рыболовства..., 2009), в южной части Баренцева моря (южнее 69° с.ш.) и Воронке Белого моря он составляет 80 мм по высоте раковины. К северу от 69° с.ш. промысловый размер не устанавливается. В прежних вариантах Правил рыболовства,

действовавших в 1994-2008 гг., промысловыми считались моллюски крупнее 60 мм.

Промысел гребешка разрешен с 1 августа по 31 марта, когда технологические кондиции моллюска наилучшие. С середины марта до конца мая у гребешков проходят созревание половых продуктов и подготовка к нересту, вследствие чего доля мускула в общей массе моллюска резко снижается за счет оттока питательных веществ в созревающую гонаду. Доля особей, имеющих некондиционный серый мускул, составляет 30-50 % от общей численности. При осуществлении промысла гребешка в этот период реальный вылов может занижаться в 1,5-2,0 раза, так как технологический коэффициент пересчета продукции в массу улова одинаков в течение всего года.

Первые оценки допустимого изъятия гребешка Баренцева и Белого морей были предприняты до начала интенсивной промысловой эксплуатации скоплений. По данным С.Г. Денисенко (1988), рекомендуемая доля изъятия составляет 2,9-3,6 % от биомассы промыслового запаса. Однако уже в первые годы эксплуатации скоплений гребешка в Баренцевом море, вследствие большого ожидаемого воздействия драгового промысла на состояние скоплений, было рекомендовано ежегодно вылавливать лишь 2 % от величины биомассы промыслового запаса.

С.Г. Денисенко (1989), исходя из энергетического баланса поселения гребешка в районе архипелага Семь Островов и негативного влияния промысла, оценивал допустимую долю ежегодного изъятия в 2,0-2,5 % от промыслового запаса. После начала промысла рекомендуемая доля изъятия была снижена до 1,5 % биомассы промыслового запаса гребешка на скоплениях (Исследования исландского гребешка..., 1995), при этом на вновь обнаруженных участках квоту не устанавливали. С 2010 г. в связи с ухудшением состояния запасов гребешка в Баренцевом море было принято решение о снижении уровня эксплуатации скопления и ежегодном вылове не более 1 % от биомассы промыслового запаса.

Промысловая эксплуатация скоплений гребешка в 1994-2003 гг., как правило, состояла из следующих этапов: обнаружение наиболее продуктивных участков на скоплениях, интенсивный промысел до резкого снижения суточных уловов и рентабельности (1-2 т готовой продукции), поиск новых участков.

Проведенные автором исследования состояния промысловых запасов гребешка в Баренцевом и Белом морях в 1994-2013 гг. показали, что уязвимость промысловых скоплений обусловлена в первую очередь биологическими особенностями моллюска: низким темпом роста, большой продолжительностью жизни и недостаточным пополнением запаса в большинстве поселений в течение почти всего периода наблюдений (Золотарев,

2012a). Важными причинами ухудшения состояния запаса являлись прямое изъятие, дополнительная промысловая смертность гребешка, обусловленная воздействием донных орудий лова на акватории скоплений гребешка, а также повышенная смертность моллюсков от инфекционных болезней.

Анализ имеющихся данных с помощью аналитической модели показал, что оценка динамики запаса исландского гребешка на Святоносском поселении может быть выполнена с учетом существенных допущений (Баканев, Золотарев, 2014). Моделирование динамики запаса пока не позволяет дать оценку устойчивой продукции для управленческих целей по ряду причин, которые в настоящее время могут быть установлены на уровне предположений. Первое предположение – отсутствие пополнения, которое могло бы компенсировать убыль запаса, второе – наличие существенной общей смертности, которая значительно больше оцененной промысловой.

Значительная общая смертность может быть связана с суммированием прямой промысловой и косвенной промысловой смертности как посредством прямого воздействия драгового промысла на запас, так и опосредованно – ухудшением эпидемической обстановки на акватории поселения. Воздействие драгового промысла влечет за собой снижение численности взрослых особей и уменьшение пополнения, а также увеличение убыли запаса от заболеваний и хищников.

История промысловой эксплуатации скоплений исландского гребешка в целом в Северной Атлантике, в том числе и на Святоносском поселении, показывает, что управление запасами моллюска на основе определения ОДУ не эффективно. Стратегия управления запасами этого вида не должна строиться на традиционных принципах, разработанных для запасов рыб и активно мигрирующих беспозвоночных. По всей видимости, в расчет необходимо принимать такие стратегии управления, как разделение промыслового поселения на акватории с различной интенсивностью промысла, выделение акваторий, полностью закрытых для промысла, возможность искусственного пополнения запаса и др.

На поселениях гребешка в Баренцевом море площадь акватории участков, на которых наблюдается достаточно высокая доля молодежи, обеспечивающая удовлетворительное пополнение промыслового запаса, относительно небольшая. К таким участкам можно отнести Прибрежное поселение, небольшую часть Святоносского поселения и скопление в Воронке Белого моря.

Прибрежное поселение не рекомендуется для промысловой эксплуатации, так как оно имеет относительно небольшую численность и биомассу и весьма уязвимо для промысла. Промысловый запас на нем в последние годы показывает значительное варьирование из-за высокого уровня заболеваемости инфекционной болезнью. В то же время скопление пред-

ставляет несомненную ценность как источник пополнения личинками ближайших промысловых скоплений – Святоносского поселения и скопления в Воронке Белого моря.

ОДУ гребешка на Святоносском поселении в 2011-2015 гг. составлял лишь 1 тыс. т, причем вылавливалась лишь часть квоты. Предпосылок резкого улучшения состояния скопления в ближайшие годы нет, хотя площадь обитания молоди в последние годы постепенно увеличивалась. Вероятнее всего, промысловый запас гребешка на Святоносском поселении в ближайшие пять лет сохранится на прежнем уровне, соответственно ОДУ гребешка останется на уровне 1-2 тыс. т.

ВДУ гребешка в Воронке Белого моря в 2009-2015 гг. также составляет 1 тыс. т. Этот объем реализуется на 60-90 %. Лишь в 2015 г. он был реализован полностью. Максимальный промысловый запас гребешка на скоплении оценивался на уровне 130 тыс. т, что при уровне эксплуатации 1 % позволяет рекомендовать ежегодную добычу не более 1,3 тыс. т моллюска. Несмотря на достаточно большую долю молоди в поселениях гребешка, промысловый запас здесь снижается, что может быть обусловлено воздействием промысла. Вероятнее всего, ВДУ на скоплении в ближайшие годы останется на уровне 1 тыс. т или будет снижен.

Таким образом, суммарный ожидаемый объем вылова гребешка на скоплениях Баренцева и Белого морей в ближайшие годы оценивается не более чем в 2-3 тыс. т. Реальный вылов предположительно будет еще меньшим по организационным причинам – распределение квот на вылов между двумя добывающими организациями, одна из которых не проводит промысел. Кроме того, техническое состояние единственного оставшегося специализированного гребешколова «Ковда» достаточно плохое. Срок эксплуатации судна заканчивается в 2017 г. После вывода его из эксплуатации промысел гребешка в Баренцевоморском бассейне, вероятнее всего, прекратится. Возобновление широкомасштабного промысла гребешка в Баренцевом море возможно только после полного восстановления запаса на Святоносском поселении, а также при наличии специализированного флота для его добычи.

Возобновление промысла исландского гребешка в целом в Северной Атлантике в ближайшие годы также весьма сомнительно. Подробного анализа причин резкого снижения промысла здесь в доступной автору литературе нет. Наиболее вероятно, что они такие же, как и в Баренцевом море и обусловлены биологией исландского гребешка (низкий темп роста и проблемы с пополнением скоплений), а также чрезмерной промысловой эксплуатацией скоплений. Например, после интенсивной промысловой эксплуатации Северного скопления, расположенного в водах вблизи архипелага Шпицберген, состояние запаса гребешка здесь постепенно улучшает-

ся, но промысловые концентрации на нем пока отсутствуют (Sundet, Zolotarev, 2011).

В Мировом океане промысловый потенциал природных ресурсов гребешков различных видов значительно меньше возможных объемов выращивания их в аквакультуре. Так, общий вылов всех видов гребешков в мире не превышал 100 тыс. т в год, в то время как объем выращивания гребешков достигал почти 2 млн т (Scallops: biology, ecology..., 2006). В настоящее время выращивают шесть видов гребешков, имеющих достаточно высокий темп роста. Культивирование двустворчатых моллюсков достаточно рентабельно, так как получаемая из них продукция имеет высокую цену. Кроме того, отсутствует проблема кормления (моллюски питаются фитопланктоном из толщи воды). Темп роста гребешков при выращивании их в толще воды, как правило, более высокий, чем у дна.

Молодь исландского гребешка относительно несложно получить в искусственных условиях. Успешные опыты по получению спата гребешка и выращиванию молоди на коллекторах проведены в Норвегии (Wallace, 1982) и Исландии (Thorarinsdottir, 1991, 1994, 1995). С.Г. Денисенко (1989) проводил опыты по выращиванию гребешка в подвесной культуре. Оказалось, что при содержании моллюсков в садках выживание и темп роста выше, чем у особей, прикрепленных к поводцу через отверстие в ушке. Однако товарное выращивание исландского гребешка в аквакультуре на Мурмане было признано неперспективным из-за низкого темпа роста особей.

В качестве нового объекта культивирования у берегов Мурмана предлагалось использование приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* (Габаев, Павлов, 2005). Темп роста приморского гребешка намного выше, чем исландского. Гидрологические условия в Баренцевом море также могли бы быть подходящими для его культивирования, однако не ясно, будет ли темп роста приморского гребешка в более суровых гидрологических условиях Баренцева моря таким же высоким, как и в морях Дальнего Востока.

В то же время наиболее вероятно, что акклиматизация приморского гребешка в Баренцевом море невозможна, так как для размножения ему необходим прогрев воды до 12-14 °С в течение двух месяцев. Очевидно, что для развития аквакультуры приморского гребешка в Баренцевом море необходимо решить множество юридических и организационных задач, а молодь придется получать в искусственных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования биологии, распределения и промысла исландского гребешка, проведенные в экспедициях ПИНРО в Баренцевом и Белом морях, позволили собрать обширный материал о биологии моллюска, выявить основные черты его распределения и оценить промысловый запас.

Большинство биологических характеристик исландского гребешка Баренцева и Белого морей оказались весьма изменчивыми, что усложняет их исследование и прогнозирование состояния запаса. Вместе с тем широкий диапазон варьирования характеризует вид как приспособленный к значительной изменчивости природных условий, пригодных для его обитания и делает его весьма интересным для исследователя. Очевидно, что широкая экологическая пластичность вида позволяет исландскому гребешку обитать практически на всей акватории Северной Атлантики на глубинах от 5 до 700 м, включая арктические воды и Белое море с довольно низкой соленостью вод.

Изучение особенностей окраски раковины исландского гребешка показало их разнообразие. По сочетанию основных пигментов внутренней части раковины выделено семь фенотипов, закономерно распределяющихся на акватории Баренцева и Белого морей. Доля особей оранжевых фенотипов снижается с глубиной, а доля особей бело-лилового и белого фенотипов – увеличивается. Граница распределения фенотипов определяется глубиной фотического слоя воды. В некоторых районах Баренцева моря обнаружены особые фенотипы, не встречающиеся в других районах.

Исследования морфометрических параметров раковины гребешка позволили установить, что рост раковины в течение жизни моллюска неравномерен, вследствие чего форма раковины моллюска несколько изменяется – относительный размер ширины и толщины раковины увеличивается, а длины ушек уменьшается. Относительная длина внутреннего лигамента и высота раковины моллюска изменяются не прямо пропорционально, что не позволяет рассчитывать рост высоты раковины по годовым меткам на лигаменте. Вероятнее всего, изменения основных морфометрических параметров раковины гребешка в процессе онтогенеза обусловлены приспособлением моллюска к плаванию.

