

Изотопные профили $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ раковин, рост и размножение гребешка *Mizuhopecten yessoensis* на южно-курильском мелководье

Г.А. Евсеев, С.Н. Кышко

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 690041

По соотношению и распределению изотопов $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в слоях роста раковин гребешка, собранных на трех биотопах вблизи северной границы ареала (южно-курильское мелководье), изучали температурные условия обитания, роста и размножения. Температурный диапазон роста у восточного побережья о-ва Кунашир, по сравнению с диапазоном роста в центре ареала (18°C), составляет около 15°C (от $2,7$ до $17,8^\circ\text{C}$), а в прол. Танфильева и бух. Церковной – сокращается почти до 13°C (соответственно от $3,2$ до $16,0^\circ\text{C}$ и от $1,8$ до $15,2^\circ\text{C}$). Линейная скорость роста раковин гребешка близ северной границы ареала составляет около $3\text{ мм}\cdot\text{мес}^{-1}$, тогда как в центре ареала она превышает $4,5\text{ мм}\cdot\text{мес}^{-1}$. Ростовые особенности приморского гребешка вблизи северной границы ареала отличаются от тех же гребешков, обитающих в центре ареала более равномерным распределением величины приростов между II и III циклами активного роста и компенсированным увеличением приростов за счет зимнего периода. Зимние температуры существования и летние размножения не являются фактором, ограничивающим расселение гребешка к северу. Существование его вблизи северной границы ареала и возможность расселения к северу определяются длительностью периода оптимальных ростовых температур (от 10 до 14°C) во время формирования приростов I и II циклов.

Isotopic profiles of $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ into shells, growth and spawning of Scallop *Mizuhopecten yessoensis* on the shelf of South Kurile Strait

George A. Evseev, Serguei I. Kyashko

Institute of Marine Biology, 690041, Vladivostok, Russia

Temperature environments of the scallop shell growth and spawning on three underwater stations beside with northern area limit were studied using by the stable isotopic ratios of $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ into carbonate matter of the upper valves. Temperature growth range in the scallop on the eastern coast of Kunasiri Island is about 15°C (between $2,7$ and $17,8^\circ\text{C}$) in contrast to 18°C of centre of area. The growth range of scallops from Tanfiliev Strait and Tserkovnaya Bay decreases to 13°C , varying between $3,2$ and $16,0^\circ\text{C}$ on the strait habitats and between $1,8$ and $15,2^\circ\text{C}$ on the bay bottom. Linear growth rate was closed to $3\text{ mm}\cdot\text{mon}^{-1}$ to compare with $4,5\text{ mm}\cdot\text{mon}^{-1}$ of an areal centre. Other growth features unlike to an areal centre are more regular arrangement of growth increments among the 2nd and 3rd growing cycles in course of scallop shell individual development and appearance the compensative winter increments as a result of the short summer growing period. Winter temperatures of existence and summer temperatures of spawning are not a limiting factor for scallop colonization of the northern areas. This factor is the time interval of optimal growth temperatures (10 – 14°C) for the 1st and 2nd growing cycles of the scallop.

Существование морских двустворчатых моллюсков вблизи границ их ареалов обычно зависит от целого ряда факторов внешней среды. Из них

наиболее заметное влияние оказывает температура воды, определяющая условия нормальной жизнедеятельности вида. С действием температуры связаны также и ограничения в расселении вида. Проникновение в более холодные северные воды, как свидетельствует известное правило Хатчинса, лимитировано недостаточно высокими для успешного размножения летними температурами и/или более низкими зимними, не обеспечивающими условия нормальной жизнедеятельности (Hutchins, 1947; Kinne, 1963; Голиков, Скарлато, 1972; Скарлато, 1981). Это положение, базирующееся на сопоставлении температур обитания видов в пределах их ареалов, в основном затрагивает только одну из сторон жизнедеятельности морских организмов – размножение. Вместе с тем нормальная жизнедеятельность определяется не только успешностью размножения, но и оптимальными температурными условиями роста.

Размножение и рост приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) как одного из объектов промысла и культивирования, довольно широко и детально освещены в литературе (Базикалова, 1934; Yamamoto, 1950; Maгу, Obara, 1967; Maгу, 1976, 1978, 1994; Касьянов и др., 1980; Силина, Позднякова, 1986). Однако в большинстве указанных работ характер роста или размножения рассматривается безотносительно границ ареала. Наши исследования касаются температурных условий существования, роста и размножения приморского гребешка вблизи северной границы его ареала – на южно-курильском мелководье. Еще одна особенность наших материалов – использование соотношений стабильных изотопов кислорода и углерода для реконструкции температурных пределов роста и, следовательно, температурных условий обитания и размножения, а также динамики продукционных процессов, определяющих условия питания гребешков в придонных водах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили гребешки *Mizuhopecten yessoensis*, собранные на трех вододозных станциях южно-курильского мелководья в сентябре-октябре 1995 г. (рис. 1). Станция 8 с координатами $43^\circ27'04$ с.ш. и $146^\circ03'20$ в.д. и глубиной 15 м была выполнена 12 сентября и располагалась в прол. Танфильева; ст. 42 с координатами $43^\circ44'04$ с.ш. и $145^\circ41'29$ в.д. и глубиной 18 м – 8 октября к востоку от перешейка п-ова Весловского, являющегося южной оконечностью о-ва Кунашир; ст. 53 ($43^\circ43'90$ с.ш. и $146^\circ41'85$ в.д., глубина 9 м) – 24 октября на юго-восточном побережье

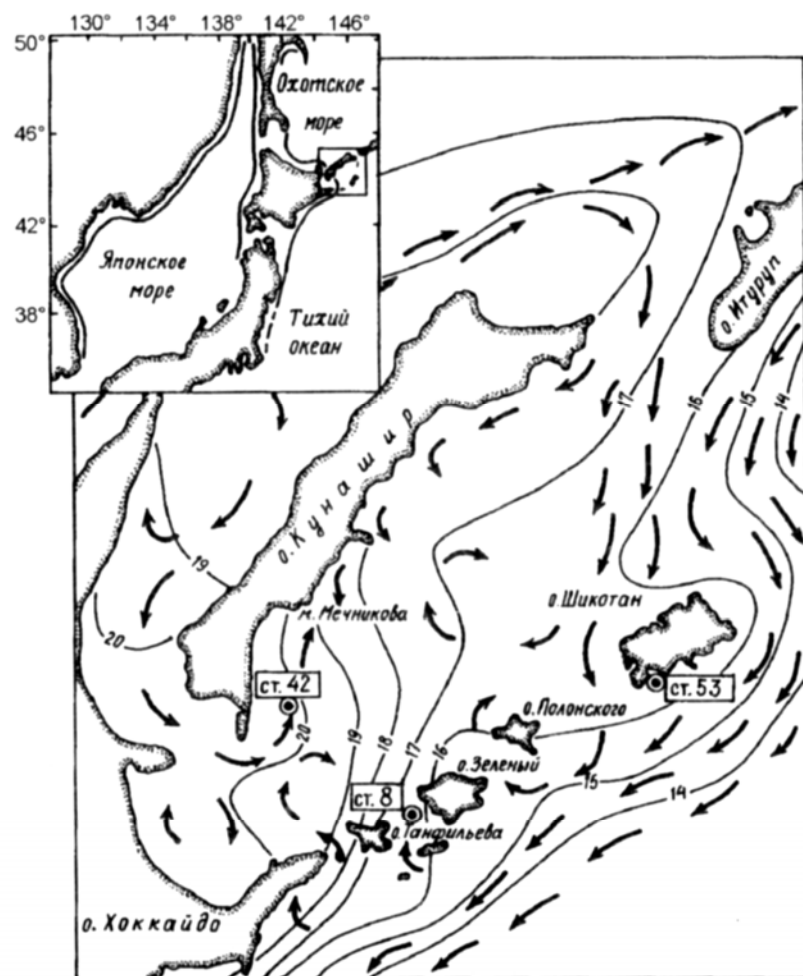


Рис. 1. Расположение станций, изотермы поверхностного 10-метрового слоя водной толщи в августе-сентябре и схема постоянных течений на шельфе южнокурильского мелководья (с изменениями по: Жуков, 1954). На врезке – район исследований и ареал приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay)

Fig. 1. Schematic map of sampling stations, isotherms of upper 10 m water masses in August-September, and currents in the area of study (modified from Zhukov, 1954); in left upper corner – sampling area and the area of geographical distribution of the scallop, *Mizuhopecten yessoensis* (Jay)

о-ва Шикотан в бух. Церковная. Выборка ст. 8 включала 29 живых экземпляров с высотой раковины 105–175 мм, ст. 53 – 6 экз. с размерами 106–145 мм, на ст. 42 насчитывалось более 50 экз. с высотой раковины 92–170 мм.

Для изотопного анализа из каждой выборки было отобрано по одному экземпляру, скульптурно-ростовые отметки и размерные характеристики которого являлись типичными для данной станции (рис. 2). Предварительный анализ ростовых элементов на наружной поверхности верхней створки показал, что все отобранные для изотопного анализа гребешки, вероятно, относятся к одной генерации и имеют индивидуальный возраст 4 года. При этом на раковинах из прол. Танфильева (рис. 2, А) и района восточного побережья Кунашира (рис. 2, Б) насчитывается 8, а из бух. Церковной (рис. 2, В) – 6 колец роста.

Пробы для изотопного анализа отбирали на внешней поверхности верхней створки с помощью зубной бормашины, снабженной шаровым сверлом диаметром 1 мм. Борозды опробования проводили параллельно линиям нарастания раковины. Ширина борозд не превышала 1,2 мм, а глубина – 0,4 мм. Навеска пробы составляла около 2 мг. Всего было отобрано и проанализировано более 240 проб раковинного вещества. В качестве стандартного карбоната использовали кальцит NBS-19 (Международное агенство по атомной энергии, Вена). Встречающиеся в обсуждении ссылки на изотопные данные, как и значения $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ из предшествующих работ, приведены к международному стандарту PDB. Методические особенности подготовки проб для модифицированного газового масс-спектрометра МИ-1201В были описаны ранее (Игнатьев, Кияшко, 1988). Точность определения величин $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ составляла $\pm 0,05\%$.