Изучение сезонных изменений массы и индексов массы гонады и мускула исландского гребешка показало, что их состояние зависит от сезона года и на различных поселениях Баренцева и Белого морей происходит довольно синхронно. В весенний период гонадо-соматический индекс значительно возрастает, а мускульный – снижается. Нерест обычно происходит

с конца мая до конца июля, но в разные годы начало нереста и его продолжительность несколько варьируют в зависимости от гидрологической ситуации. Сезонные изменения гонад у самок и самцов происходят сходно, однако увеличение гонадо-соматического индекса у самцов начинается в осенний период, у самок – в весенний.

Величины гонадо-соматического и мускульного индексов моллюсков изменяются в довольно широком диапазоне, что обусловлено как индивидуальными физиологическими особенностями моллюсков, так и наличием заболевших моллюсков в отдельных поселениях. Наличие моллюсков с низким значением ГСИ в течение всего года позволяет предположить, что в нересте участвуют не все зрелые особи.

Доля мускула в общей индивидуальной массе гребешка (мускульный индекс) довольно стабильна с августа по февраль. В марте она начинает резко снижаться, вследствие чего промысел моллюска не рекомендуется проводить в период с начала апреля до конца июля. Средняя величина мускульного индекса особей промысловых размеров на большинстве скоплений Баренцева и Белого морей сходна и несколько превышает принятые технологические нормы, что свидетельствует о достаточно корректном пересчете величины улова исходя из массы выработанной продукции. Результаты наших исследований позволяют подтвердить обоснованность установленных Правилами рыболовства сроков запретного периода на промысел гребешка. Запрет обусловлен как защитой поселений моллюска от воздействия промысла на время нереста, так и резким увеличением доли гребешков с пониженным содержанием мускула в общей массе тела.

Впервые установлено, что продолжительность жизни гребешка Баренцева и Белого морей достигает, как минимум, 33 лет, что значительно больше, чем представлялось до настоящего времени. В качестве наиболее правильного метода определения индивидуальных характеристик роста гребешка предлагается использовать комбинированный метод, сочетающий определение возраста моллюска по меткам на лигаменте и линейного роста по скульптуре раковины.

Темп линейного роста высоты раковины гребешка неравномерен. Наиболее высокие значения (от 9 до 15 мм в год) наблюдаются у моллюсков в возрасте 4-9 лет, а затем резко снижаются. Темп роста особей старше 20 лет не превышает 1 мм в год. Разница в возрасте у гребешков одного размера может достигать 10 лет, что связано с наличием в популяции быстрорастущих и медленнорастущих особей. Высота раковины гребешков одного возраста изменяется в широких пределах, и эта изменчивость подчиняется закону нормального распределения. Учитывая это свойство, автор разработал для наиболее важных в промысловом отношении скопле-

ний размерно-возрастные ключи, позволяющие оценить возрастную структуру скоплений по их размерному составу.

Большая продолжительность жизни исландского гребешка и значительный размер его раковины обеспечивают возможность формирования скоплений высокой плотности и их стабильность во времени. Такие скопления могут иметь промысловое значение, однако низкий темп линейного роста обуславливает их небольшую продуктивность и уязвимость от промысла.

В процессе изучения биологического состояния гребешка обнаружены моллюски с признаками заболевания, проявляющегося в истощении мягкого тела моллюска и остановке линейного роста раковины. Исследования гребешков с признаками заболевания с помощью гистологических методов выявили наличие патогенной микрофлоры в их мягких тканях. Доминирующую группу в микрофлоре таких моллюсков играли бактерии, простейшие организмы и грибы. Предполагается, что в возникновении и развитии болезни наиболее важную этиологическую роль имеют патогенные простейшие – *Rhynchodida* – подобные инфузории, инфузории *Uronema* sp. и микроорганизмы *Protozoa incertae sedis*. Однако наличие болезнетворных организмов у моллюсков без клинических признаков болезни не препятствует нормальной жизнедеятельности гребешков и не опасно для использования их в пищу для человека.

Гистологические и микробиологические исследования свидетельствуют о широком распространении болезни гребешка в Баренцевом и Белом морях, при этом большая часть моллюсков поражена инфекционным заболеванием в скрытой форме. Установлено, что фоновый уровень заболеваемости моллюсков для всех поселений гребешка составляет 5 % от их общей численности. Превышение этого показателя свидетельствует о повышении уровня естественной смертности гребешков и наличии эпизоотии по заболеванию. Высокий уровень заболеваемости гребешка, наблюдающийся на отдельных скоплениях, является одним из факторов, приводящих к снижению промыслового запаса и определяющих его состояние.

Результаты генетических исследований исландского гребешка Баренцева моря позволили выявить широкий диапазон изменчивости его генетических характеристик. Установлено, что для вида характерен высокий уровень разнообразия по генам, кодирующим белки, а это позволяет проводить анализ популяционной структуры без применения громоздких и дорогостоящих методик, связанных с полным анализом ДНК.

Изучение пространственного распределения поселений гребешка позволило выделить 14 скоплений в мелководной зоне Баренцева моря и прилегающей акватории и 1 поселение в глубоководной части моря. Наиболее крупные промысловые скопления располагаются в юго-

восточной части Баренцева моря и районе архипелага Шпицберген. В Белом море обнаружено четыре локальных поселения. Единственное промысловое скопление имеется в районе Воронки, граничащем с Баренцевым морем и по гидрологическим характеристикам весьма сходном с ним.

Исследование размерного состава поселений гребешка показало, что максимальная высота раковины моллюска в Баренцевом море достигает 151 мм, Белом – 132 мм. Размерная структура различных поселений гребешка отличается. По особенностям размерного состава все скопления можно разделить на три больших группы – прибрежные скопления Кольского полуострова, северо-восточные мелководные скопления и поселения мелкоразмерного гребешка.

На прибрежных скоплениях Кольского п-ова гребешки были наиболее крупными вследствие относительно высоких темпов роста. Во все годы исследований здесь преобладали особи с высотой раковины от 80 до 100 мм, а максимальные значения высоты раковины достигали 120 мм. Размерный состав гребешков в 1994-2013 гг. постепенно изменялся. В большей части скоплений наблюдалось резкое снижение доли молодежи, что явилось одной из причин деградации промыслового запаса на этих акваториях и утраты ими промыслового значения. Постоянно высокая доля молодежи отмечалась лишь на 1/10 части Святоносского поселения, Прибрежном скоплении и в Воронке Белого моря, что обеспечило сохранение промыслового потенциала. С помощью кластерного анализа размерного состава гребешка выявлены существенные пространственные различия размерной структуры на отдельных скоплениях. Вероятнее всего, появление пространственной неоднородности размерного состава обусловлено значительными различиями в условиях оседания личинок из планктона.

В северо-восточных мелководных скоплениях Баренцева моря встречался относительно мелкий гребешок с преобладанием особей с высотой раковины 50-80 мм. Максимальный размер моллюсков здесь не превышал 100 мм, а доля особей крупнее 80 мм составляла менее 10 %. Доля молодежи была повсеместно низкой, что свидетельствует об их депрессивном состоянии и отсутствии промыслового потенциала для российского рыболовного флота. В глубоководной части Баренцева моря и центральной части Белого моря встречались только мелкие гребешки с высотой раковины не более 60 мм, которые не представляют промыслового интереса.

Исследования возрастной структуры поселений выявили, что в большинстве поселений наблюдалось старение популяции, обусловленное дефицитом молодежи в возрасте менее 8 лет. Небольшая доля молодежи в поселениях, особенно младших возрастных групп, также свидетельствует о ее недоучете в ходе полевых исследований, поэтому при реальном увеличении доли молодежи в поселениях улучшение состояния запаса может быть

обнаружено не сразу, а только после достижения гребешками достаточно крупного размера.

Распределение биомассы гребешка на исследуемой акватории в 1987-2013 гг. было весьма неравномерным. На скоплениях в Баренцевом море, располагающихся вблизи м. Святой Нос (Прибрежное скопление, Святоносское поселение) и в Воронке Белого моря, биомасса гребешка была наиболее высокой, составляя от 100 до 1000 г/м². На других скоплениях в Баренцевом море биомасса гребешка была значительно меньшей и, как правило, не превышала 100 г/м². В районе архипелага Шпицберген биомасса гребешка не превышала 200 г/м². На всех скоплениях в период исследований наблюдалось значительное снижение биомассы гребешка вследствие воздействия промысла и недостаточного уровня пополнения их молодью. Промысловый запас гребешка на всех скоплениях в середине 1990-х годов превышал 1 млн т, однако вследствие деградации запаса он резко снизился и в 2001-2013 гг. не превышал 300 тыс. т.

Скопления с высокой биомассой гребешка, пригодные для рентабельного промысла российскими специализированными гребешколовными судами, имелись только в южной части Баренцева моря и Воронке Белого моря. На остальных скоплениях биомасса гребешка промыслового размера была относительно низкой в течение всего периода исследований. Такие скопления могли представлять интерес только для иностранных судов, имеющих технические возможности для проведения интенсивного тотального промысла.

Промысел гребешка проводился на большей части скоплений. Суммарный вылов российскими промысловыми судами в Баренцевом и Белом морях за весь период промысла (1994-2013 гг.) превышал 130 тыс. т, подавляющая часть – более 122 тыс. т – выловлена в Баренцевом море на Святоносском поселении. Максимальный годовой вылов (более 13 тыс. т) наблюдался в 1997-2000 гг., затем резко снизился. В последние пять лет суммарный вылов в Баренцевом и Белом морях не превышал 2 тыс. т в год вследствие резкого ухудшения состояния промыслового запаса и снижения промысловых усилий. В первом десятилетии XXI в. промысловый потенциал сохранился лишь на двух скоплениях – Святоносском поселении и в Воронке Белого моря, где наблюдалась высокая доля молоди, обеспечивающая достаточное пополнение промыслового запаса.

При промысле гребешка прилавливалось большое количество донных беспозвоночных. Их видовой состав был весьма разнообразным и включал в себя более 150 таксонов. Наиболее массовыми являлись морские звезды, усногие раки, раки-отшельники, брюхоногие и двустворчатые моллюски. Некоторые виды могли бы использоваться при комплекс-

ной переработке улова, однако из-за отсутствия необходимого технологического оборудования они выбрасывались за борт.

Драговый промысел гребешка и траловый промысел рыб оказывают весьма существенное воздействие на донное сообщество Баренцева и Белого морей, а ущерб от него превосходит вылов гребешка в несколько раз. Воздействие промысла приводило к увеличению массы доступных органических веществ на дне и перестройке структуры биоценоза гребешка.

Впервые разработана продукционная модель для прогнозирования промыслового запаса гребешка, позволяющая давать достаточно обоснованные рекомендации. Анализ модели показал, что основные параметры разработанной продукционной модели прогнозирования состояния промыслового запаса гребешка на Святоносском поселении – размерно-возрастной ключ, зависимость возраст-масса тела, естественная смертность, близки к природным показателям. Модель позволяет изучить возрастной состав поселений, запас отдельных поколений гребешка и их межгодовую динамику, а также подготовить прогноз состояния промыслового запаса с двухлетней заблаговременностью.

Прирост биомассы запаса гребешка наблюдается у моллюсков в возрасте до 9 лет. Запас гребешков старше 10 лет уменьшается из-за естественной смертности и снижения темпа роста. Сохранение уровня промыслового запаса возможно лишь при постоянном достаточном пополнении промысловых скоплений. Методика прогноза запаса гребешка по продукционной модели значительно более обоснована, чем применяемая ранее инерционная методика прогноза запаса, однако заблаговременность прогноза не превышает 2 лет вследствие недостаточного учета гребешков младших возрастных групп.