При расчете температур роста по значениям $\delta^{18}\text{O}$ карбоната раковин гребешка использовали зависимость, приведенную Кияшко и Горбаренко (1985):

$$T (^{\circ}\text{C}) = 19,7 - 4,28(\delta^{18}\text{O}_k - \delta^{18}\text{O}_w),$$

где $\delta^{18}\text{O}_k$ – соотношение стабильных изотопов кислорода в кальците раковины гребешка, а $\delta^{18}\text{O}_w$ – изотопный состав кислорода воды.

При определении изотопного состава кислорода воды ($\delta^{18}\text{O}_w$) учитывали корреляцию $\delta^{18}\text{O}_w$ и солености воды, полученную в северной части Тихого океана (Craig, Gordon, 1965), а также средние значения солености воды в районе исследований (Жуков, 1954). Осредненное значение $\delta^{18}\text{O}_w$, использованное при расчете температур, составляло $-0,71\%$ по отношению к стандарту PDB.

Рис. 2. Типичные использованные для изотопного анализа раковины приморского гребешка из выборок станций южно-курильского мелководья: А – ст. 8 (прод. Танфильева); Б – ст. 42 (восточное побережье Кунашира); В – ст. 53 (юго-восточное побережье о-ва Шикотан, бух. Церковная). Перерывы роста обозначены буквами а, б, ... i. Центральный сектор раковины – зона опробывания

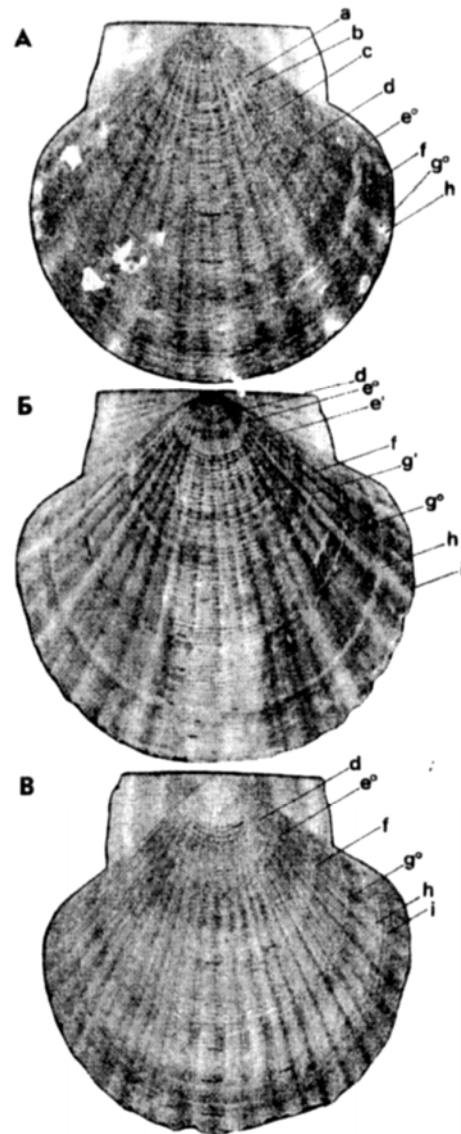


Fig. 2. The scallop shells, chosen for isotopic study as representatives of the mollusc groups, collected on sampling stations; A, st. 8, Tanfiliev Strait; B, st. 42, eastern coast of Kunashiri Island; V, st. 53, Tzerkovnaya Inlet, south-eastern coast of Shikotan Island. The shell growth cessations are indicated as a, b ... i. Subsequent sampling grooves are visible on the central sector of the shell

Профили $\delta^{18}\text{O}$ раковин из разных биотопов состоят из полных, неполных и незавершенных сезонных циклов (таблица, рис. 3). Неполные циклы в левой части профиля связаны с ограничениями методики опробывания для начальных стадий роста раковины: при толщине ее наружного слоя меньше 0,4 мм существует возможность “загрязнения” изотопных проб раковинным веществом из нижележащих слоев. Незавершенные циклы приходятся на краевые участки раковин и обусловлены сроками отлова гребешков. Полные циклы отражают ход годовых изменений $\delta^{18}\text{O}$, вызванных сезонными колебаниями температуры в придонных слоях водной толщи.

В прод. Танфильева (рис. 3, А) первый цикл $\delta^{18}\text{O}$ неполный: отсутствует летнее начало его восходящей ветви. Кривая этого цикла достигает максимума при высоте раковины 27–28 мм. Поскольку максимальные величины $\delta^{18}\text{O}$ отражают регистрируемые раковиной минимальные температуры роста, это означает, что прирост раковины к концу 1991 г. составлял около 28 мм. За следующий 1992 г. прирост достиг 39–42 мм, за 1993 – 28–30, а за 1994 г. – 18–20 мм. В 1995 г. на момент отлова гребешка в начале сентября прирост составил 5–7 мм. Следовательно, индивидуальный возраст рассматриваемой особи около 4 лет, а промыслового размера (высота раковины 100 мм) гребешки на данном биотопе достигают за 2,5 г.

На профиле $\delta^{18}\text{O}$ раковины гребешка, обитавшего на восточном побережье Кунашира (рис. 3, Б), представлены полный, неполный и незавершенный циклы. Незавершенный цикл обрывается в начале октября 1995 г., полный датируется концом 1994 – началом 1995, а неполный – серединой 1993 г. Однако если экстраполировать отсутствующую часть неполного цикла, учитывая более ранние стадии роста (рис. 2, Б), не включенные в зону опробывания, то его максимум должен приходиться на зиму 1992–93 гг. Высота раковины к этому времени составляла около 12 мм. Таким образом, приросты за 1993 г. достигали 30–32, а за 1994 г. – 50–52 мм, что значительно выше, чем в аналогичные периоды индивидуального развития гребешка на предыдущей станции. Промыслового размера рассматриваемый гребешок достиг во второй половине 1994 г.

Наибольшая амплитуда вариаций $\delta^{18}\text{O}$ (3,32‰) отмечена для раковины гребешка из района восточного побережья о-ва Кунашир. Самые высокие значения (+3,27 и +3,03‰) отмечены при высоте раковины 54 и 109 мм. На поверхности раковины в этих местах хорошо заметны сгущения ростовых линий и перерывы роста в виде глубоких концентрических желобков (см. рис. 2, Б). Такие же сгущения и перерывы наблюдаются при высоте ра-

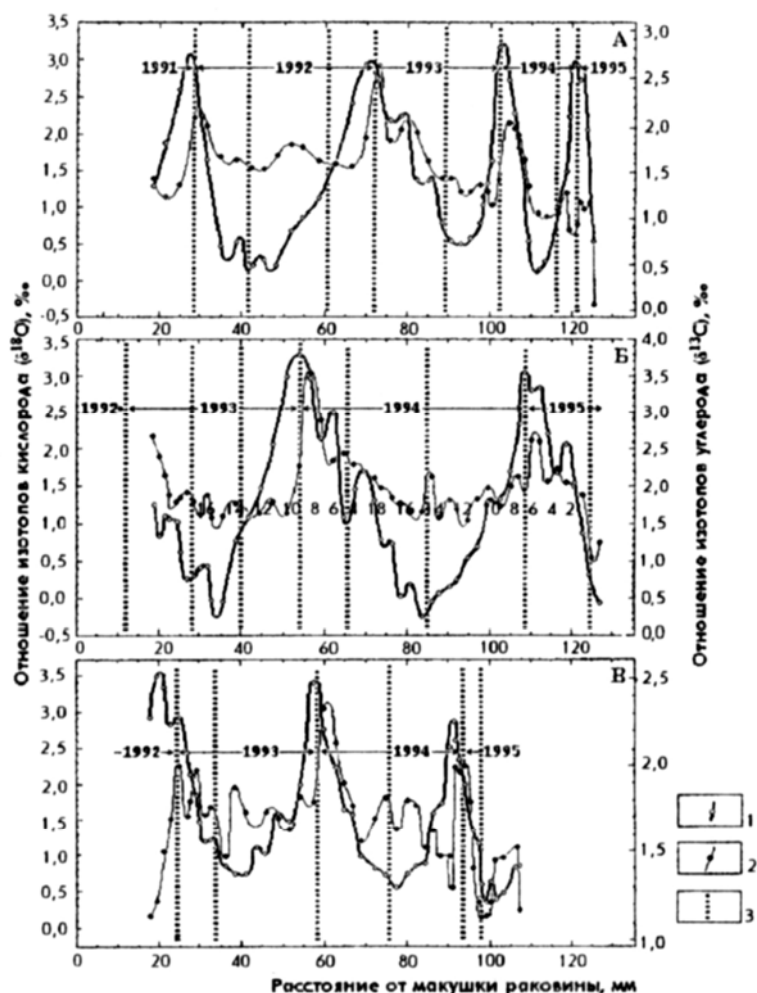


Рис. 3. Изотопные профили кислорода (1) и углерода (2) в раковинах приморского гребешка: А – ст. 8 (прол. Танфильева), Б – ст. 42 (восточное побережье о-ва Кунашир) и В – ст. 53 (юго-восточное побережье о-ва Шикотан, бух. Церковная). Вертикальные линии (3) – перерывы роста раковины

Fig. 3. Stable oxygen (1), and carbon (2) isotope profiles for the *M. yessoensis* specimens from the stations: А, st. 8, Tanfiliev Strait; Б, st. 42, eastern coast of Kunashiri Island; В, st. 53, Tzerkovnaya Inlet, south-eastern coast of Shikotan Island. Broken vertical lines (3) - shell growth cessations

ковины 28, 40, 65, 86 и 125 мм. Однако приходится они на более низкие или минимальные значения $\delta^{18}\text{O}$. Подобное распределение перерывов роста характерно и для раковин других биотопов (см. рис. 3, А и В). Минимальное значение $\delta^{18}\text{O}$, отмеченное в профиле раковины со ст. 42, составляет -0.26‰ .

На профиле $\delta^{18}\text{O}$ раковины гребешка из бух. Церковной (рис. 3, В) можно выделить неполный, два полных и незавершенный циклы. Полные циклы образовались в конце 1993 – начале 1994 гг. и в конце 1994 – начале 1995 гг. Неполный изотопный цикл начальных стадий роста раковины свидетельствует о том, что оседание личинки произошло в 1992 г (см. рис. 2, В). Прирост за 1992 г составил около 17–19 мм. Наибольшие приросты образовались в 1993 (37–39 мм) и 1994 (33–35 мм) годах. Прирост за незавершенный цикл 1995 г относится к концу октября и составляет 15–16 мм. Промыслового размера гребешок достиг за 3 года.

Величина приростов, как можно заметить, сравнивая отдельные профили (рис. 3, А – В), определяется как условиями местообитания, так и индивидуальным возрастом гребешка. Самые высокие приросты отмечены на восточном побережье Кунашира, где они достигают 50–52 мм/год. В прол. Танфильева наибольшие приросты составляют 40–42, а в бух. Церковной – около 38 мм/год.

Наибольшие приросты раковины формируются в одном случае на втором, в другом – на третьем году индивидуального развития (рис. 4). Затем приросты заметно снижаются. При этом величина их снижения на третьем и четвертом году жизни, очевидно, определяется предшествующими приростами. Так, раковины из бух. Церковной и прол. Танфильева, достигшие на первом году наибольших размеров (24 и 28 мм), на третьем и четвертом году имели самые низкие приросты (25–29% и 16–23%, соответственно), напротив, раковины с низкими темпами роста на первом году (восточное побережье Кунашира), на третьем и четвертом году жизни имели наибольшие приросты (41% и 24%). Очевидно, выравнивание величин линейного прироста первоначально различающихся по размерам особей происходит на пятом году их индивидуального развития.

Таким образом, профили $\delta^{18}\text{O}$, отражающие почти 5-летнее изотопное состояние придонных вод, позволяют дифференцировать биотопы и величину линейного прироста раковины в ходе индивидуального развития приморского гребешка вблизи северной границы его ареала. При этом, как можно заметить, сравнивая разные станции, колебания $\delta^{18}\text{O}$ носят выраженный циклический характер.

Иная картина с изотопным составом углерода. Профили $\delta^{13}\text{C}$ также состоят из циклов. Однако эти циклы имеют более сложную форму, амплитуда их менее регулярна, а максимумы несколько смещены по отношению к

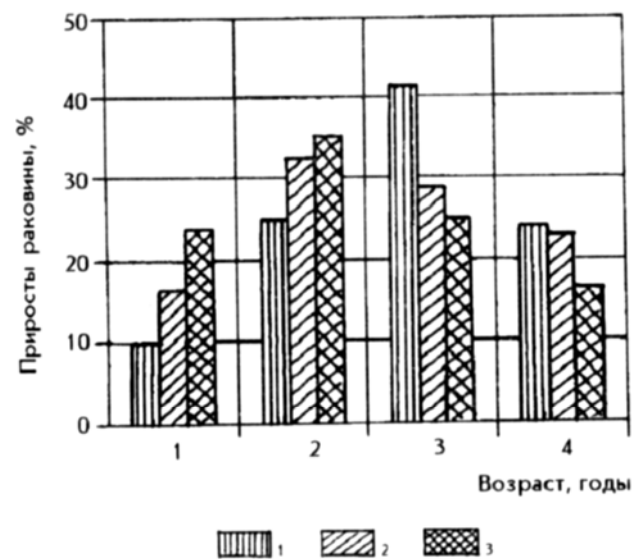


Рис. 4. Соотношения приростов I–IV года индивидуального развития раковины приморского гребешка на биотопах южнокурильского мелководья: 1 – восточное побережье Кунашира (ст. 42), 2 – бух. Церковная (ст. 53), 3 – прол. Танфильева (ст. 8)

Fig. 4. Annual growth increments formed during I–IV years of individual life history of the scallops from different habitats: 1, st. 42, eastern coast of Kunashiri Island; 2, st. 53, Tzerkovnaya Inlet; 3, st. 8, Tanfiliev Strait

максимумам $\delta^{18}\text{O}$ в сторону края раковины. Для определения взаимоотношений циклов $\delta^{13}\text{C}$ с циклами $\delta^{18}\text{O}$ и приростами раковины, а также колебаниями температуры воды в ходе формирования раковинных приростов, преобразуем $\delta^{18}\text{O}$ (см. таблицу) в температурные значения, используя зависимость, полученную ранее С.И. Кияшко и С.А. Горбаренко (1985).

Для профилей $\delta^{13}\text{C}$, в отличие от температурных, более характерны пики высоких значений, разделенные сравнительно монотонными участками (рис. 5). При этом пики значений $\delta^{13}\text{C}$ с амплитудой до 3,5‰, не совпадающие с максимумами температурной кривой, приходятся обычно на начальную фазу температурных циклов, формирующуюся в ходе весеннего подъема температуры придонных вод. Наряду с пиками весеннего происхождения профили $\delta^{13}\text{C}$ содержат также менее заметные низкоамплитуд-

ные осцилляции, которые приходятся на фазы высоких (летних) и низких (осенних) температур водной толщи.

На раковине из пролива (рис. 5, А), где существуют постоянные течения, эти летне-осенние осцилляции недостаточно отчетливы или имеют сглаженный характер. Вместе с тем на открытых участках побережья и в бухте (рис. 5, Б и В) они более крутые и многочисленные. Амплитудная величина летних осцилляций $\delta^{13}\text{C}$ на открытых участках и в бухте в одни и те же годы может колебаться в широких пределах. Однако количество осцилляций почти одинаково. Так, если сравнивать ростовые периоды 1993 г., то на открытых участках их насчитывается 4, а в бухте – 3, в 1994 г. и на открытых участках и в бухте – 3. Резкое понижение величины $\delta^{13}\text{C}$ в 1995 г., совпадающее по времени с образованием перерыва роста раковин, прослеживается также и у раковины из пролива. Это может свидетельствовать о региональном характере колебаний $\delta^{13}\text{C}$.

Температурные профили раковин, как и изотопные, состоят из полных, неполных и незавершенных циклов, отражающих сезонный ход температур роста в придонных слоях водной толщи. Так, на раковине из прол. Танфильева (рис. 5, А) первый ростовой цикл – неполный, второй, третий и четвертый – полные и пятый – незавершенный с максимальными температурами от 14,5 до 16,0°C и минимальными от 3,2 до 4,5°C. Температурный диапазон роста на этом биотопе составляет около 13°C.

На раковине из открытых участков восточного побережья Кунашира (рис. 5, Б), при высоте ее почти такой же, как из пролива, II цикл – неполный, III – полный и IV – незавершенный. Максимальные температуры роста составляют 17,0 и 17,8°C, минимальные – 2,7 и 3,7°C. Следовательно, ростовой диапазон здесь достигает примерно 15°C.

Профиль раковины гребешка из бух. Церковной (рис. 5, В) содержит полные II и III циклы и незавершенный IV. К I циклу можно отнести лишь одну пробу. Максимальные температуры роста на этом биотопе составляют 13,8 до 15,2°C, минимальные – от 1,8 до 4,5°C. Диапазон роста в бухте по данным почти за 3 года превышает 13°C.

Таким образом, если сравнивать биотопы по экстремальным температурным диапазонам роста раковин за 3 года, то температурные условия роста гребешка в прол. Танфильева и бух. Церковной существенно не различаются. При сопоставлении усредненных летних максимумов самые низкие температуры (14,5°C) характерны для гребешков из бух. Церковной, несколько выше они (15,4°C) в прол. Танфильева и наибольшие (17,4°C) – на восточном побережье Кунашира.

Максимумы циклов температурных профилей, очевидно, соответствуют наибольшим температурам придонного слоя воды в летне-осенний

**Изотопные отношения кислорода и углерода в раковинах *Mizuhopecten yessoensis*
на южно-курильском мелководье, 1995 г.**

Пролив Тарифильева (ст. 8)				Побережье о-ва Кунашир (ст. 42)				Бухта Церковная (ст. 53)			
№ пробы	Н, мм	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	№ пробы	Н, мм	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$	№ пробы	Н, мм	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{13}\text{C}$
1	18,8	1,27	1,43	1	19,0	1,24	2,66	1	18,0	2,90	1,16
3	21,7	1,86	1,24	2	20,3	0,84	2,40	2	19,4	3,49	1,25
5	25,0	2,58	1,36	3	22,0	1,10	2,13	3	21,2	3,32	1,52
7	28,3	2,84	2,11	4	23,0	1,06	1,88	4	22,9	2,79	1,70
9	31,5	1,63	2,02	5	24,6	1,01	1,79	5	24,6	2,92	1,99
11	34,9	0,47	1,68	6	25,5	0,62	1,83	6	26,7	2,39	1,71
13	38,5	0,51	1,65	7	27,0	0,26	1,90	7	27,6	2,13	1,81
15	42,8	0,21	1,56	8	28,9	0,29	1,78	8	29,0	1,83	1,97
17	45,3	0,28	1,55	9	30,5	0,40	1,62	9	29,8	1,47	1,78
19	48,7	0,20	1,70	10	32,0	0,43	1,86	10	31,0	1,18	1,72
21	52,1	0,67	1,80	11	33,0	-0,03	1,58	11	32,3	1,20	1,76
23	54,9	0,84	1,79	13	35,7	-0,05	1,59	13	35,7	0,83	1,49
25	59,0	1,10	1,64	15	38,8	0,76	1,77	15	38,2	0,71	1,88
27	62,3	1,58	1,60	17	42,0	1,07	-	17	41,0	0,71	1,74
29	66,4	2,41	1,58	19	45,0	1,47	1,65	19	43,3	1,09	1,67
31	70,3	2,94	1,88	21	48,0	2,05	1,78	21	46,0	1,01	1,74
33	73,1	2,73	2,65	23	51,4	2,98	1,63	23	48,8	1,57	1,71
35	76,0	2,17	1,87	25	54,3	3,27	2,26	25	51,5	1,46	1,65
37	78,9	2,24	1,98	27	56,9	2,96	3,53	27	54,1	1,97	1,82
39	82,5	1,36	1,94	29	59,6	2,13	2,90	29	57,2	3,41	1,80
41	85,3	1,34	1,64	31	62,5	2,48	2,34	31	59,6	2,75	2,32
43	88,5	0,79	1,46	33	65,0	1,08	2,43	33	62,5	2,21	2,12