Ожидаемый ежегодный вылов гребешка в Баренцевом и Белом морях в ближайшие годы составляет не более 2-3 тыс. т, но реальный вылов может быть значительно меньшим из-за старения промыслового флота. Возобновление широкомасштабного промысла гребешка в Баренцевом море возможно только после полного восстановления запаса на Святоносском поселении, а также при появлении нового специализированного флота для его добычи.

Альтернативой добычи гребешка на естественных скоплениях могла бы быть организация его аквакультуры. Исландский гребешок не вполне подходит для культивирования, так как имеет низкий темп роста. В качестве альтернативного варианта для выращивания гребешков в условиях Баренцева моря определенные перспективы имеет приморский гребешок. Он, скорее всего, не сможет самостоятельно размножаться в Баренцевом море, что потребует организации получения его молоди в искусственных условиях.

ПРИЛОЖЕНИЕ

**Ключ для определения возрастной структуры поселений гребешка по размерному составу
(высота раковины по размерным классам 5 мм) для скопления на Гусиной банке**

Размерный класс	Возраст, лет																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
0-4	100																											
5-9	98,9	1,1																										
10-14		100																										
15-19		60,4																										
20-24		0,8	98,6	0,2	0,0																							
25-29			5,8	94,2	0,0																							
30-34				97,8	2,2																							
35-39				9,6	90,1	0,3																						
40-44					77,2	22,7	0,1																					
45-49					3,4	86,9	9,7	0,1																				
50-54						23,7	68,8	7,3	0,2																			
55-59						0,3	36,9	53,0	9,2	0,6																		
60-64							1,3	35,0	47,0	14,2	2,2	0,3																
65-69								2,2	23,4	39,6	23,4	8,5	2,2	0,5	0,1													
70-74									1,3	12,7	27,4	26,4	17,1	8,5	3,7	1,6	0,6	0,3	0,2	0,1								
75-79										0,4	3,5	11,4	17,7	18,6	15,4	10,1	7,4	4,9	2,9	2,0	1,4	1,1	0,9	0,7	0,5	0,4	0,3	0,3
80-84											0,1	0,6	2,3	5,1	7,9	10,0	10,4	10,0	8,9	7,9	6,8	6,3	5,0	4,5	4,0	3,5	3,6	3,1
85-89													0,1	0,3	1,0	2,4	3,7	5,1	6,8	7,7	8,5	8,5	9,3	9,4	9,5	9,4	8,9	9,3
90-94															0,1	0,3	0,9	1,8	2,8	4,1	5,8	8,1	9,2	10,6	12,1	13,6	15,5	15,2
95-99																	0,1	0,3	1,0	1,9	3,5	4,6	8,1	10,5	13,6	17,3	17,2	21,9
100-104																						1,5	3,7	7,0	11,8	18,7	28,6	28,6

Ключ для определения возрастной структуры поселений гребешка по размерному составу
(высота раковины по размерным классам 5 мм) для скопления на Канино-Колгуевском мелководье

Размерный класс	Возраст, лет																												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
0-4	100																												
5-9	98,9	1,1																											
10-14		100,0																											
15-19		60,4																											
20-24		0,8	74,9																										
25-29			98,3	1,7																									
30-34			55,9	44,1																									
35-39			20,9	74,0	5,1																								
40-44			1,2	3,4	94,5	0,9																							
45-49					57,7	42,0	0,3																						
50-54					1,2	77,5	21,1	0,3																					
55-59						9,6	71,5	18,3	0,6																				
60-64							14,9	59,9	25,1																				
65-69								0,1	11,4	49,6	28,3	9,7	0,9																
70-74									0,1	3,4	29,5	33,9	23,6	7,9	1,5	0,1													
75-79										0,1	4,8	15,3	25,0	24,1	16,8	9,5	3,4	0,8	0,2										
80-84												0,1	0,9	3,2	6,8	10,0	12,4	12,8	12,1	11,0	9,1	6,8	5,2	3,7	2,4	1,8	1,0	0,9	
85-89																0,1	0,4	1,2	2,3	3,6	5,8	8,2	10,1	11,8	13,1	13,9	14,7	14,9	
90-94																										5,3	13,5	13,5	67,6

Ключ для определения возрастной структуры поселений гребешка по размерному составу
(высота раковины по размерным классам 5 мм) для скопления на Северо-Канинской банке

Размерный класс	Возраст, лет																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
0-4	100																										
5-9	98,9	1,1																									
10-14		100																									
15-19		60,4																									
20-24		0,8	99,2																								
25-29			100																								
30-34				100																							
35-39				18,1	81,9																						
40-44					100																						
45-49						100																					
50-54						43,8	56,2																				
55-59							80,6	19,4																			
60-64								80,6	19,3																		
65-69								0,3	68,1	31,1	0,5																
70-74									0,5	45,8	48,3	5,3	0,1														
75-79										0,2	19,2	50,2	25,8	4,3	0,3												
80-84												3,4	25,4	37,6	23,6	7,8	1,8	0,3	0,1								
85-89													0,1	3,3	14,9	24,3	23,8	16,0	9,0	4,6	2,3	1,0	0,4	0,2	0,1		
90-94															0,1	0,9	3,7	8,9	12,8	14,6	14,2	12,7	11,0	8,9	6,8	5,4	
95-99																		0,1	0,9	2,7	6,2	10,5	14,4	18,5	22,3	24,5	
100-104																					0,4	1,7	6,0	14,0	30,1	48,0	

Состав прилова беспозвоночных на Святоносском поселении

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Spongia		
Geodia sp.	1,23	+
Porifera g.sp.	19,9	
Coelenterata		
Actiniaria g.sp.	40,79	
<i>Tealia felina</i>	0,12	
Hydroidea	2,14	
Polychaeta g.sp.	14,34	
Bryozoa g.sp.	29,43	
Nemertini g.sp.	0,2	
Brachiopoda	3,18	
<i>Hemithiris psittacea</i>	7,7	
Sipunculoidea	0,32	
Pantopoda	2,07	
Artropoda		
<i>Balanus balanus</i>	19,34	+
<i>Balanus crenatus</i>	1,03	
<i>Crangon crangon</i>	1,07	
Eualus sp.	0,91	
<i>Hyas araneus</i>	57,98	+
<i>Hyas coarctatus</i>	0,95	
<i>Lithodes maja</i>	0,04	
<i>Pagurus pubescens</i>	64,02	+
<i>Pandalus borealis</i>	1,27	
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	13,66	+
<i>Sabinea sarsi</i>	0,04	
<i>Sclerocrangon boreas</i>	1,55	
<i>Spirontocaris spinus</i>	0,04	
Mollusca		
Gastropoda		
<i>Tonicella marmorea</i>	0,04	
<i>Boreotrophon clathratus</i>	5,92	
<i>Buccinum ciliatum</i>	1,75	
<i>Buccinum glaciale</i>	0,56	
<i>Buccinum tenue</i>	0,12	
<i>Buccinum undatum</i>	16,28	+
<i>Cryptonatica clausa</i>	3,3	
<i>Lepeta coeca</i>	0,16	
<i>Margarites groenlandicus</i>	1,95	
<i>Neptunea borealis</i>	0,87	
<i>Neptunea communis</i>	1,99	
<i>Neptunea despecta</i>	29,9	+
<i>Neptunea ventricosa</i>	0,04	
<i>Nudibranchia g.sp.</i>	3,34	
<i>Oenopota nobilis</i>	0,08	
<i>Oenopota pyramidalis</i>	0,04	
<i>Oenopota scalaris</i>	0,04	

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
<i>Velutina velutina</i>	0,16	
<i>Antalis entalis</i>	2,3	
Bivalvia		
<i>Anomia squamula</i>	0,32	
<i>Arctica islandica</i>	7,55	
<i>Astarte borealis</i>	2,07	
<i>Astarte crenata</i>	2,7	
<i>Astarte elliptica</i>	0,12	
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	0,32	
<i>Hyatella arctica</i>	4,09	
<i>Eliptica eliptica</i>	1,11	
<i>Leda pernula</i>	2,46	
<i>Macoma calcarea</i>	0,28	
<i>Macoma sp.</i>	0,04	
<i>Maetra elliptica</i>	5,64	
<i>Modiolus modiolus</i>	23,63	+
<i>Musculus discrepans</i>	0,12	
<i>Musculus discors</i>	4,13	
<i>Musculus laevigatus</i>	1,63	
<i>Musculus niger</i>	0,24	
<i>Mytilus edulis</i>	1,43	
<i>Nucula tenuis</i>	0,04	
<i>Nuculana pernula</i>	0,08	
<i>Palliolum tigerinum</i>	0,32	
<i>Parvicardium ovale</i>	0,08	
<i>Serripes groenlandicus</i>	4,85	
Echinodermata		
<i>Asterias rubens</i>	60,33	+
<i>Ceramaster granularis</i>	0,36	
<i>Crossaster papposus</i>	22,52	+
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	0,04	
<i>Henricia knipowitchi</i>	0,83	
<i>Henricia sp.</i>	12,87	+
<i>Hyppasteria phrygiana</i>	0,71	
<i>Leptasterias mulleri</i>	12,23	
<i>Poraniomorpha hispida</i>	0,32	
<i>Pteraster obscurus</i>	0,16	
<i>Solaster endeca</i>	27,12	+
Ophiuroidea g.sp.	27,68	
<i>Ophiura sarsi</i>	0,64	
<i>Stegophiura nodosa</i>	0,08	
<i>Echinus esculentus</i>	0,95	
<i>Strongilocentrotus droebachiensis</i>	56,24	+
<i>Strongilocentrotus pallidus</i>	21,53	+
<i>Cucumaria frondosa</i>	33,36	+
<i>Psolus phantapus</i>	0,56	
Ascidacea		
<i>Ascidia ascidia</i>	13,3	+
<i>Bolthenia echinata</i>	1,99	
<i>Hyalocynthia sp.</i>	3,46	
<i>Styela rustica</i>	2,22	

Состав прилова беспозвоночных в скоплении на Канинской банке

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Spongia		
Porifera g.sp.	11,6	
Coelenterata		
Actiniaria g.sp.	22,0	+
<i>Tealia felina</i>	0,4	
Hydroidea	0,4	
Polychaeta g.sp.	2,5	
Bryozoa g.sp.	11,6	
Sipunculoidea	0,4	
Artropoda		
<i>Balanus balanus</i>	1,2	
<i>Hyas araneus</i>	85,1	+
<i>Pagurus pubescens</i>	83,8	+
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	7,9	
<i>Spirontocaris spinus</i>	0,4	
Mollusca		
Gastropoda		
<i>Ariadnaria borealis</i>	0,4	
<i>Boreotrophon clathratus</i>	5,0	
<i>Buccinum ciliatum</i>	1,24	
<i>Buccinum glaciale</i>	0,41	
<i>Buccinum tenue</i>	0,41	
<i>Buccinum undatum</i>	16,2	+
<i>Cryptonatica clausa</i>	10,0	
<i>Margarites groenlandicus</i>	2,9	
<i>Neptunea borealis</i>	3,7	
<i>Neptunea communis</i>	1,2	
<i>Neptunea despecta</i>	56,4	+
<i>Neptunea ventricosa</i>	1,2	
Scaphander sp.	0,8	
Nudibranchia g.sp.	3,3	
Bivalvia		
<i>Arctica islandica</i>	1,7	
<i>Astarte borealis</i>	1,7	
<i>Astarte crenata</i>	2,9	
<i>Astarte elliptica</i>	0,4	
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	29,5	+
<i>Hyatella arctica</i>	3,3	
<i>Joldia hyperborea</i>	2,9	
<i>Leda pernula</i>	4,6	
<i>Macoma sp.</i>	0,4	
<i>Modiolus modiolus</i>	3,7	
<i>Musculus discors</i>	0,8	
<i>Mytilus edulis</i>	0,8	
<i>Serripes groenlandicus</i>	4,8	