45	90,8	0,55	1,45	35	67,8	1,44	2,28	35	64,9	1,63	1,90
47	93,0	0,49	1,30	37	69,9	1,68	2,12	37	67,0	1,55	1,77
49	95,3	0,56	1,29	39	72,4	1,30	2,09	39	69,0	0,97	1,58
51	97,8	0,79	1,37	41	74,3	0,78	1,96	41	72,0	0,77	1,70
52	98,7	1,01	1,22	43	76,7	0,73	1,83	43	74,5	0,68	1,81
53	99,8	1,30	1,29	45	78,6	0,01	1,75	45	77,1	0,52	1,65
54	101,1	1,63	1,15	47	81,0	0,18	1,63	47	79,8	0,72	1,80
55	102,6	3,14	1,42	49	83,9	-0,26	1,64	49	81,9	0,82	1,78
57	104,9	2,72	2,04	51	86,1	-0,06	2,12	51	84,0	0,85	1,54
58	106,0	2,27	1,97	53	88,1	0,06	1,58	53	86,1	1,57	1,63
59	107,2	1,94	1,90	55	90,5	0,15	1,80	55	88,0	1,71	1,49
60	108,8	1,40	1,66	57	92,6	0,25	1,69	57	90,1	2,49	1,50
61	109,9	0,54	1,35	59	95,0	0,54	1,54	59	90,9	2,85	1,31
63	112,3	0,13	1,04	61	97,2	0,69	1,82	60	91,5	2,58	1,98
65	114,1	0,26	1,04	63	100,0	1,28	1,92	61	92,5	2,32	1,97
67	116,7	1,02	1,08	65	102,9	1,32	1,77	62	93,7	1,97	1,99
69	118,9	1,49	1,27	67	105,0	1,69	2,02	63	95,0	1,73	1,80
70	119,8	2,25	0,88	69	107,2	2,34	2,12	64	96,0	1,33	1,42
72	121,8	2,92	0,94	71	108,8	3,03	1,96	65	96,9	1,13	1,23
73	122,7	2,72	1,19	73	110,5	2,80	2,62	66	97,5	0,58	1,15
74	123,5	2,84	1,10	75	112,4	2,83	2,59	67	98,8	0,33	1,16
75	124,3	2,06	1,17	77	114,7	2,20	2,06	68	100,0	0,61	1,24
76	125,3	0,54	0,07	79	116,7	1,67	2,16	69	101,2	0,37	1,46
-	-	-	-	81	119,1	2,05	2,03	71	102,8	0,46	1,48
-	-	-	-	83	121,3	1,53	1,91	75	106,2	0,81	1,54
-	-	-	-	85	122,9	0,87	1,87	76	107,0	0,82	1,19
-	-	-	-	87	124,9	0,31	1,06	-	-	-	-
-	-	-	-	89	127,3	-0,08	1,24	-	-	-	-

Рис. 5. Температурные профили (1), колебания изотопного состава углерода (2) и сопоставление "зимних" (3) и "летних" (4) перерывов роста раковины при морского гребешка на южно-курильском мелководье

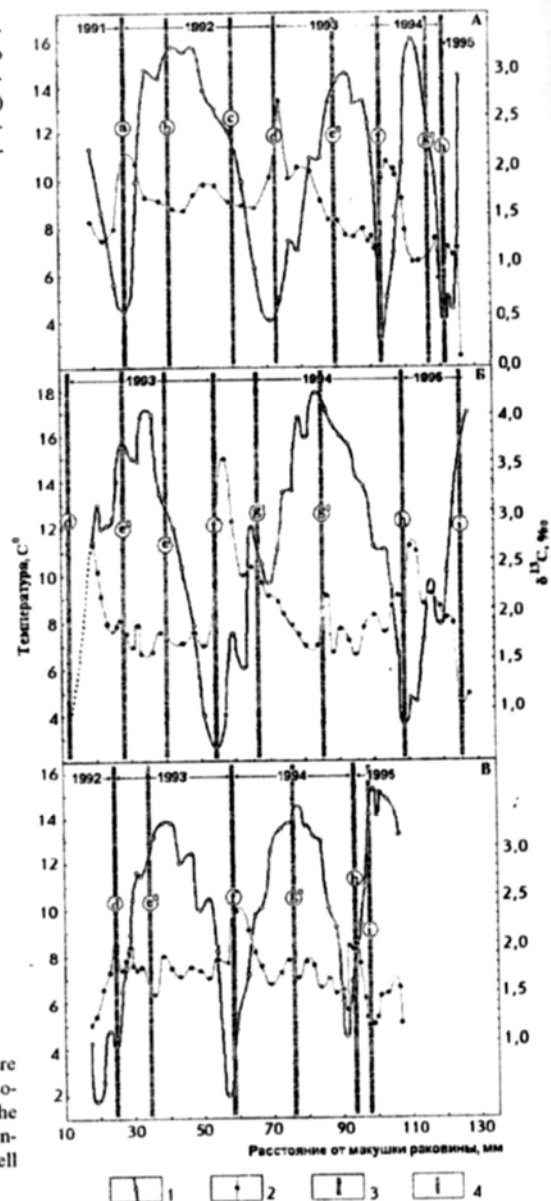


Fig. 5. Seasonal temperature profiles (1), and stable carbon isotope variations (2), recorded in the scallop shells, related to the "winter" (3) and "summer" (4) shell growth cessations

период (август-сентябрь), а минимумы – зимним температурам. Основываясь на этом, можно разделить встречающиеся на раковине гребешков перерывы роста на зимние, которые формируются в период, когда температура воды снижается до минимальной (1,8–4,5°C), и летние, появление которых на раковине приходится на период, когда температура придонного слоя поднимается выше 10°C.

На раковине из прол. Танфильева (рис. 5, А) к зимним относятся перерывы а, d, f и h. Остальные перерывы (b, c, e⁰ и g⁰) образовались в летний период. Раковина гребешка из района восточного побережья Кунашира (рис. 5, Б) несет три зимних перерыва (d, f и h) и пять летних (e⁰, e¹, g¹, g⁰ и i). Перерывы e¹, g¹ и i по отношению к раковине из прол. Танфильева являются новыми. При этом перерыв e¹ сформировался, очевидно, в осенний период 1993 г., g¹ – в 1994 г. во время весеннего повышения температуры, а появление перерыва i связано с более поздним сроком отбора проб на ст. 42, по сравнению с предыдущей (см. раздел "Материал и методика").

На раковине из бух. Церковной (рис. 5, В) три зимних (d, f и h) и три летних (e⁰, g⁰ и i) перерыва. Обращает внимание некоторое несовпадение зимних перерывов и зимних температурных минимумов. Вторая особенность, на которую также следует обратить внимание, касается перерывов и осцилляций $\delta^{13}\text{C}$. Высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ совпадают с зимними перерывами. Летние перерывы в одних случаях приходятся на повышенные значения осцилляций $\delta^{13}\text{C}$ (см. также рис. 5, Б), в других – на пониженные. Однако амплитуда этих осцилляций обычно более или менее выражена.

Следовательно, летние перерывы роста на раковине гребешка могут иметь как локальный, так и региональный характер и играть роль дополнительных пространственно-временных реперов, позволяющих, совместно с отметками зимних перерывов и колебаниями $\delta^{13}\text{C}$, более детально синхронизировать ростовые инкременты раковин из разных биотопов. Зимние перерывы в совокупности с максимумами изотопного профиля или термическими минимумами температурного профиля дают возможность установить индивидуальный возраст моллюска, колебания скорости роста его раковины в ходе индивидуального развития, а также температурные условия роста и размножения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты изотопного изучения раковин *Mizuhopecten yessoensis* затрагивают широкий круг проблем, из которых в контексте данной работы наибольший интерес могут представлять следующие: соотношения

изотопных температур роста и реальных температур обитания, динамика приростов, предельные и оптимальные температурные условия в центре и на границе ареала, оптимальные приросты и рост за пределами сплошного ареала, температурные условия размножения и пополнения популяции, а также факторы, определяющие колебания изотопного состава углерода.

Изотопный состав углерода и его колебания в водной толще. Величина $\delta^{13}\text{C}$ в раковинах моллюсков зависит главным образом от изотопного состава общего растворенного неорганического углерода (ΣCO_2), существующего в морской воде преимущественно в форме HCO_3^- . Сезонная же динамика $\delta^{13}\text{C}(\Sigma\text{CO}_2)$ на шельфе, а следовательно и $\delta^{13}\text{C}$ раковин сублиторальных моллюсков, тесно связана с продуктивностью фитопланктона и динамикой водных масс (Killingley, Berger, 1979; Arthur et al., 1983). В периоды "цветения" фитопланктона величина $\delta^{13}\text{C}(\Sigma\text{CO}_2)$ в поверхностных водах возрастает, а в придонных, где в процессе деструкции органического вещества происходит освобождение изотопно-легкой углекислоты, значения $\delta^{13}\text{C}(\Sigma\text{CO}_2)$ обычно остаются низкими. Однако в верхней сублиторали, где гидродинамические трансформации захватывают всю водную толщу, сезонные "выпрыжки" развития фитопланктона, как и иные процессы, в ходе которых изменяется состав и плотность фитопланктонных сообществ, регистрируются и в ростовых слоях раковинного вещества бентосных моллюсков.

В наших материалах пики высоких значений $\delta^{13}\text{C}$ (от +2,00 до +3,65‰) и мелкие осцилляции $\delta^{13}\text{C}$ имеют, очевидно, разное происхождение. Высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ приходятся на приросты раковины, сформировавшиеся в начале сезонного цикла, когда температура воды в придонных слоях была около 4–6°C. Следовательно, пики высоких значений могут соответствовать весенним "выпрыжкам" развития фитопланктона. Менее выраженные летние колебания $\delta^{13}\text{C}$ с амплитудой до 0,5–0,7‰ могут быть вызваны послештормовыми трансформациями водной толщи.

Температурные условия обитания и температуры роста. Исследованные экземпляры гребешка происходят из одного района. Однако изотопный состав их раковин, величина сезонных приростов и структурные особенности ростовых инкрементов характеризуются определенными различиями, которые могут быть обусловлены как факторами индивидуального развития, так и факторами среды обитания. Поэтому, прежде чем переходить непосредственно к росту, остановимся на краткой характеристике гидрологических условий обследованных биотопов.

Один из этих биотопов (ст. 8) расположен в прол. Танфильева, для которого характерен активный гидродинамический режим. Скорость придонных течений в совокупности с приливно-отливными, волновыми и дрейфовыми течениями выше 10-метровой изобаты может достигать 3–5 м·с⁻¹

(Жуков, 1954; Лоция..., 1984). Температура поверхностного 10-метрового слоя воды за счет главным образом трансформации теплых водных масс, поступающих из прол. Измены, в летний период может подниматься до 16–18°C (рис. 1). Однако из-за суточной смены течений температурный режим пролива неустойчив. В составе донных сообществ этого района преобладают низкобореальные виды, основная часть ареала которых расположена к югу. Вместе с тем здесь встречается и ряд холодноводных видов, что также может указывать на нестабильность летнего температурного режима. Наибольшие изотопные температуры роста гребешка на ст. 8 (глубина 15 м) составляют, по нашим данным, около 16°C, наименьшие – до 3,2–4,0°C.

Второй биотоп (ст. 42) – это открытый участок на восточном побережье о-ва Кунашир, расположенный в зоне действия антициклонической циркуляции струй теплого течения, выходящих из прол. Измены и направляющихся вдоль побережья острова на север к м. Мечникова. В августе-сентябре температура поверхностного 10-метрового слоя водной толщи может достигать 18–21°C. В донных сообществах этого биотопа преобладают низкобореальные виды, а выше изобаты 8–10 м встречаются формы субтропического происхождения. Изотопные температуры роста раковин гребешка здесь выше, чем в других районах южно-курильского мелководья. Летом они поднимаются до 17–18°C, зимой опускаются до 2,8–3,6°C.

Третий биотоп (ст. 53) – полузащищенная от волн бухта, дно которой на глубине 9 м покрыто слоем мелкозернистого песка и редкими водорослями. Широким входом бухта обращена на юго-восток, в сторону волновых и дрейфовых течений летнего муссона. Данные по температуре ее вод в литературе не обнаружены. Однако гидрологический режим бухты в значительной степени определяется проходящим вблизи холодным течением Оясио, температура поверхностного слоя которого летом обычно не поднимается выше 12–14°C (Жуков, 1954). Вместе с тем в отдельные годы, если об этом судить по бухтам подобной конфигурации, также расположенным в зоне действия Оясио (Taguchi, 1976), придонные температуры могут подниматься до 15–16°C. Наши изотопные материалы по раковине приморского гребешка из данной бухты свидетельствуют о том, что значения максимальных летних температур роста здесь являются одними из самых низких и составляют 14–15°C, при минимальных зимних – 1,7–2,0°C.

Таким образом, предельные изотопные температуры роста приморского гребешка на южно-курильском мелководье составляют от 1,7–2,0 до 17–18°C. При этом летние температуры роста соответствуют, очевидно, и предельным температурам придонной морской воды в обследованных биотопах. Верхние предельные температуры роста приморского гребешка достигают 19–20°C (Игнатьев и др., 1976; Ignat'ev, Kiiashko, 1989). Нижние пре-

дельные изотопные температуры роста гребешка на южно-курильском мелководье и вблизи географического центра ареала (Игнатьев и др., 1976) совпадают. Вместе с тем хорошо выраженные зимние перерывы на раковинах гребешков из обоих районов могут свидетельствовать о том, что температура как придонных, так и поверхностных вод южно-курильского мелководья (Веселова, 1975) опускается зимой ниже предельной температуры роста, соответствующей 1,7–2,0°C.

Сезонная амплитуда ростовых температур на южно-курильском мелководье в разные годы изменялась от 10,5 до 14,8°C. Вблизи географического центра ареала приморского гребешка она изменялась от 12,7 до 17,1°C (Игнатьев и др., 1976). Средняя температура роста в августе и сентябре на восточном побережье Кунашира (ст. 42) составляла 17,1°C, в прол. Танфильева (ст. 8) – 15,3°C, в бух. Церковной (ст. 53) – 14,3°C. Аналогичная величина в центре ареала, полученная также по трем ростовым циклам двух раковин, собранных в одном районе (о-в Фуругельма, зал. Петра Великого), но, очевидно, на разных биотопах, составляла 17,6 и 16,0°C. Из наших материалов следует, что к температурным условиям предположительно оптимального роста в центре ареала наиболее близок экз. 42, собранный на восточном побережье Кунашира, а условия роста на остальных двух биотопах южнокурильского мелководья, особенно на ст. 3, могут рассматриваться как краевые.

Динамика приростов в центре и на краю ареала. Формирование приростов раковины гребешка в ходе его индивидуального развития носит неравномерный характер. В центре ареала наибольшие приросты образуются в конце первого года жизни и приходятся на весенне-летний подъем температуры морских вод (Игнатьев и др., 1976). В последующие периоды активного роста величина приростов уменьшается. Учитывая это, сравним соотношения темпов роста раковин гребешка в районе о-ва Фуругельма (зал. Петра Великого), в бух. Церковной и прол. Танфильева (рис. 6).

К началу II цикла активного роста, которому предшествовал ростовой период продолжительностью около 5–6 мес. (с июня-июля по ноябрь), высота раковины из бух. Церковной составляла 19 мм, из района о-ва Фуругельма – 22–24 мм. К концу II цикла прирост раковины гребешка из зал. Петра Великого достиг 62 мм, а из бух. Церковной – 39 мм. Следовательно, средняя линейная скорость роста в центре ареала на протяжении первых 18–20 мес. может превышать 4,5 мм·мес.⁻¹, тогда как на границе ареала она составляет лишь около 3 мм·мес.⁻¹.

Иная картина наблюдается в III цикле. Несмотря на температурные различия биотопов, величина приростов раковин из района о-ва Фуругельма падает в этом цикле до 32–37 мм, приближаясь по значениям к прирос-

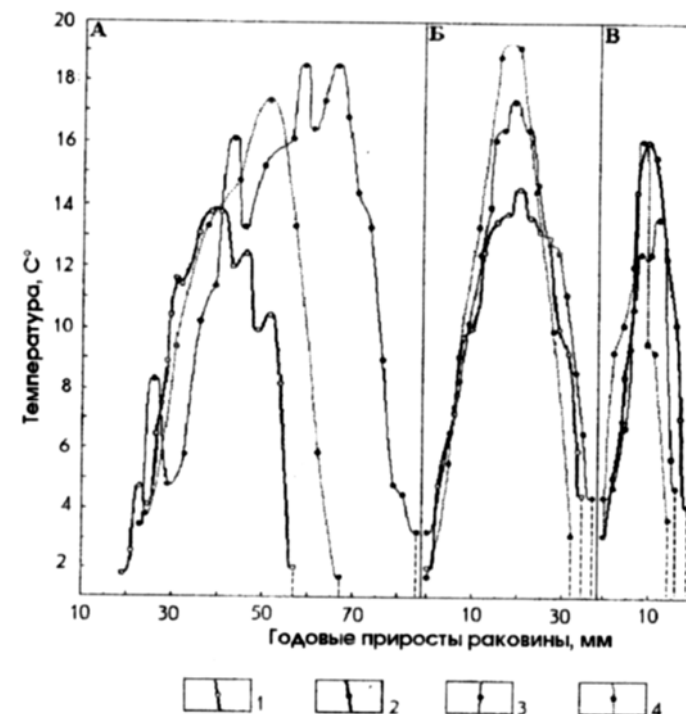


Рис. 6. Температура и приросты раковины приморского гребешка во время II (А), III (Б) и IV (В) ростовых циклов в центре и на северной границе ареала: 1 – бух. Церковная (ст. 53), 2 – прол. Танфильева (ст. 8), 3 – район о-ва Фуругельма, Японское море, экз. 54 (по: Игнатьев и др., 1976), 4 – район о-ва Фуругельма, Японское море, экз. 56 (по: Игнатьев и др., 1976)

Fig. 6. Growth temperature, and shell growth increments, formed during II (A), III (B), and IV (B) growth cycles of *M. yessoensis* beside the northern limit and in a geographical center of the species area; 1, st. 53, Tzerkovnaya Inlet, Shikotan Island; 2, st. 8, Tanfiliev Strait; 3 and 4, Furuhelm Island, the Sea of Japan (specimens No 54 and 56, after Ignat'ev et al., 1976)

там раковины из бух. Церковной, составляющим около 34 мм. Различия в приростах не превышают в данном случае 5 мм. Подобные соотношения температур и приростов можно наблюдать и в IV цикле, краевые условия которого, ввиду незавершенности температурной кривой раковины из бух. Церковной, представлены экземпляром из прол. Танфильева. Различия в приростах на разных биотопах здесь также не превышают 5 мм. Таким

образом, вблизи географического центра ареала температура как фактор роста приморского гребешка оказывает наибольшее влияние в ходе II ростового цикла, прирост за который составляет по отношению к остальным циклам более 40%. При этом, очевидно, приросты II цикла тем выше, чем продолжительнее в придонных слоях морской воды сохраняется температура от 14 до 18°C.

Вторая важная особенность индивидуального роста boreальных моллюсков в центре ареала, отмеченная ранее по изотопным данным белемнитов (Тейс и др., 1968) и мидии Грея (Садыхова и др., 1971), касается последующих циклов. Так, если температурный диапазон роста II цикла гребешка превышает 15°C, то диапазон III составляет около 10, IV – 9, а V – 8°C при плотности опробования для II цикла – 0,4, III – 0,5, IV – 0,6 и V – 0,7 пробы/мм. Сокращение температурного диапазона происходит за счет роста как при пониженных летних, так и несколько повышенных зимних температурах, что может свидетельствовать о меньшей продолжительности ростового периода раковины в III–V циклах по сравнению со II циклом. Вместе с тем на границе ареала наибольшие приросты раковины почти равномерно распределены между II и III циклами (32 и 29%), а температурный диапазон в ходе индивидуального развития остается почти неизменным ($11 \pm 1^\circ\text{C}$).