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Echinodermata		
<i>Asterias rubens</i>	20,3	+
<i>Crossaster papposus</i>	4,6	
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	1,2	
<i>Henricia sanguinolenta</i>	5,8	
<i>Leptasterias mulleri</i>	5,4	
<i>Solaster endeca</i>	23,7	+
<i>Urasterias linki</i>	1,2	
<i>Strongilocentrotus droebachiensis</i>	59,8	+
<i>Strongilocentrotus pallidus</i>	3,7	
<i>Cucumaria frondosa</i>	5,4	
<i>Stegophiura nodosa</i>	3,7	
Ophiuroidea g.sp.	20,3	+
Ascidiacea	5,0	

Состав прилова беспозвоночных в скоплении на Северо-Канинской банке

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Spongia		
Porifera g.sp.	12,4	+
Coelenterata		
Actiniaria g.sp.	10,0	
Hydroidea	0,3	
Polychaeta g.sp.	2,1	
Bryozoa g.sp.	0,7	
Brachiopoda		
<i>Hemithiris psittacea</i>	0,9	
Artropoda		
<i>Hyas araneus</i>	79,7	+
<i>Pagurus pubescens</i>	84,2	+
<i>Pandalus borealis</i>	2,1	
<i>Sclerocrangon boreas</i>	8,2	
Mollusca		
Gastropoda		
<i>Antalis entalis</i>	0,6	
<i>Boreotrophon clathratus</i>	1,5	
<i>Brachiopoda</i>	1,8	
<i>Buccinum ciliatum</i>	0,6	
<i>Buccinum fragile</i>	3,0	
<i>Buccinum glaciale</i>	2,4	
<i>Buccinum maltzani</i>	0,3	
<i>Buccinum tenue</i>	3,0	
<i>Buccinum undatum</i>	48,2	+
<i>Cryptonatica clausa</i>	12,4	+
<i>Margarites groenlandicus</i>	1,5	
<i>Neptunea borealis</i>	4,6	
<i>Neptunea communis</i>	2,1	
<i>Neptunea despecta</i>	73,9	+
<i>Nudibranchia g.sp.</i>	1,8	
<i>Pirulofusus deformis</i>	0,6	
<i>Sipho islandicus</i>	2,4	
<i>Tonicella marmorea</i>	0,3	
<i>Trichotropis borealis</i>	0,3	
<i>Velutina velutina</i>	3,6	
Bivalvia		
<i>Astarte borealis</i>	1,8	
<i>Astarte crenata</i>	7,0	
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	40,6	+
<i>Hyatella arctica</i>	0,3	
<i>Leda pernula</i>	0,6	
<i>Macoma calcarea</i>	1,2	
<i>Mya truncata</i>	0,3	
<i>Mytilus edulis</i>	0,3	
<i>Serripes groenlandicus</i>	47,6	+
Octopoda g.sp.	0,9	

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Echinodermata		
<i>Asterias rubens</i>	5,2	+
<i>Ceramaster granularis</i>	4,2	
<i>Crossaster papposus</i>	28,5	+
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	1,8	
<i>Henricia sanguinolenta</i>	19,4	+
<i>Leptasterias mulleri</i>	60,0	+
<i>Solaster endeca</i>	29,1	+
<i>Urasterias linki</i>	24,9	+
<i>Ophiuroidea g.sp.</i>	20,0	+
<i>Ophiura sarsi</i>	1,2	
<i>Stegophiura nodosa</i>	7,0	
<i>Strongilocentrotus droebachiensis</i>	89,1	+
<i>Strongilocentrotus pallidus</i>	6,4	
<i>Cucumaria frondosa</i>	60,0	+
<i>Psolus phantapus</i>	2,1	
Ascidiacea		
Ascidiacea g.sp.	12,7	+
<i>Bolthenia echinata</i>	12,7	+
<i>Styela rustica</i>	7,6	

Состав прилова беспозвоночных в Воронке Белого моря

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
Spongia		
Porifera g.sp.	15,1	+
Coelenterata		
Actiniaria g.sp.	25,6	+
Hydroidea	4,2	
Polychaeta g.sp.	14,3	+
Bryozoa g.sp.	48,6	+
Brachiopoda		
<i>Hemithiris psittacea</i>	7,7	
Artropoda		
<i>Balanus balanus</i>	14,5	+
<i>Balanus crenatus</i>	28,3	+
<i>Eualus</i> sp.	2,0	
<i>Hyas araneus</i>	65,8	+
<i>Pagurus pubescens</i>	84,4	+
<i>Pandalus borealis</i>	2,5	
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	18,6	+
<i>Sabinea sarsi</i>	0,5	
<i>Sclerocrangon boreas</i>	10,6	+
<i>Spirontocaris spinus</i>	0,5	
Pantopoda g.sp.	1,1	
Mollusca		
Gastropoda		
<i>Boreotrophon clathratus</i>	18,1	+
<i>Buccinum ciliatum</i>	2,7	
<i>Buccinum glaciale</i>	3,4	
<i>Buccinum maltzani</i>	0,9	
<i>Buccinum tenue</i>	0,2	
<i>Buccinum undatum</i>	71,5	+
<i>Cryptonatica clausa</i>	5,2	
<i>Eliptica eliptica</i>	1,1	
<i>Lepeta coeca</i>	0,5	
Loricata g.sp.	0,2	
<i>Margarites groenlandicus</i>	0,9	
<i>Neptunea communis</i>	11,5	+
<i>Neptunea despecta</i>	32,4	+
<i>Nudibranchia g.sp.</i>	4,3	
<i>Velutina velutina</i>	1,4	
Bivalvia		
<i>Arctica islandica</i>	0,23	
<i>Astarte borealis</i>	0,9	
<i>Astarte crenata</i>	0,45	
<i>Hyatella arctica</i>	8,37	
<i>Leda pernula</i>	0,23	
<i>Macoma calcarea</i>	0,2	
<i>Mactra elliptica</i>	1,6	

Таксон	Средняя встречаемость за весь период исследований, %	Массовость
<i>Modiolus modiolus</i>	66,7	+
<i>Musculus discors</i>	1,6	
<i>Musculus laevigatus</i>	1,8	
<i>Mya truncata</i>	0,5	
<i>Mytilus edulis</i>	60,4	+
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,2	
Echinodermata		
<i>Asterias rubens</i>	17,4	+
<i>Crossaster papposus</i>	38,2	+
<i>Henricia knipowitchi</i>	1,1	
<i>Henricia sanguinolenta</i>	10,6	+
<i>Leptasterias groenlandicus</i>	0,2	
<i>Leptasterias mulleri</i>	15,2	+
<i>Solaster endeca</i>	19,5	+
<i>Ophiopholis aculeata</i>	40,5	+
<i>Ophiura sarsi</i>	0,2	
<i>Strongilocentrotus droebachiensis</i>	53,8	+
<i>Strongilocentrotus pallidus</i>	30,8	+
<i>Cucumaria frondosa</i>	10,0	+
<i>Psolus phantapus</i>	0,1	
Asciacea		
<i>Ascidia ascidia</i>	5,2	
<i>Bolthenia echinata</i>	45,0	+
<i>Hyalocynthia pyriformis</i>	18,1	+
<i>Styela rustica</i>	55,0	+

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова, Т.В. Некоторые данные о современном состоянии бентоса Кольского залива / Т.В. Антипова // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. – Апатиты, 1984. – С. 43-47.

Баканев, С.В. Исследования динамики запаса исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом море с помощью продукционной модели / С.В. Баканев, П.Н. Золотарев // Вопросы рыболовства. – 2014. – Т. 16, № 1. – С. 49-63.

Баранов, Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства / Ф.И. Баранов // Известия отдела рыболовства и научно-промысловых исследований. – 1918. – Т. 1. – №1. – С. 82-128.

Белогрудов, Е.А. Биология и культивирование приморского гребешка / Е.А. Белогрудов // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 66-71.

Беренбойм, Б.И. Исландский гребешок / Б.И. Беренбойм, П.Н. Золотарев // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004 – С.121- 126.

Беренбойм, Б.И. Промысловые ресурсы исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в районе архипелага Шпицберген / Б.И. Беренбойм, П.Н. Золотарев // Комплексные исследования природы Шпицбергена. – Апатиты, 2005. – Вып.5. – С. 366-374.

Беэр, Т.Л. Экология морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом море / Т.Л. Беэр // Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1979. – 22 с.

Близниченко, Т.Э. О ресурсах исландского гребешка и некоторых других видов двустворчатых моллюсков в Баренцевом море в 1989 г. / Т.Э. Близниченко, А.М. Сенников, С.М. Ахтарин // Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР. – М., 1990. – С. 22-24.

Блохина, А.С. Результаты изучения заболевания исландского гребешка (*Chlamys islandicus*) в прибрежных водах Баренцева моря в 2009-2010 гг / А.С. Блохина // Материалы Всерос. конф. молодых ученых и специалистов, посвящ. 125-летию со дня рождения И.И. Месяцева (Мурманск, 20-22 окт. 2010 г.). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2010. – С. 38-40.

Блохина, А.С. К оценке эпизоотического состояния скоплений исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в губах Баренцева моря / А.С. Блохина // Материалы XXIX конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, посвящ. 140-летию со

дня рождения Г.А. Клюге «Морские исследования экосистем европейской Арктики». – Мурманск: Изд-во ММБИ РАН, 2011. – С. 19-22.

Блохина, А.С. К оценке заболеваемости исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Воронке Белого моря / А.С. Блохина // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера : Материалы XXIX междунар. конф. (Мурманск, 27-29 марта 2013 г.). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. – С. 20-25.

Бойцов, В.Д. Климатические границы водных масс Баренцева моря / В.Д. Бойцов // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: Сб. науч. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. – С. 5-22.

Броцкая, В.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря / В.А. Броцкая, Л.А.Зенкевич // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 5-98.

Брыков, В.А. Биологические основы культивирования приморского гребешка в прибрежных водах Приморского края / В.А. Брыков, Н.К. Колотухина // Вопросы рыболовства. – 2010. – Т. 11, № 3(43). – С. 564-586.

Булатов, К.В. Генетическая природа окраски раковин у черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. / К.В. Булатов // ДАН УССР. Сер. БЦ. – 1984. – № 6. – С.54-56.

Буяновский, А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных /А.И. Буяновский. – М.: Изд-во ВНИРО, 2004. – 306 с.

Буяновский, А.И. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных: автореферат дис.... д-ра биол. наук / А.И. Буяновский. – М., 2005а. – 43 с.

Буяновский, А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава и особенности эксплуатации популяций промысловых беспозвоночных прибрежной зоны / А.И. Буяновский // Тр. ВНИРО. – М., 2005б. – Т.144. – С. 12-23.

Воробьева, Н.К. Морской зеленый еж – перспективный объект марикультуры у берегов Мурмана / Н.К. Воробьева, А.В. Шацкий // Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана : сб. науч. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. – С. 69-80.

Габаев, Д.Д. Некоторые предпосылки к возможности интродукции приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* в Баренцево и Белое моря России / Д.Д. Габаев, С.Д. Павлов // Вопросы рыболовства. – 2005. – Т.6, № 3. – С. 551-574.

Генетическое разнообразие исландского гребешка (*Chlamys islandica*) Канинской банки (Баренцево море) / В.С. Артамонова, А.А. Махров, О.Н. Холод, П.Н. Золотарев, Б.И. Беренбойм // Всерос. конф.

по промысловым беспозвоночным, VII (Мурманск, 9-13 окт. 2006 г.) : памяти Б.Г. Иванова (1937-2006): тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО, 2006. – С. 225-227.