Вышеприведенные материалы наводят на мысль о некоторой детерминированности модели ростовых процессов приморского гребешка. Очевидно, наибольшее влияние на общий ход индивидуального развития могут оказывать темпы роста в I и II циклах. Для успешного развития во II цикле раковина гребешка в конце I цикла должна иметь определенные размеры (средняя высота в центре ареала 18–22 мм), по достижении которых рост обычно прекращается. В этом случае в ходе II цикла формируются наибольшие приросты раковины и, соответственно, соматической и репродуктивной массы тела. В конце II цикла размерно-весовые характеристики также должны достигать определенных значений. Только в этом случае, как и в конце I цикла, развитие сопровождается зимним перерывом или зимней приостановкой роста раковины.

Подобная схема роста характерна для наиболее плотных поселений гребешка в центре ареала. Однако при ее реализации вблизи края ареала можно заметить некоторые отклонения. Например, при очень низких темпах прироста в I цикле компенсация недостающей массы (максимальные приросты) может происходить не во II цикле индивидуального развития, а в III (ст. 42). Отклонения другого типа связаны с ростом в условиях еще более низких летних температур бух. Церковной. Несовпадение перерывов роста раковины из этой бухты с термическими минимумами также следует

рассматривать как проявление компенсационного роста в зимний период. Перерывы роста здесь наступают весной, когда $\delta^{13}\text{C}$ достигает высоких значений, и напоминают паузы эндогенного ростового ритма, известные у других видов двустворчатых моллюсков (Richardson, 1996).

Оптимальные и предельные температурные условия роста. Наибольшие приросты раковины гребешка, независимо от стадии его индивидуального развития, формируются при определенном диапазоне температур морской воды, соответствующем примерно 10–14°C (Тибилова, Брегман, 1975; Силина, Позднякова, 1986). Такие температуры, как показывают наши материалы, характерны и для южно-курильского мелководья. Следовательно, одной из причин более низких приростов вблизи границы ареала, по сравнению с приростами в центре ареала, может быть недостаточная продолжительность летнего периода оптимальных температур. Чтобы проверить это предположение, нанесем на изотопно-температурные циклы роста раковин среднемесячные температуры воды, измеренные в районах обитания. Для восточного побережья Кунашира воспользуемся гидрометеорологическими наблюдениями на станции Южно-Курильск (Веселова, 1975), для бух. Церковной и прол. Танфильева – температурами бух. Аккеси, расположенной в зоне действия холодного течения Оясио (Taguchi, 1976), а для района о-ва Фуругельма – температурными данными станции "Мыс Гамов," находящейся, как и о-в Фуругельма, в зоне действия ветви холодного Приморского течения (Ластовецкий, Якунин, 1981).

Время формирования наибольших приростов раковин южно-курильского мелководья, синхронизированных отметками летних штормовых перерывов, в одни годы (1993) на разных биотопах, включая и прол. Танфильева, совпадает полностью, в другие (1994) – может совпадать частично (рис. 7, А и Б). Приросты II цикла за 2,5 мес. (со второй половины августа по октябрь) достигают около 20 мм, что по отношению к годовым приростам гребешка в бух. Церковной составляет более 50%, а для восточного побережья Кунашира – более 60%. Наибольшие приросты III цикла в бух. Церковной за 2,5 мес. (с августа по первую половину октября) также превышают 50% (18 мм) этого цикла, на восточном побережье Кунашира они за 3,5 мес. (со второй половины июля по октябрь) составляют 57% (29 мм) цикла. Таким образом, период формирования наибольших приростов II и III циклов на биотопах южно-курильского мелководья начинается в августе при температуре морской воды 10–12°C и завершается при такой же температуре в октябре. В центре ареала (рис. 7, В) продолжительность периода наибольших приростов II цикла также составляет около 2,5–3 мес. Однако начинается этот период примерно в середине июня при температуре 7–8°C и заканчивается в начале сентября, когда температура поднимается до 17°C.

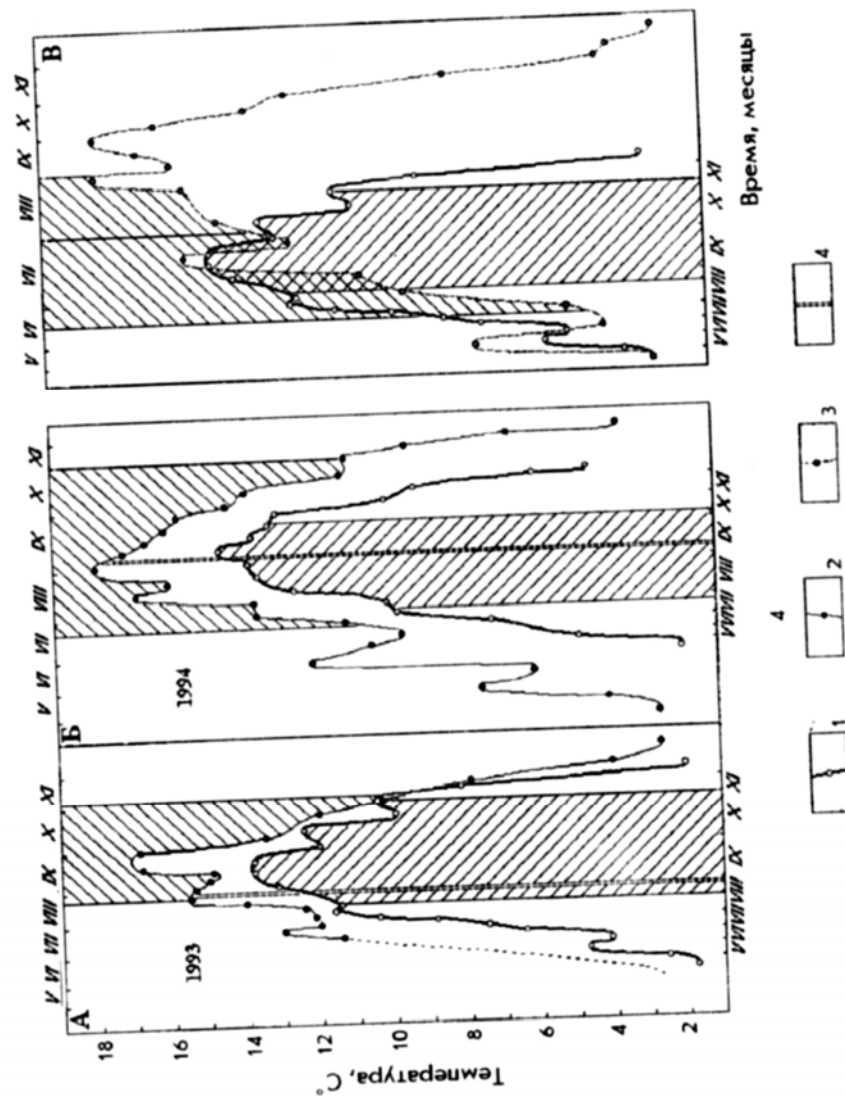


Рис. 7. Время формирования наибольших приростов II (А, В) и III (Б) ростовых циклов раковины приморского гребешка в центре и на северной границе ареала: 1 – бух. Церковная (ст. 53), 2 – восточное побережье Кунашира (ст. 42), 3 – район о-ва Фурутельма, Японское море, экз. 54 (по: Игнат'ев и др., 1976), 4 – летние (штормовые) перерывы роста

Fig. 7. Rapid growth periods during the II (A, B), and III (B) growth cycles of *M. yezoensis* beside the northern limit and in a geographical center of the species area: 1, st. 53, Tzerkovnaya Inlet, Shikotan Island; 2, st. 42, eastern coast of Kunashiri Island; 3, Furutelm Island, the Sea of Japan (specimens No 54 after Ignat'ev et al., 1976), summer (storm) intervals between growth cycles

Полный период роста приморского гребешка, по изотопным данным II цикла, в центре ареала составляет около 8 мес. (с конца апреля по конец декабря), на границе ареала – около 7 мес. (с мая по ноябрь). Из этого следует, что наибольшие возрастные размеры гребешка в центре ареала определяются в основном общими высокими темпами роста на протяжении II ростового цикла, тогда как продолжительность периода формирования наибольших приростов, вероятно, не имеет существенного значения.

Полный температурный диапазон роста приморского гребешка в центре ареала составляет около 18°C (от 1,7 до 19,5°C). Вблизи южных границ ареала, где зимние придонные температуры составляют около 5–7°C, а летние поднимаются выше 20°C (Yamamoto, 1957; Mori, 1975; Buestel et al., 1989; Cochard et al., 1991), ростовой диапазон, очевидно, может сокращаться за счет зимних температур. При летних температурах, превышающих 16°C, рост замедляется (Силина, Позднякова, 1986; Cross, 1994), а при 19–20°C – прекращается, хотя предельные температуры выживания составляют около 22°C (Ventilla, 1982; Maru, 1985a). В районе о-ва Ванкувер (около 50°с.ш.), где зимние температуры воды в поверхностном слое (подвесное культивирование) не опускаются ниже 7–8, а летние не поднимаются выше 16–17°C, ростовой диапазон за счет зимних температур не превышает 10°C (Cross, 1994). На южно-курильском мелководье температурный диапазон роста в отдельные годы (экз. 8, 1993 г.) также может сокращаться почти до 10°C. Однако эти изменения диапазона происходят здесь главным образом за счет летних температур.

В зал. Терпения (Охотское море) – одном из самых северных районов (около 50° с.ш.), где существуют естественные поселения гребешка (Скарлато, 1960, 1981; Скалкин, 1966, 1971), придонные температуры зимой опускаются, как и на северном побережье о-ва Хоккайдо (Maru, 1985b), до –1,4 (–1,6)°C. Летом температура водной толщи, как и на южно-курильском мелководье, может подниматься до 14–15°C (Веселова, 1975). Тем-

пературный диапазон роста здесь более узкий по сравнению с таковым в центре ареала, но за счет низких летних температур. Таким образом, вблизи северного края ареала границы температурного диапазона роста могут изменяться как за счет летних, так и зимних температур биотопа, а минимальный температурный диапазон роста раковины гребешка для I и II циклов, определяющих ход последующих приростов, составляет 9–10°C.

Вместе с тем у северных границ ареала на рост и нормальное развитие приморского гребешка могут оказывать влияние не только низкие летние температуры, но и продолжительность оптимальных температур роста. Так, если сравнивать вышеуказанные районы по продолжительности температурных условий оптимального роста, т.е. когда водная толща прогревается до температуры выше 10°C, то на первом месте находится район о-ва Ванкувер, где температура выше 10°C держится на протяжении года, примерно 220–230 дней, затем район о-ва Фуругельма (130–140 дней), восточное побережье Кунашира (120–130 дней), бух. Церковная (110–120 дней) и последнее место занимает зал. Терпения (90–100 дней). Очевидно, во всех этих районах при продолжительности оптимального роста до 2,5–3 мес. температурные условия могут рассматриваться как соответствующие оптимальному росту. Однако верхнее значение ростового оптимума (14°C) в районе о-ва Ванкувер наблюдается на протяжении 120–130 дней года, в центре ареала – 100–110 дней, на восточном побережье Кунашира – 60–70, в бух. Церковной – 50–60, а в зал. Терпения – 30–40 дней. За этот период в районе Ванкувера раковина гребешка на протяжении I цикла вырастает до 22–35 мм, II цикла – до 45–48 мм, в центре ареала – соответственно до 22–24 и 50–60 мм, на восточном побережье Кунашира – до 20–25 и 35–45, в бух. Церковной – до 18–20 и 30–40 мм. В зал. Терпения при ограниченной продолжительности оптимального роста (30–40 дней) приросты I цикла, очевидно, могут лишь в отдельные годы превышать минимальные (12–15 мм). Подобная ситуация вероятна и во II цикле, соответствующем минимальным размерам гребешка 20–30 мм (Силина, Позднякова, 1986). Следовательно, если придонные температуры в ходе I и II циклов не достигают 14–15°C, то продолжительность периода оптимального роста гребешка недостаточна для его дальнейшего развития.

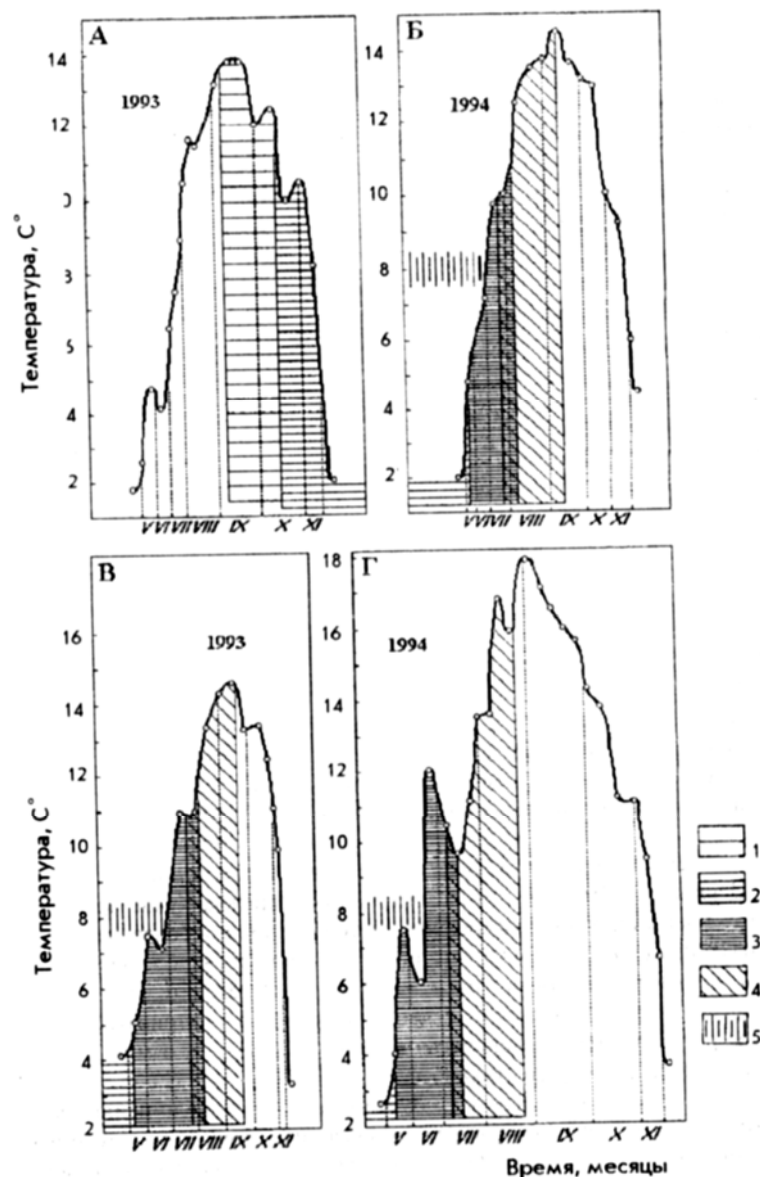
Температурные условия размножения и пополнение. По данным Мару (Maru, 1978, 1985b, 1994), изучавшего размножение приморского гребешка на Хоккайдо, дифференциация пола в этом районе наступает на второй год (II цикл роста), т.е. примерно через 13–15 мес. после метаморфоза осевшей личинки, и приходится на начало периода наиболее высоких летних температур (август–сентябрь), когда они превышают 16°C. Минимальные размеры раковины гребешка, при которых происходит дифференциация пола, соответствуют 30–35 мм. Следующая стадия – рост гонад и созревание половых продуктов – начинается поздней осенью (в конце II цикла), продол-

жается зимой при отрицательных температурах и завершается в середине или конце весны (начало III цикла), когда температура воды близка к 4–6°C. Нерест начинается обычно при 4°C, достигает максимума при 8 и завершается при 12°C. Таким образом, к началу нереста (III цикл) возраст гребешка приближается к 20–22 мес. Раковины гребешков такого возраста в центре ареала имеют размеры 80–100 мм, а вблизи его северной границы – от 55 до 70 мм. Минимальные размеры раковины, при которых развитие гонад заканчивается освобождением зрелых гамет, составляют обычно не менее 50 мм.

Такова общая схема репродуктивного развития гребешка в естественных популяциях у северного побережья Хоккайдо. Отклонения от этой схемы могут быть как в одну сторону, так и в другую. Например, в культивируемых популяциях созревание и выход гамет могут происходить в более ранние сроки, что связано с подрачиванием осевшей молоди в поверхностных, более прогреваемых слоях водной толщи, где скорость роста соматической и репродуктивной массы обычно в 1,2–1,4 раза выше, чем в придонных условиях (Ventilla, 1982). При пониженных летних температурах созревание и выход гамет сдвигается на более поздние сроки.

Схема репродуктивного развития приморского гребешка и дефинитивность ее отдельных стадий на южно-курильском мелководье могут изменяться в соответствии с температурными условиями биотопов (рис. 8). Так, в бух. Церковной стадия дифференциации пола, очевидно, начинается не в августе, как на северном побережье Хоккайдо (Maru, 1978), а в сентябре. Стадия нереста также начинается на месяц позже, но максимума достигает на 1,5 мес. позже, чем на Хоккайдо. В связи с тем, что метаморфоз личинки запаздывает на месяц, а температура воды в последующие 2,5–3 мес. сравнительно быстро опускается до 4°C, осевшая молодь к концу I ростового периода может быть меньше минимального критического размера этого цикла (12–15 мм). Подобная ситуация имеет место и в прол. Танфильева (рис. 8, В). Стадия нереста здесь растянута из-за температурных флуктуаций, а температурные условия роста спата аналогичны таковым в бух. Церковной. Вместе с тем на восточном побережье Кунашира (см. рис. 8, Г) ход нереста, раннее завершение стадии оседания и более высокая температура придонных вод в конце августа, сентябре и октябре дают возможность молоди вырастать за I цикл до 23–25 мм. Следовательно, поселения гребешка на южно-курильском мелководье могут рассматриваться, очевидно, как регулярно размножающиеся, если не выходить за рамки концепции аутоэкологической репродуктивности.

Однако если принимать во внимание репродуктивную ценность поселений разных биотопов мелководья, то вклад их в популяцию этого района не одинаков. Поселения бух. Церковной и прол. Танфильева по-видимому не



принимая участие в формировании размерно-возрастной и половой структуры на границе ареала, тогда как поселения восточного побережья Кунашира в некоторые годы могут оказывать влияние на восполнение краевых участков популяции. В целом же пополнение популяции приморского гребешка южно-курильского мелководья, характеризующегося высокой гидродинамической активностью, происходит из личиночного пула, формирующегося и существующего за счет транзитно-аллохтонной продукции, поступающей из прол. Измены, где располагается второй по значению для Хоккайдо центр марикультуры (Ито, 1991).

Подведем итоги обсуждения. Изотопные отношения кислорода в раковинном веществе дают возможность установить не только сезонный ход температурных колебаний и предельные температуры роста, но и вариации скорости роста и происхождение перерывов роста на разных биотопах и разных этапах индивидуального развития. Ростовые особенности приморского гребешка вблизи северной границы ареала характеризуются: низкой линейной скоростью, составляющей около $3 \text{ мм} \cdot \text{мес}^{-1}$, более равномерным, по сравнению с ростовыми характеристиками гребешка в центре ареала, распределением величины приростов между II и III циклами активного роста и более узким температурным диапазоном роста, исключая в ходе индивидуального развития его избирательность. При этом летние ростовые перерывы не оказывают заметного влияния на общую скорость роста.