Герасимова, О.В. Некоторые особенности питания и пищеварения исландского гребешка *Chlamys islandica* на юго-востоке Баренцева моря / О.В. Герасимова, И.Е. Манушин // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море : сб. науч. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. – С. 65-71.

Голиков, А.Н. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа / А.Н. Голиков, О.А. Скарлато // Исследования фауны морей. – Т. 14(22). – Л., 1977. – С. 313-390.

Голяк, И.В. Аминокислотный состав белка массовых видов морских звезд Баренцева моря [Электронный ресурс] / И.В. Голяк // Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса : материалы II науч.-практ. конф. молодых ученых (Москва, 17-18 нояб. 2011 г.), ФАР, ВНИРО. – М., 2011а. – С. 198-200.

Голяк, И.В. Использование морских звезд (Asteroidea) для получения кормовой добавки / И.В. Голяк // Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: тез. докл. четвертой междунар. науч.-практ. конф. ФАР, СахНИРО. – Южн.-Сахалинск, 2011б. – С. 208-209.

Гудимова, Е.Н. Биология, экология и ресурсы промысловой голотурии кукумарии / Е.Н. Гудимова, С.Г. Денисенко. – Мурманск: Изд-во ММБИ РАН, 1995. – 44 с.

Гудимова, Е.Н. Донные беспозвоночные Баренцева моря: ресурсы, перспективы использования, экология / Е.Н. Гудимова // Природопользование в Евро-Арктическом регионе: Опыт XX века и перспективы. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. – С. 42-52.

Гуревич, В.И. Опыт ландшафтно-экологических исследований скоплений двустворчатых моллюсков и ракушечных отложений в Святоносском районе Баренцева и Белого морей / В.И. Гуревич, С.Г. Денисенко, Н.И. Казаков // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций: сб. науч. тр. – Апатиты: Изд-во ММБИ АН СССР, 1984. – С. 92-102.

Гуревич, В.И. Промысловые скопления исландского гребешка в Воронке Белого моря / В.И. Гуревич, Н.И. Казаков // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. 3 региональной конф. – Кандалакша, 1987. – С. 274-275.

Гуревич, В.И. Промысловые скопления исландского гребешка в Святоносской провинции Баренцева и Белого морей / В.И. Гуревич,

С.Г. Денисенко, Н.И. Казаков // Морские промысловые беспозвоночные. – М.: Изд-во ВНИРО, 1988. – С. 131-153.

Гуревич, В.И. Геоэкологическая подводная фотосъемка на Новоземельском шельфе / В.И. Гуревич, А.В. Яковлев // Подводные методы исследований в рыбном хозяйстве. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1991. – С. 178-188.

Даутов, С.Ш. Поведение и механизмы передвижения двух видов гребешков из Японского моря / С.Ш. Даутов, А.А. Карпенко // Биология моря. – 1983. – №5. – С. 40-45.

Денисенко, С.Г. Некоторые методы определения возраста исландского гребешка / С.Г. Денисенко // Биология и индивидуальное развитие некоторых возможных объектов марикультуры в морях Европейского Севера. – Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1979а. – С. 81-89.

Денисенко, С.Г. Некоторые особенности экологии и роста гребешка *Chlamys islandica* (O.F. Muller) в Баренцевом море / С.Г. Денисенко // Моллюски. Основные результаты их изучения. IV Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. – Л.: Наука, 1979б. – С. 82-83.

Денисенко, С.Г. Распределение исландского гребешка в Баренцевом море / С.Г. Денисенко // Подводные методы в морских биологических исследованиях. – Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1979в. – С. 95-104.

Денисенко, С.Г. Рост исландского гребешка *Chlamys islandica* (O.F. Müller) в Онежском заливе Белого моря / С.Г. Денисенко // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Материалы I Координационного совещ. – Л.: Наука, 1982. – С. 38-39.

Денисенко, С.Г. Закономерности количественного распределения исландского гребешка в прибрежье Восточного Мурмана / С.Г. Денисенко, И.И. Петрунин // Подводные биологические исследования. – Апатиты: Изд-во ММБИ АН СССР, 1982. – С. 9-17.

Денисенко, С.Г. Температурные условия и сроки нереста исландского гребешка в прибрежье Восточного Мурмана / С.Г. Денисенко // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. – Апатиты: Изд-во ММБИ АН СССР, 1983. – С. 90-94.

Денисенко, С.Г. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана / С.Г. Денисенко, В.М. Савинов // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. – 1984. – С 102-112.

Денисенко, С.Г. Пространственная структура популяций хозяйственно ценного двустворчатого моллюска *Chlamys islandica* (Müller)

в прибрежье Мурмана / С.Г. Денисенко // Проблемы четвертичной палеоэкологии в палеографии Баренцева и Белого морей. Тез. докл. Всесоюз. конф. – Мурманск: Изд-во Мурманского ЦНТИ, 1985. – С. 53-54.

Денисенко, С.Г. Структура популяции потенциально-промыслового двустворчатого моллюска *Chlamys islandica* (O.F. Müller) в районе Семи Островов Восточного Мурмана / С.Г. Денисенко // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. – М.: Наука, 1987. – С. 149-161.

Денисенко, С.Г. Исландский гребешок – новый перспективно-промысловый объект в Баренцевом море (оперативно-информационный материал) / С.Г. Денисенко. – Апатиты: Изд-во АН СССР, 1988. – 46 с.

Денисенко, С.Г. Ресурсы исландского гребешка (*Chlamys islandica* Müller) в Баренцевом море / С.Г. Денисенко, С.В. Александров, Б.И. Беренбойм [и др.] // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря. Тез. докл. II Всесоюз. Конф. – Мурманск: Изд-во АН СССР. – 1988. – С. 100-102.

Денисенко, С.Г. Ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море и возможности их использования / С.Г. Денисенко, Т.Э. Близниченко. – Апатиты: Изд-во ММБИ АН СССР, 1988. – 22 с.

Денисенко, С.Г. Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море / С.Г. Денисенко. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1989. – 140 с.

Денисенко, С.Г. О влиянии донных тралений на бентос Баренцева моря / С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1990. – С.158-164.

Денисенко, С.Г. Влияние донных тралений на бентос Баренцева моря / С.Г. Денисенко, Н.В. Денисенко, Д.Н. Клочков // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей северной Европы. Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Мурманск, 1990. – С. 5-7.

Долганов, С.М. Популяционно-генетическая структура гребешка *Mizuhopecten (Patinopecten) yessoensis* на Сахалине и южных Курильских островах / С.М. Долганов, А.И. Пудовкин // Генетика. – 1998. – Т. 34. № 4. – С. 1411-1419.

Донные беспозвоночные Баренцева моря (Рекомендации к промысловому использованию). – Мурманск: Изд-во ПИПРО, 1989. – 68 с.

Елисов, В.В. Оценка водного, термического и солевого балансов Белого моря / В.В. Елисов // Метеорология и гидрология. – 1997. – № 9. – С. 83-93.

Животовский, Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38-45.

Зацепин, В.И. Северо-бореальные сообщества *Modiolus modiolus*, *Pecten islandicus* и *Macra elliptica* Мурманского побережья и их сравнительная характеристика / В.И. Зацепин // Вестн. МГУ. – 1946. – № 2. – С. 91-104.

Зенкевич, Л.А. Биология морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 740 с.

Золотарев, П.Н. Оценка ущерба скоплению исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом море от воздействия тралового промысла / П.Н. Золотарев // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Сб. научн. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. – С. 91-97.

Золотарев, П.Н. Состав прилова беспозвоночных при промысле исландского гребешка в районе мыса Святой Нос (Баренцево море) / П.Н. Золотарев, Т.Э. Близниченко // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ в 1996-1997 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С. 174-180.

Золотарев, П.Н. Российский промысел исландского гребешка в Баренцевом море / П.Н. Золотарев, Г.К. Шевелева // Рыбное хозяйство. – 2001, № 2. – С. 21-22.

Золотарев, П.Н. Размерно-возрастная структура поселений исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом и Белом морях / П.Н. Золотарев // Донные экосистемы Баренцева моря // Тр. ВНИРО. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – Т. 142. – С. 216-227.

Золотарев, П.Н. О заболевании исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом море / П.Н. Золотарев, Т.А. Карасева, Е.А. Карасев // Паразитология и паразитарные системы морских организмов. Тез. докл. Третьей Всерос. школы по морской биологии. – Мурманск, 3-5 ноября 2004 г. – Мурманск: Изд-во ММБИ РАН, 2004. – С. 14-16.

Золотарев, П.Н. Промысловые ресурсы двустворчатых моллюсков в Воронке Белого моря / П.Н. Золотарев // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сб. материалов IV (XXVII) Междунар. конф. Ч. 1 (Вологда, Россия, 5-10 декабря 2005 г.). – Вологда, 2005. – С.157-159.

Золотарев, П.Н. Патологии у исландского гребешка (*Chlamys islandica*) Баренцева моря: основные характеристики и распространение / П.Н. Золотарев, Т.А. Карасева // Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным, VII (Мурманск, 9-13 окт. 2006 г.): памяти Б.Г. Иванова (1937-2006): тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО, 2006. – С. 235-237.

Золотарев, П.Н. О нахождении молоди камчатского краба в открытой части Баренцева моря / П.Н. Золотарев // Рыбное хозяйство. – 2007, № 5. – С. 73-75.

Золотарев, П.Н. Исландский гребешок ИЭЗ РФ / П.Н. Золотарев // Развитие отечественного рыболовства на северном бассейне после введения 200-мильных зон: 90-летию Полярного института посвящ. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2010а. – С. 281-290.

Золотарев, П.Н. Морфометрия раковины исландского гребешка (*Chlamys islandica*, Pectinidae, Bivalvia) из Баренцева и Белого морей / П.Н. Золотарев // Зоологический журнал. – 2010б. – Т. 89, № 10. – С. 1200-1204.

Золотарев, П.Н. Драговая съемка исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях / П.Н. Золотарев // Результаты морских ресурсных исследований ПИНРО в 2009 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2010в. – С. 51-54.

Золотарев, П.Н. Молодь камчатского краба в Воронке Белого моря / П.Н. Золотарев // Вопросы рыболовства. – 2010г. – Т. 11, № 1 (41). – С. 60-64.

Золотарев, П.Н. Структура поселений исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Белом море / П.Н. Золотарев, Д.Т. Менис, Л.А. Самохина // Вопросы рыболовства. – 2011. – Т. 12, №1 (45). – С. 66-72.

Золотарев, П.Н. Состояние запаса и перспективы промысла гребешка *Chlamys islandica* в Белом море / П.Н. Золотарев // Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Мурманск, 22-24 мая 2012 г. ПИНРО. – Мурманск, 2012а. – Электрон. опт. диск (CD-ROM).

Золотарев, П.Н. Состояние запасов и промысел исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в Баренцевом море и Воронке Белого моря в 1987-2009 гг. / П.Н. Золотарев // Вопросы рыболовства. – 2012б. – Т. 13, № 1 (49). – С. 71-89.

Золотарев, П.Н. Фенотипическая структура поселений исландского гребешка *Chlamys islandica* (Pectinidae, Bivalvia) в Баренцевом и Белом морях / П.Н. Золотарев // Зоологический журнал. – 2013а. – Т. 92, № 7. – С. 751–758.

Золотарев, П.Н. Распределение и запас исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в нижней сублиторали побережья Кольского полуострова (Баренцево море) / П.Н. Золотарев // Вопросы рыболовства. – 2013б. – Т. 14, № 1 (53). – С. 37-44.

Золотарев, П.Н. Донная фауна Варангер-фьорда (Баренцево море) в уловах трала Сигсби / П.Н. Золотарев // Зоологический журнал. – 2013в. – Т. 92, № 8. – С. 981–985.

Золотарев, П.Н. Распределение и некоторые черты биологии исландского гребешка в губах Ура и Кислая (Мотовский залив, Баренцево море) / П.Н. Золотарев, С.М. Русяев, А.В. Шацкий // Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана: сб. науч. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. – С. 118-128.

Золотарев, П.Н. Исследования роста исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом и Белом морях с помощью различных методик определения возраста / П.Н. Золотарев // Вопросы рыболовства. – 2016. – Т. 17. – № 1. – С. 42-55.

Иванов, А.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 3. (Типы: Сипункулиды, моллюски, щупальцевые, иглокожие) / А.В. Иванов, Ю.И. Полянский, А.А. Стрелков. – М.: Высшая школа. – 1985. – 391 с.

Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: Изд-во ВНИРО, 2004. – 300 с.

Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря. Путеводитель по фауне массовых видов морских беспозвоночных / Отв. ред. Н.Н. Марфенин. – М.: КМК. – 2006. – 312 с.

Исследование популяционной структуры камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) Баренцева моря с помощью микросателлитных маркеров / В.С. Артамонова, Б.И. Беренбойм, А.А. Махров, М.А. Пинчуков, О.Н. Холод // Чужеродные виды в Голарктике: тез. докл. второго междунар. симп. по изуч. инвазийных видов (Борок, Ярослав. обл., 27 сент.-1 окт. 2005 г.). – Рыбинск – Борок, 2005. – С. 68-69.

Исследования исландского гребешка Баренцева моря (методы, результаты, рекомендации) / Т.Э. Близниченко, М.Л. Заферман, С.А. Оганесян, С.И. Филин. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. – 72 с.

Калугин, А.Н. Результаты инструментальных исследований исландского гребешка в Баренцевом море / А.Н. Калугин, А.М. Сенников // Подводные методы исследований в рыбном хозяйстве: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1991. – С. 18-36.

Кафанов, А.И. Морфометрический анализ таксономических признаков у двустворчатых моллюсков рода *Masota* / А.И. Кафанов, Д.Д. Данилин, А.В. Мощенко // Биология моря. – 1997. – Т. 23, №6. – С. 345-355.

Кафанов, А.И. Внутрипопуляционная изменчивость меристических признаков у дискретных цветковых морф двустворчатого моллюска *Macoma baltica* / А.И. Кафанов, Д.Д. Данилин, А.В. Мощенко // Биология моря. – 1999. – Т. 25, №1. – С. 13-18.

Кленова, М.В. Геология Баренцева моря / М.В. Кленова. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 368 с.

Крамаренко, С.С. Методы анализа возрастной структуры популяции [электронный ресурс] / С.С. Крамаренко // Практикум по математическим методам в экологии: Выпуск 3. – 2004. – Режим доступа: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A18/Vol3/Kramar3.html>, свободный. – Загл. с экрана.

Кунин, Б.Л. К вопросу о видовой пластичности моллюска *Pecten islandicus* (Muller) / Б.Л. Кунин // Пятая сессия Ученого совета по проблеме «Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии». 12-15 мая 1965 г. Тез. докл. – Петрозаводск, 1965. – С. 38-39.

Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.

Левин, В.С. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей / В.С. Левин. – СПб., 1994. – 240 с.

Левин, В.С. Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*. Биология, промысел, воспроизводство / В.С. Левин. – СПб.: Ижица, 2001. – 198 с.

Лейбсон, Р.Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива / Р.Г. Лейбсон // Тр. ВНИРО, 1939. – Т. 4. – С. 127-192.

Любин, П.А. Уловистость и селективность дночерпательных и траловых орудий лова по отношению к организмам зообентоса / П.А. Любин // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тез. докл. междунар. науч. конф. (Мурманск, 10-12 марта 2010 г.). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2010. – С. 134-135.

Месяцев, И.И. Моллюски Баренцева моря / И.И. Месяцев // Тр. ГОИН. – 1931. – Вып. 1, №1. – 167 с.

Милютин, Д.М. Распределение и некоторые биологические характеристики хозяйственно-ценных двустворчатых моллюсков сублиторали Териберской губы (Баренцево море) / Д.М. Милютин // Донные экосистемы Баренцева моря. – Тр. ВНИРО, 2003. – Т. 142. – С. 192-206.

Милютин, Д.М. Распределение и запасы исландского гребешка (*Chlamys islandica*) в верхней сублиторали Западного и Восточного Мурмана (Баренцево море) / Д.М. Милютин., А.Э. Песов, В.И. Соколов // Вопросы рыболовства. – 2007. – Т.8, №2(30). – С. 184-194.

Мина, М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. – М.: Наука, 1976. – 291 с.

Мясников, В.Г. Морфологическая дифференциация промысловых гребешков рода *Chlamys* (*Bivalvia*, *Pectinidae*) в северо-западной Пацифике / В.Г. Мясников, К.А. Згуровский, О.С. Темных // Зоологический журнал. – 1992. – Т.71, вып. 9. – С. 22-31.

Надежин, В.М. Характерные особенности гидрологического режима Белого моря / В.М. Надежин // Сельди Северо-Европейского бассейна и смежных морей и условия их существования // Тр. ПИНРО. – 1966, вып. 17. – С. 237-248.

Налетова, И.В. Биогенные элементы и продукционно-деструкционные процессы в Белом море / И.В. Налетова, В.В. Сапожников // Океанология. – 1993. – Т. 33, № 3. – С. 195-200.

Наумов, А.Д. Класс *Bivalvia* / А.Д. Наумов, О.А. Скарлато, В.В. Федяков // Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР. Я.И. Старобогатов, А.Д. Наумов (ред.). – Вып. 151. – Л.: Изд-во ЗИН РАН СССР, 1987. – С. 205-257.

Наумов, А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа / А.Д. Наумов // Исследования фауны морей. – Т. 59 (67). – СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2006. – 367 с.

Несветова, Г.И. Сезонная динамика и пространственная изменчивость вертикальной протяженности слоя фотосинтеза в Баренцевом море / Г.И. Несветова // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. – С. 65-89.

Несветова, Г.И. Сезонная изменчивость первичной продукции Баренцева моря / Г.И. Несветова, А.Н. Чепурнов // Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1989. – С. 139-154.

Новые аллозимные маркеры для изучения популяционной структуры исландского гребешка (*Chlamys islandica*) / П.Н. Золотарев, В.С. Артамонова, А.А. Махров, О.Н. Холод // Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным, VII (Мурманск, 9-13 окт. 2006 г.): памяти Б.Г. Иванова (1937-2006): тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО, 2006. – С. 225-227.

Оганесян, С.А. Особенности репродуктивной функции исландского гребешка Баренцева моря / С.А. Оганесян, Г.В. Григорьев, Т.Э. Близначенко // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1991 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С. 189-208.

Ожигин, В.К. Водные массы Баренцева моря / В.К. Ожигин, В.А. Ившин // – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – 48 с.

Павлов, В.Я. Жизнеописание краба камчатского *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1885) / В.Я. Павлов. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – 110 с.

Пантюлин, А.И. Некоторые особенности структуры воды Белого моря / А.И. Пантюлин // Тр. Беломорская биол. станция. – 1974. – Т. 4. – С. 7-13.

Песов, А.Э. Размерный и возрастной состав поселений исландского гребешка *Chlamys islandica* Müller, 1776 в прибрежных районах Мурманского берега Кольского полуострова / А.Э. Песов // Вопросы рыболовства. – 2008. – Т. 9, № 2 (34). – С. 344-353.

Песов, А.Э. Промысловые двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) верхней сублиторали баренцевоморского побережья Кольского полуострова: биология и перспективы освоения / А.Э. Песов // Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 2008. – 22 с.

Пинчуков, М.А. Линька и рост камчатского краба в Баренцевом море / М.А. Пинчуков, Б.И. Беренбойм // Камчатский краб в Баренцевом море. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С. 100-107.

Плохинский, Н.А. Биометрия: Учебное пособие для студентов биологических специальностей / Н.А. Плохинский. – 2-е издание. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 268 с.

Правила рыболовства для Северного рыбохозяйственного бассейна. Приказы Росрыболовства № 192 от 03.03.2009; № 210 от 17.03.2009, № 797 от 03.09.2009; № 510 от 28.05.2010; № 595 от 06.07.2010; № 89 от 10.02.2011 с изм., внесенными Приказами Росрыболовства № 598 от 07.07.2010 и № 791 от 17.09.2010.

Пропп, М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря / М.В. Пропп. – Л.: Наука, 1971. – 128 с.

Размерно-возрастной ключ азово-черноморской хамсы / Е.Б. Мельникова, В.А. Бондарев, Ю.Л. Мурзин, Ю.В. Новосёлова // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., №3 (44). – 2010. – С. 162-167.

Ржавский, А.В. Биология исландского гребешка *Chlamys islandica* (*Bivalvia*, *Pectinidae*) и пространственно-временная организация его поселения в губах Восточного Мурмана / А.В. Ржавский, А.И. Буяновский, Т.А. Бритаев // Успехи современной биологии. – 2010. – Т. 130, №1. – С. 63-79.

Романова, Н.Н. О промысловых моллюсках Баренцева моря / Н.Н. Романова // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т.65. – С. 436-448.

Сенников, А.М. Пути рационального использования запасов исландского гребешка в Баренцевом море / А.М. Сенников, Т.Э. Близниченко // Экологические проблемы Баренцева моря: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С. 149-168.

Сенников, А.М. Состояние запасов исландского гребешка в экономической зоне России / А.М. Сенников, А.Н. Калугин // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1991 г.- Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С. 179-188.

Сенников, А.М. Иностраный промысел исландского гребешка в Баренцевом море / А.М. Сенников, В.А. Мухин // Рыбное хозяйство. Сер. Промышленное рыболовство. Зарубежный опыт: ЭИ/ВНИИЭРХ. – 1988. – № 11. – С.3-8.

Силина, А.В. Определение возраста и темпов роста приморского гребешка по скульптуре поверхности его раковины / А.В. Силина // Биология моря. – 1978, № 5. – С. 29-39.

Скарлато, О.А. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд Desodonta) / О.А. Скарлато. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 150 с.

Соколов, К.М. Перспективы промысла малоиспользуемых видов / К.М. Соколов // Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана: сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. – С. 5-13.

Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики на 2006 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. – 99 с.

Список видов свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. Исследования фауны морей. – 2001. – Вып. 51(59). – СПб. – 132 с.

Сухотин, А.А. Полиморфизм окраски и особенности роста беломорских мидий в условиях марикультуры / А.А. Сухотин, С.О. Сергиевский // Тр. ЗИН РАН, 1995. – Т. 264. – С. 141-158.

Толкачева, В.Ф. Морские ежи Баренцева моря – перспективные объекты прибрежного промысла / В.Ф. Толкачева // Рыбные ресурсы. – 2005. – № 1. – С. 36-37.

Турпаева, Е.П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря / Е.П. Турпаева // Зоологический журнал. – 1948. – Т. 27, вып. 6. – С. 503-512.

Турпаева, Е.П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных / Е.П. Турпаева // Тр. ИО АН СССР. – 1953. – Т. 7. – С. 259-299.

Филатова, В.И. Класс Bivalvia (Lamellibranchiata) – двустворчатые моллюски / В.И. Филатова // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. – М.: Советская наука, 1948. – С. 405-447.

Цехоцкая, Л.К. Водные массы / Л.К. Цехоцкая // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. – Апатиты, 1985. – С. 42-46.

Шацкий, А.В. Особенности распределения морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* в прибрежье Мурмана (Баренцево море) /

А.В. Шацкий // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13, № 2 (50). – С. 330-339.

Шурова, Н.М. Соотношение фенотипов черноморских мидий в природных популяциях / Н.М. Шурова, В.Н. Золотарев // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по теме: Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков – М. – 1984. – С. 110-111.