Изотопный состав углерода раковин характеризуется высоко- и низкоамплитудными колебаниями. Пики высоких значений (от $+2,00$ до $+3,65\text{‰}$) отражают весенние "вспышки" развития фитопланктона, когда температура воды в придонных слоях около $4-6^\circ\text{C}$. Низкоамплитудные колебания (до $0,5-0,7\text{‰}$) связаны с послештормовыми трансформациями придонных вод и позволяют установить происхождение перерывов роста, а также дифференцировать биотопы по их гидродинамическому состоянию.

Рис. 8. Температурные и временные особенности репродуктивных стадий приморского гребешка на биотопах южнокурильского мелководья: А – II ростовой цикл в бух. Церковной, Б – III ростовой цикл в бух. Церковной, В – III ростовой цикл в прол. Танфильева, Г – III ростовой цикл в районе восточного побережья Кунашира. Репродуктивные стадии: 1 – дифференциация пола, 2 – гаметогенез, 3 – нерест, 4 – оседание планктонной личинки, 5 – температура нерестового максимума

Fig. 8. Thermal and temporal features of *M. yessoensis* reproductive stages on the different habitats: А, the growth cycle, Tzerkovnaya Inlet, Б, the III growth cycle, Tzerkovnaya Inlet; В, the III growth cycle, Tanfiliev Strait; Г, the III growth cycle, eastern coast of Kunashiri Island. Reproductive stages: 1, sexual differentiation; 2, growth of gametes; 3, spawning; 4, spatfall; 5, water temperature of the spawning final stage

Зимние температуры существования и летние размножения не являются фактором, ограничивающим расселение гребешка к северу. Существование гребешка вблизи северной границы ареала и возможность расселения его к северу определяется длительностью периода оптимальных ростовых температур в ходе формирования приростов I и II циклов. Из этого следует, что при культивировании гребешка особого внимания требуют температурные условия подращивания, а маркировка приморского гребешка при использовании обеих фаз промежуточного подращивания в полужакрытых бухтах возможна в районах, значительно удаленных к северу от его основного ареала.

Работа выполнена в рамках проекта Федеральной программы "Оценить ресурсный потенциал основных промысловых видов морских двусторчатых моллюсков и иглокожих, обитающих в прибрежных водах южных Курильских островов, выбрать объекты и акватории, пригодные для промышленного выращивания, разработать рекомендации по рациональному промыслу и культивированию этих объектов" (руководитель к.б.н. Вал.А. Брыков, Институт биологии моря – ИБМ ДВО РАН). Авторы благодарят Вал.А. Брыкова за предоставленные материалы и поддержку данной работы, выражают глубокую признательность канд. геол.-минерал. наук А.В. Игнатьеву (Дальневосточный геологический институт ДВО РАН) за содействие при проведении изотопных анализов, канд. биол. наук Ю.М. Яковлеву (ИБМ ДВО РАН) – за фотографии раковин гребешка и канд. биол. наук С.К. Понуровскому (ИБМ ДВО РАН) – за помощь при подборе экземпляров, использованных для изотопного анализа.

Литература

- Батикалова А.Я. 1934. Возраст и темп роста *Pecten yessoensis* (Jay) // Изв. АН СССР. Отделение математических и естественных наук. Вып. 2–3. С. 389–394.
- Веселова Л.Е. 1975. Особенности годового хода температуры воды на поверхности в южной части Охотского моря // Тр. Дальневост. науч.-исслед. гидрометеорол. ин-та. Вып. 50. С. 38–56.
- Голыков А.Н., Скарлато О.А. 1972. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. Т. 203, № 5. С. 1190–1192.
- Жуков Л.А. 1954. Основы гидрологического режима Курильского района Тихого океана // Тр. Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН-ТИНРО, 1947–1949 гг. Т.1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 304–390.
- Игнатьев А.И., Кияшко С.И. 1984. Методы изучения изотопного состава скелетного вещества // Физические и химические методы исследования в палеонтологии. М.: Наука. С. 78–90.
- Игнатьев А.В., Краснов Е.В., Шейтус В.Е. 1976. Исследование температурных условий роста гребешков по изотопному составу кислорода их раковин // Биол. моря. № 5. С. 62–68.

- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. 1980. Размножение иглокожих и двусторчатых моллюсков. М.: Наука. 207 с.
- Кияшко С.И., Горбаренко С.А. 1985. Изотопно-кислородная палеотемпературная шкала, полученная экспериментально для одного вида двусторчатых моллюсков // Геохим. № 3. С. 275–280.
- Ластовецкий Е.И., Якунин Л.П. 1981. Гидрометеорологическая характеристика Дальневосточного государственного заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 18–33.
- Люция. Охотское море (южная часть моря). Вып. 1. 1984. С. 22–218.
- Садыхова И.А., Тейс Р.В., Найдин Д.П. 1971. Определение сезонных температур роста раковин двусторчатых по изотопному составу скелетных карбонатов // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения. Вып. 4. Л.: Наука. С. 33–34.
- Скалкин В.А. 1966. Биология и промысел морского гребешка. Владивосток: Дальневост. книж. изд-во. 30 с.
- Скалкин В.А. 1971. Распределение, запасы и промысел морского гребешка в Сахалинско-Курильском районе // Моллюски: пути, методы и итоги их изучения. Вып. 4. Л.: Наука. С. 56–57.
- Скарлато О.А. 1960. Двусторчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodonta*). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 150 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двусторчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Силина А.В., Позднякова Л.А. 1986. Рост // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 144–164.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П., Сахс В.Н. 1968. Определение позднеросских и раннемеловых палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 45. С. 51–71.
- Тибиллова Т.Х., Брежман Ю.Э. 1975. Рост двусторчатого моллюска *Mizuhopecten yessoensis* в бухте Троицы (залив Посыета, Японское море) // Экология. № 2. С. 65–72.
- Arthur M.A., Williams D.F., Jones D.S. 1983. Seasonal salinity changes and thermocline development in the Mid-Atlantic bight as recorded by isotopic composition of bivalves // Geology. V. 11, N. 11. P. 655–659.
- Buestel D., Paquette P., Defosse J. 1989. Scallop cultivation in Golfe du Lion in the Mediterranean Sea. Results of 1987–1988 on-growing experiments with *Pecten maximus* and *Patinopecten yessoensis* // 7th International Pectinid Workshop. Portland, Maine, USA, 20–26 April 1989. P. 10.
- Cochard J.C., Comps M., Buestel D., Paquette P. 1991. Introduction of the Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* into France and the hatchery production of the F1 generation // International Compendium of Scallop Biology and Culture /Eds. S.E. Shumway, P.A. Sandifer. Publication of the World Aquaculture Society. Baton Rouge, La., USA. P. 281–286.
- Craig H., Gordon L. 1965. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and marine atmosphere // Symposium on marine geochemistry. Occasional publication N 3. Maragansett: University of Rhode Island. P. 277–374.
- Cross S.F. 1994. Oceanographic conditions conducive to culture of the Japanese scallop, *Patinopecten yessoensis*, in British Columbia, Canada // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop. Nanaimo, B.C., Canada, April 22–27, 1993. V. 2. Canada. P. 9–14. (Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science. 1994.)
- Hutchins L.W. 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution // Ecology Monographs. V. 17, N. 3. P. 325–335.
- Ignatiyev A.V., Kiyashko S.I. 1989. Temperature adaptation studies in molluscs by oxygen stable isotope composition of their shells // Proceedings of the 21st EMBS. Gdansk, 14–19 September, 1986. Gdansk: Institute of Oceanology Polish Academy of Sciences. P. 91–97.

- Ito H. 1991. Fisheries and aquaculture. Japan // *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture* /Ed. S.E. Shumway. New York. P. 1017–1055. (Development in Aquaculture and Fishery Sciences. V. 21.)
- Killingley J.S., Berger W.H. 1979. Stable isotopes in mollusc shell: detection of upwelling events // *Science*. V. 205, N. 4402. P. 186–188.
- Kinne O. 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature // *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*. V. 1. P. 301–340.
- Maru K. 1976. Studies on the reproduction of a scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). 1. Reproductive cycle of the cultured scallop // *Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station*. N. 18. P. 9–26.
- Maru K. 1978. Studies on the reproduction of a scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). 2. Gonad development in 1-year-old scallops // *Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station*. N. 20. P. 13–26.
- Maru K. 1985a. Tolerance of scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) to temperature and specific gravity during early developmental stages // *Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station*. N. 27. P. 55–64.
- Maru K. 1985b. Ecological studies on the seed production of scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) // *Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station*. N. 27. P. 1–53.
- Maru K. 1994. Some factors causing fluctuations in the collection of natural seed of the ezo giant scallop, *Patinopecten yessoensis* // *Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop*. Nanaimo, B.C., Canada, April 22–27, 1993. V. 1. Canada. P. 178–185. (Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science. 1994).
- Maru K., Obara A. 1967. Studies on the ecology of the scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). 1. On the growth and annual ring formation of the shell // *Science Reports of Hokkaido Fishery Experimental Station*. N. 7. P. 72–85.
- Mori K. 1975. Seasonal variation in physiological activity of scallops under culture in the coastal waters of Sanriku district, Japan, and physiological approach of a possible cause of their mass mortality // *Bulletin of Marine Biological Station Asamushi, Tohoku University*. V. 15, N. 2. P. 59–79.
- Richardson C.A. 1996. Exogenous or endogenous control of growth band formation in subtidal bivalve shells // *Bulletin of Institute of Oceanography, Monaco. Spec. N. 14, 4*. P. 133–142.
- Taguchi S. 1976. Microzooplankton and seston in Akkeshi Bay, Japan // *Hydrobiologia*. V. 50, N. 3. P. 195–204.
- Ventilla R.F. 1982. The scallop industry in Japan // *Advances Marine biology*. V. 20. P. 309–382.
- Yamamoto G. 1950. Ecological note of the spawning cycle of the scallop, *Pecten yessoensis* (Jay), in Mutsu Bay // *Science Reports of Tohoku University. Ser. 4 (Biology)*. V. 8. P. 477–481.
- Yamamoto G. 1957. Tolerance of scallop spats to suspended silt, low oxygen tension, high and low salinities and sudden temperature change // *Science Reports of Tohoku University. Ser. 4 (Biology)*. V. 23. P. 73–82.