Шурова, Н.М. Фенотипические различия выживаемости клеток жаберного эпителия у мидий из Черного моря в воде различной солености/ Н.М. Шурова, В.Н. Золотарев // Биология моря. – 1990. – № 4. – С. 31-35.

Яблоков, А.В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций / А.В. Яблоков // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 3-14.

Яковлев, А.В. Оценка интенсивности воздействия тралового промысла на донные ландшафты Баренцева моря / А.В. Яковлев // Антропогенное воздействие на экосистемы рыбохозяйственных водоемов Севера. Сб. науч. тр. – Мурманск: Изд-во ПИНРО. – 1991. – С.154-166.

Arsenault, D.J. Size-related decrease in spatial refuge use by Iceland scallops *Chlamys islandica*: ontogenetic behavioral changes or decreasing refuge availability? / D.J. Arsenault, J.H. Himmelman // Marine ecology Progress series. – 1998. – V. 162. – P. 153-161.

Aschan, M.M. The effect of Iceland scallop (*Chlamys islandica*) dredging at the Jan Mayen and in the Spitsbergen area / M.M. Aschan // ICES CM 1988 / K:16. – P. 16-22.

Atlas of the biology and distribution of the sea scallop *Placopecten magellanicus* and Iceland scallop *Chlamys islandica* in the Northwest Atlantic / G.A.P. Black, R.K. Mohn, G. Robert, M.J. Tremblay // Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1993. – No. 1915. – 40 pp.

Beaumont, A.R. Studies on the chromosomes of the scallop *Pecten maximus* (L) and related species / A.R. Beaumont, L.D. Gruffydd // J. Mar. Biol. Assoc. U.K, 1974. – Vol. 54. – P. 713-718.

Beaumont, A.R. A polymorphic system in the sarcoplasm of *Chlamys opercularis* / A.R. Beaumont, L.D. Gruffydd // J. Cons. Int. Explor. Mer., 1975. – Vol. 36. – P. 190-192.

Benthic communities associated with a heavily fished scallop ground in the English Channel / M.J. Kaiser, P.J. Armstrong [et al.] // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1998. – Vol. 78(4). – P. 1045-1060.

Brokordt, K. Energetic requirements during gonad maturation and spawning in scallops: Sex differences in *Chlamys islandica* (Mueller 1776) / K. Brokordt, H. Guderley // J. of Shellfish Research. – 2004. – Vol. 23, no.1. – P. 25-32.

Bull, M.F. Aspects of the biology of the New Zealand scallop, *Pecten novaezelandiae* Reeve 1853, in the Marlborough Sounds : PhD thesis / M.F. Bull. – Victoria University of Wellington, 1976. – 175 pp.

Caddy, J.F. Underwater observation on scallop (*Placopecten magellanicus*) behavior and drag efficiency / J.F. Caddy // J. Fish. Res. Board Canada. – 1968. – Vol. 30. – P. 173-180.

Caddy, J.F. Spatial model for an exploited shellfish population, and its application to the Georges Bank scallop fishery / J.F. Caddy // J. Fish. Res. Board. Canada. – 1975. – Vol. 32, № 8. – P. 1305-1328.

Cain, A.J. The colours of marine bivalve shells with special reference to *Macoma baltica* / A.J. Cain // Malacologia. – 28. – 1988. – P. 289-318.

Collapse of the fishery for Iceland scallop (*Chlamys islandica*) in Breidafjordur, West Iceland / J.P. Jonasson, G.G. Thorarinsdottir [et al.] // ICES Journal of Marine Science Advance Access. – 2006. – Vol. 64. – P. 1-11.

Comely, C.A. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* in the Clyde Sea area / C.A. Comely // J. Cons. int. Explor. Mer. 35: – 1974. – P. 281-295.

Ekman, S. Zoogeography of the Sea / S. Ekman. – London: Sidgwick and Jackson. – 1953. – Vol. 6, Iss. 63. – 417 pp.

Epizootiological study of rickettsiosis of the Saint-Jacques scallop *Pecten maximus* / G. Le Gall, E. Mialhe, D. Chagot, H. Grizel // Diseases of Aquatic Organisms. – 1991. – N 10. – P. 139-145.

FAO Yearbook of fisheries and aquaculture statistics [электронный ресурс] – Last edited: 09.04.2016. – Режим доступа: <http://www.fao.org/statistics/ru/>, свободный – Загл. с экрана.

Faveris, R. Energetic requirements of the reproductive cycle in the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) in Baie De Seine (channel) / R. Faveris, P. Lubet // Scallop biology and Culture. S.E. Shumway, P.A. Sandifer (Eds.). The World Aquaculture Society, Baton Rouge, L.A., U.S.A. – 1991. – P. 67-73.

Fevolden, S.E. Genetic differentiation of the Iceland scallop *Chlamys islandica* (Pectinidae) in the northern Atlantic Ocean / S.E. Fevolden // Marine Ecology Progress Series. – 1989. – Vol. 59. – P. 77-85.

Fevolden, S.E. Allozymic variability in the Iceland scallop *Chlamys islandica*: geographical variation and lack of growth-heterozygoty correlations / S.E. Fevolden // Marine Ecology Progress Series. – 1992. – Vol. 85. – P. 259-268.

Frechette, M. Growth, survival and fluctuating asymmetry of Iceland scallops in test of density-depend growth in natural bed. / M. Frechette, G. Daigle // Journal of Experimental marine biology and ecology. – 2002. – Vol. 270. – P. 73-91.

Galand, P.E. Population structure of *Chlamys islandica* in the Northeast Atlantic – northern stock compared with a southern relict population / P.E. Galand, S.-E. Fevolden // *Sarsia*. – 2000. – Vol. 85. – P. 183-188.

Gaymer, C.F. Distribution and feeding ecology of the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris* in the northern Gulf of St. Lawrence, Canada / C.F. Gaymer, J.H. Himmelman, L.E. Johnson // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. – 2001. – Vol. 81. – P. 827–843

Gaymer, C.F. Effect of intra and interspecific interactions on the feeding behavior of two subtidal seastars / C.F. Gaymer, J.H. Himmelman, L.E. Johnson // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2002. – Vol. 232. – P. 149–162.

Gruffid, L.B. Mortality on a Manx scallop bed due to fishing / Gruffid L.B. // *J. Mar. Biol. Assoc. U K*. – 1972. – Vol. 52, № 2. – P. 445-449.

Hedegaard, C. Molluscan shell pigments: an in situ resonance Raman study / C. Hedegaard, J.F. Bardeau, D. Chateigner // *Journal of Molluscan Studies*. – 2006. – Vol. 72, № 2. – P. 157-162.

Himmelman, J.H. Distribution, population structure and feeding of subtidal seastars in the northern Gulf of St. Lawrence / J.H. Himmelman, C. Dutil // *Marine Ecology Progress Series*. – 1991. – Vol. 76. – P. 61-72.

Introduction to the Barents Sea / V.K. Ozhigin, R.B. Ingvaldsen, H. Loeng, V. Boitsov, A. Karsakov // *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Half a Century of Russian-Norwegian Cooperation*, edited by T. Jakobsen, V. Ozhigin, Tapir Acad. Press, Trondheim, Norway, 2011. – P. 39-76.

Johanessen, O.H. Age determination in *Chlamys islandica* (O.F. Müller) / O.H. Johanessen // *Astarte*. – 1973. – Vol. 6, No.1. – P. 15-20.

Kaiser, M.J. Fish scavenging behaviour in recently trawled areas / M.J. Kaiser, B.E. Spenser // *Marine ecology Progress Series*. – 1994. – N. 112. – P. 41-49.

Kaiser, M.J. Survival of by-catch from a beam trawl / M.J. Kaiser, B.E. Spenser // *Marine Ecology Progress Series*. – 1995. – N. 126. – P. 31-38.

Loeng, H. Features of the physical oceanography of the Barents Sea / H. Loeng // *Polar research*. – 1991. – Vol. 10(1). – P. 5-18.

MacDonald, B.A. Physiology: Energy acquisition and utilization / B.A. MacDonald, V.M. Bricelj, S.E. Shumway // *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. S.E. Shumway, G.J. Parsons (Eds.). – Amsterdam: Elsevier. – 2006. – P. 417-492.

Mason, J. Population abundance and dredge efficiency studies on the scallop *Pecten maximus* (L.) / J. Mason, C.J. Chapman, J.A. Kinnear // *Rapp. et proc.-verb. reun. Couns. Int. explor. mer.* – 1979. – Vol. 175. – P. 1-96.

Mathers, N.F. Environmental variability at the phosphoglucose isomerase locus in the genus *Chlamys* / N.F. Mathers // Biochem. Syst. Ecol., 1975. – Vol. 3. – P. 123-127.

McGladdery, S.E. Diseases and Parasites of Scallops / S.E. McGladdery, S.M. Bower, R.G. Getchell // Scallops: biology, ecology and aquaculture. Edit by S.E. Shumway and G.J. Parsons. Second Edition. Elsevier. – 2006. – P. 595-650.

Murawsky, S.A. Environmental effect of offshore dredge fisheries for Bivalves / S.A. Murawsky, F.M. Serchuk // ICES CM 1989/K:27. – P. 1-28.

Naidu, K.S. Estimating mortality rates in the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Mueller) / K.S. Naidu // Journal of shellfish research. – 1988. – Vol. 7(1). – P. 61-71.

Ockelmann, W.K. The zoology of East Greenland. Meddelelser om Grønland / W.K. Ockelmann. – 1958. – Vol. 122. – № 4. – P. 1-256.

O'Connor, W.A. Spawning induction and fertilization in the doughboy scallop *Chlamys (Mimachlamys) asperima* / W.A. O'Connor, M.P. Heasman // Aquaculture, 136. – 1995. – P. 117-129.

Pedersen, S.A. Population parameters of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* (Müller)) from West Greenland / S.A. Pedersen // Journal of Northwest Atl. Fish. Sci. – 1994. – Vol. 16. – P. 75-87.

Report of the Working Group on Pathology and Diseases of Marine Organisms // ICES CM 2004 / F:03 – 95 p.

Scallops: biology, ecology and aquaculture / Edit by S. E. Shumway and G. J. Parsons // Second Edition. Elsevier. – 2006. – 1500 p.

Seasonal changes in soft-body component indices in the Atlantic deep-sea scallop, *Placopecten magellanicus* / W.E. Robinson, W.E. Wehling, M.P. Morse, G.C. McLeod // Fish. Bull. (U.S.) 79: – 1981. – P. 449-458.

Siegel, V. Recruitment of Antarctic krill *Euphausia superba* and possible causes for its variability / V. Siegel, V. Loeb // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1995. – Vol. 123. – P. 45-56.

Siegel, V. Krill (Euphausiacea) life history and aspects of population dynamics / V. Siegel // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol. 57. – P. 130-150.

Segerstråle, S.G. Investigation on Baltic population of the bivalve *Macoma baltica* (L.). Part 1. Introduction. Studies on recruitment and relation to depth in Finnish coastal waters during the period 1922-1959. Age and growth / S.G. Segerstråle // Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol. – 1960. – Vol. 23(2). – P. 1-72.

Skreslet, S. On the reproduction of *Chlamys islandica* (O.F. Muller) and its relation to depth and temperature / S. Skreslet, E. Brun // Astarte. – 1969. – Vol. 2, No.1-2. – P.1-6.

Skreslet, S. Spawning in *Chlamys islandica* (O.F. Muller) in relation to temperature variation caused by vernal melt water discharge / S. Skreslet // Astarte. – 1973. – Vol. 6, No.1. – P. 9-14.

Strand, Ø. Scandinavia Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture / Ø. Strand, G.J. Parsons // Elsevier. – 2006. – P. 1067-1091.

Sundet, J.H. Seasonal changes in dry weight and biochemical composition of the tissues of sexually maturity and immature Iceland scallops, *Chlamys islandica* / J.H. Sundet, O. Vahl // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1981. – Vol. 61, No. 4. – P. 1001-1010.

Sundet, J.H. Seasonal variations in gamete development in the Iceland scallop, *Chlamys islandica* / J.H. Sundet, J.B. Lee // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 64. – 1984. – P. 411-416.

Sundet, J.H. Ressurskartlegging av haneskjellforekomster ved Jan Mayen og i Svalbardsonen / J.H. Sundet, S. Rubach. Norges Fisk. Februar 1988. – 30 p.

Sundet, J.H. Survey of Iceland scallop (*Chlamys islandica*) in Porsangerfjorden (Finnmark county, Norway) / J.H. Sundet, A.M. Hjelset // Rapport. Fiskeriforskning. – 2002. – No. 8. – 9 p.

Sundet, J.H. Haneskjell – Iceland scallops / J.H. Sundet // Fisken og Havet, 2008. Særnummer 2. Institute of Marine Research. – 177 pp.

Sundet, J.H. Iceland scallop / J.H. Sundet, P.N. Zolotarev // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / IMR, PINRO. – Trondheim. – 2011. – P. 186-191.

Taylor, A.C. Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of the queen scallop, *Chlamys opercularis*, from the Clyde Sea area / A.C. Taylor, T.J. Venn // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 59. – 1979. – P. 605-621.

Temperature tolerance of Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Mueller) under controlled experimental conditions / J.P. Jonasson, G.G. Thorarinsdottir, H. Eiriksson, G. Marteinsdottir // Aquaculture Research. – 2004. – Vol. 35, no. 15. – P. 1405-1414.

The Australian scallop dredge: estimates of catching efficiency and associated indirect fishing mortality / R.J. McLoughlin, P.C. Young [et al.] // Fisheries research. – 1991. – N 11. – P.1-24.

Thorarinsdottir, G.G. The Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller) in Breidafjörður, west Iceland. I. Spat collection and growth during the first year / G.G. Thorarinsdottir // Aquaculture. – 1991. – Vol. 97. – P. 13-23.

Thorarinsdottir, G.G. The Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller), in Breidafjörður, west Iceland. III. Growth in suspend culture / G.G. Thorarinsdottir // Aquaculture. – 1994. – Vol. 120. – P. 295-303.

Thorarinsdottir, G.G. Spat Collection and Growth of The Iceland Scallop, *Chlamys islandica*, (O.F. Muller) in Suspended Culture in Icelandic Waters / G.G. Thorarinsdottir // Aquaculture. – 1995. Book of Abstracts.

Vahl, O. Efficiently of particle retention in *Chlamys islandica* (O.F. Müller) / O. Vahl. – Astarte. – 1973. – Vol. 6, No.1. – P. 21-26.

Vahl, O. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from Balsfiord, 70°N / O. Vahl // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1980. – Vol. 48, N2. – P. 195-204.

Vahl, O. Energy transformations by the Iceland scallop *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from 70°N. 2. The population energy budget / O. Vahl // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1981a. – V. 53, № 2-3. – P. 297-303.

Vahl, O. Energy transformations by the Iceland scallop *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from 70°N. 1. The age specific energy budget and net growth efficiency / O. Vahl // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1981b. – V. 53, N2-3. – P. 281-296.

Wallace, J.C. The culture of the Iceland scallop *Chlamys islandica* (O.F. Müller). 1. Spat collection and growth during the first year / J.C. Wallace // Aquaculture. – 1982. – Vol. 26, N 3-4. – P. 311-320.

Wallace, J.C. Growth variation with age and water depth in the Iceland scallop (*Chlamys islandica*, *Pectinidae*) / J.C. Wallace, T.G. Reines // Aquaculture. – 1984. – Vol. 41, Iss. 2. – P. 141-146.

Wallace, J.C. The signicance of various environmental parameters for growth of the Iceland scallop *Chlamys islandica* (Pectinidae), in hanging culture / J.C. Wallace, T.G. Reines // Aquaculture. – 1985. – Vol. 44, Iss. 3. – P. 229-242.

Waller, T.R. Evolutionary relationships among commercial scallops (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) / T.R. Waller // Scallops: biology, ecology and aquaculture. Development in Aquaculture and Fisheries Science, 21. Elsevier. – 1991. – P. 1-55.

WoRMS, World Register of Marine Species [электронный ресурс]. – 2016. – Режим доступа: <http://www.marinespecies.org/index.php>, свободный. – Загл. с экрана.

Wiborg, K.F. Some observation on the Iceland scallop *Chlamys islandica* (Müller) in Norwegian water / K.F. Wiborg // Fiskeridirektorates skrifter (ser. Havunddersøkelse). – 1963. – N. 13(6). – P. 38-53.

Wilbur K., Owen K. // Physiology of Mollusca. – New York-London. – 1964. – Vol. 1. – P. 211-242.

Zolotarev, P.N. Estimation of damage to a commercial concentration of Icelandic scallop (*Chlamys islandica*) from bottom trawling in the southern Barents Sea / P.N. Zolotarev // Gear selection and sampling gear: Proceedings of

the 7th IMR/PINRO Symposium. PINRO Press, Murmansk. – 1997. – P.103-107.

Zolotarev, P.N. Population density and size structure of sea stars on beds of Icelandic scallop, *Chlamys islandica*, in the southern Barents Sea / P.N. Zolotarev // Sarsia. – 2002. – Vol. 87, N1. – P. 91-95.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редакционной коллегии.....	4
Введение.....	6
1. Материал и методика исследований.....	8
2. Краткая история изучения исландского гребешка.....	17
3. Основные черты биологии исландского гребешка.....	21
3.1. Систематическое положение.....	21
3.2. Внешнее и внутреннее строение.....	21
3.3. Окраска и фенотипы окраски раковины.....	25
3.4. Морфометрия раковины.....	29
3.5. Изменения основных биологических параметров в онтогенезе.....	36
3.5.1. Размерно-массовые соотношения.....	36
3.5.2. Соотношение массы и индексов массы отдельных органов от общей массы тела.....	41
3.6. Сезонные изменения гонадного и мускульного индексов.....	45
3.6.1. Годовой цикл изменений гонадного индекса.....	46
3.6.2. Годовой цикл изменений мускульного индекса.....	52
3.7. Продолжительность жизни, линейный и массовый рост.....	58
3.7.1. Исследования линейного роста комбинированным методом.....	60
3.7.2. Исследование характеристик роста и возраста по двухнедельным чешуйкам на раковине.....	66
3.7.3. Массовый рост.....	70
3.8. Болезни.....	72
3.9. Генетические особенности поселений в Баренцевом море.....	77
4. Структура поселений исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях.....	79
4.1. Пространственная структура поселений.....	80
4.1.1. Основные скопления в Баренцевом море.....	82
4.1.2. Поселение в центральной части Баренцева моря.....	86
4.1.3. Скопления в Белом море.....	87
4.2. Фенотипическая структура.....	89
4.3. Размерная структура поселений.....	93
4.3.1. Баренцево море.....	93
4.3.2. Белое море.....	120
4.4. Возрастная структура поселений.....	127
4.4.1. Баренцево море.....	128
4.4.2. Белое море.....	144
4.5. Половая структура поселений.....	150

5. Распределение биомассы и запас исландского гребешка на поселениях в Баренцевом и Белом морях и их межгодовые изменения.....	151
5.1. Скопления в Баренцевом море.....	152
5.2. Скопления в Белом море.....	178
6. Промысел исландского гребешка в Северной Атлантике, Баренцевом и Белом морях.....	183
7. Состав промысловых уловов исландского гребешка и прилов беспозвоночных при промысле в Баренцевом и Белом морях.....	200
7.1. Состав промысловых уловов.....	200
7.2. Видовой состав прилова донных беспозвоночных и его изменчивость.....	203
8. Влияние различных факторов на состояние промысловых запасов исландского гребешка.....	224
8.1. Антропогенное воздействие на состояние запаса гребешка в Баренцевом и Белом морях.....	224
8.2. Убыль промыслового запаса гребешка от хищничества и болезней.....	230
9. Аналитическая модель для прогнозирования запаса исландского гребешка.....	234
10. Меры регулирования и перспективы промысла исландского гребешка в Баренцевом и Белом морях.....	243
Заключение.....	248
Список литературы.....	254
Приложение.....	273

CONTENTS

From editorial board.....	4
Foreword.....	6
1. Material and Methods.....	8
2. Brief history of the Icelandic scallop research.....	17
3. Main features of the Icelandic scallop biology.....	21
3.1. Systematics.....	21
3.2. Outer and inner structure.....	21
3.3. Shell coloration, phenotypes.....	25
3.4. Shell morphometry.....	29
3.5. Ontogenetical changes of the main biological parameters.....	36
3.5.1. Size-weight ratios.....	36
3.5.2. Ratio of mass, indexes of masses of some organs and total mass of the body.....	41
3.6. Seasonal changes of gonadal and muscular indexes.....	45
3.6.1. Annual cycle of the gonadal index changes.....	46
3.6.2. Annual cycle of the muscular index changes.....	52
3.7. Life expectancy, linear and weight growth.....	58
3.7.1. Research of the linear growth by the combined method.....	60
3.7.2. Research of the growth and age characteristics from two-week flakes on the shell.....	66
3.7.3. Weight growth.....	70
3.8. Diseases.....	72
3.9. Genetic features of the Icelandic scallop settlements in the Barents Sea.....	77
4. Structure of the Icelandic scallop settlements in the Barents and White seas.....	79
4.1. Spatial structure of the scallop settlements.....	80
4.1.1. Main scallop settlement in the Barents Sea.....	82
4.1.2. Scallop settlement in the Central part of the Barents Sea.....	86
4.1.3. Scallop settlements in the White Sea.....	87
4.2. Phenotypical structure.....	89
4.3. Size structure of scallops in the settlements.....	93
4.3.1. The Barents Sea.....	93
4.3.2. The White Sea.....	120
4.4. Age structure of scallops in the settlements.....	127
4.4.1. The Barents Sea.....	128
4.4.2. The White Sea.....	144
4.5. Sex structure of scallops in the settlements.....	150

5. Biomass distribution and the Icelandic scallop stock in settlements in the Barents and White seas and their interannual variations.....	151
5.1. Scallop settlements in the Barents Sea.....	152
5.2. Scallop settlements in the White Sea.....	178
6. Fishery for the Icelandic scallop in the North Atlantic, Barents and White seas.....	183
7. Composition of the commercial catches on the Icelandic scallop fishery and bycatch of invertebrate on the fishery in the Barents and White seas.....	200
7.1. Composition of the commercial catches.....	200
7.2. Species composition of the demersal invertebrate bycatch, its variability.....	203
8. Influence of various factors on the Icelandic scallop commercial stocks...	224
8.1. Anthropogenic impact on the Icelandic scallop commercial stock in the Barents and White seas.....	224
8.2. Decline of the Icelandic scallop commercial stock due to predation and diseases.....	230
9. Analytical model used in the prognosis of the Icelandic scallop commercial stock.....	234
10. Icelandic scallop fishery regulatory measures, perspective of commercial fishery in the Barents and White seas.....	243
Conclusion.....	248
References.....	254
Appendix.....	273

П.Н. Золотарев

**БИОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ
ИСЛАНДСКОГО ГРЕБЕШКА
CHLAMYS ISLANDICA
В БАРЕНЦЕВОМ И БЕЛОМ МОРЯХ**

Редактор Л.Н. Нестерова
Технический редактор Е.Н. Кривошеева
Обложка Т.А. Поповой

Подписано в печать 23.09.2016 г.

Формат 60x84/16.

Уч.-изд. л. 20,2.

Усл. печ. л. 16,8.

Тираж 100 экз.

Заказ 15.

183038, Мурманск, ул. Академика Книповича, 6, ПИНРО.