

Распространение и экология приморского гребешка
***Mizuhopecten yessoensis* (Jay)**
на южнокурильском мелководье

Г. А. Евсеев

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 690041

Изучали распространение ювенильных и взрослых гребешков, их плотность, размерно-возрастной состав и его изменения на 3 неэксплуатируемых участках южнокурильского мелководья в 1993 и 1995 гг. Характерные особенности расположенного здесь поселения — низкая плотность ювенильных стадий, разрывность размерно-возрастного континуума и пятнистость — указывают на нерегулярность его воспроизведения, а происхождение скоплений связано с расчлененным рельефом дна и гидродинамическим режимом района. Основным типом воспроизведения является аллохтонное, за счет пелагических личинок охотоморского побережья Хоккайдо, поступающих на южнокурильское мелководье через Кунаширский пролив.

Space distribution and ecology of scallop
***Mizuhopecten yessoensis* (Jay)**
in the South Kurile Strait

George A. Evseev

Institute of Marine Biology, 690041, Vladivostok, Russia

Space and size-frequency distribution of juvenile and adult scallops, their density and its change in 1993 and 1995 on 3 unexploited fields of the South Kurile Strait were studied. Then features of this population are a low density of juveniles, interruption in size-age continuum, and spotting in adult settlements. It depends on irregular recruitment and underwater relief of the fields and their hydrodynamical regime. A basic type of a recruitment of the population is allochthonous way, for the score of pelagic larva from the northern coast of Hokkaido, which transporting on the fields through the Kunashir Strait.

Приморский гребешок — один из распространенных видов Японского и южной части Охотского моря. Северная граница его ареала проходит примерно по Курильскому заливу о-ва Итуруп [Скарлато, 1981]. Район наших исследований, южнокурильское мелководье, расположен в 250 км к югу от северной границы ареала. Для поселений приморского гребешка этого района харак-

терны нерегулярность пополнения и неравномерное пространственное распределение. На одних участках плотность его выше средней, но встречаются только старые экземпляры, а на смежных участках в аналогичных условиях обитания живые особи нередко отсутствуют. Сведения о вертикальных границах распространения приморского гребешка противоречивы [Скарлато, 1981], а данные о плотности и промысловых запасах [Скалкин, 1966], полученные методом драгирования в начале 60-х гг., в настоящее время не соответствуют реальным значениям.

Статья обобщает данные о распространении, размерно-возрастном составе и пополнении приморского гребешка в южной части южнокурильского мелководья. Данные о плотности поселений гребешка относятся к 1993-1995 гг., т. е. предшествуют промысловому изъятию его в последующие годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены гребешки и их раковины из поверхностного слоя донных отложений, обрастания на раковинах и внутри их, обрастания на талломных пластинах ламинарии, алярии и других макрофитов, а также на крупных гальках и валунах. Пробы донных отложений и обрастания собирали в августе–сентябре 1993 г. и в сентябре–октябре 1995 г. с борта судов типа МРС на глубинах 7-18 м. Всего было сделано 76 водолазных станций. Большая часть их располагалась у юго-восточного побережья о-ва Кунашир (от м. Мечникова до м. Весло), другая часть — в районе островов Танфильева и Зеленый (рис. 1); несколько станций — на южном и юго-западном побережье о-ва Шикотан (бухты Церковная и Звездная). Подсчет плотности гребешков проводила одна и та же водолазная группа по стандартной гидробиологической методике [Скарлато и др., 1964; Голиков, Скарлато, 1965]. Помимо отбора проб на водолазных станциях и визуальной оценки подводного мезо- и микрорельефа, провели драгирование на глубинах от 19 до 52 м.

При сборе ранних послеличиночных стадий гребешка обрастания валунов и макрофитов соскабливали, отмывали и разбирали на борту судна, на поверхности дна выбирали скопления раковинного и растительного детрита в гидродинамически малоактивных участках: в доступных расщелинах, за и между валунами

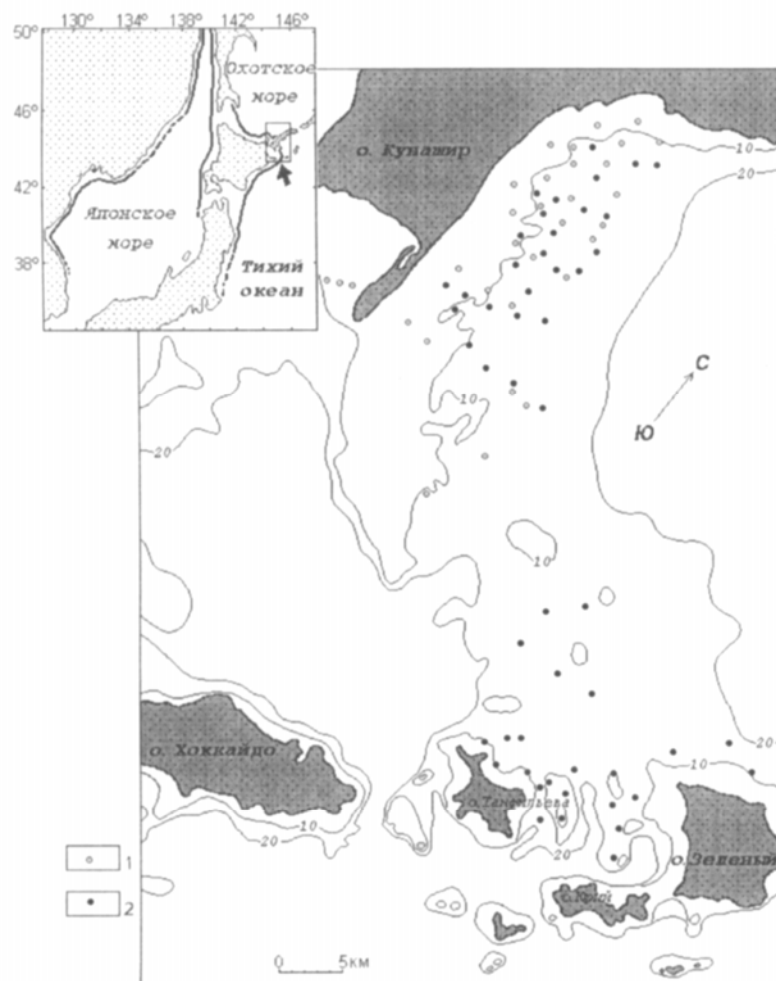


Рис. 1. Расположение водолазных станций на южнокурильском мелководье: 1 – 1993 г., 2 – 1995 г. На врезке – район исследований и ареал приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay).

Fig. 1. Schematic map of scuba-diver sampling on the South Kurile shallow-water: 1 – stations made in 1993; 2 – stations made in 1995. In left upper corner – sampling area and the area of geographical distribution of the scallop, *Mizuhopecten yessoensis* (Jay)

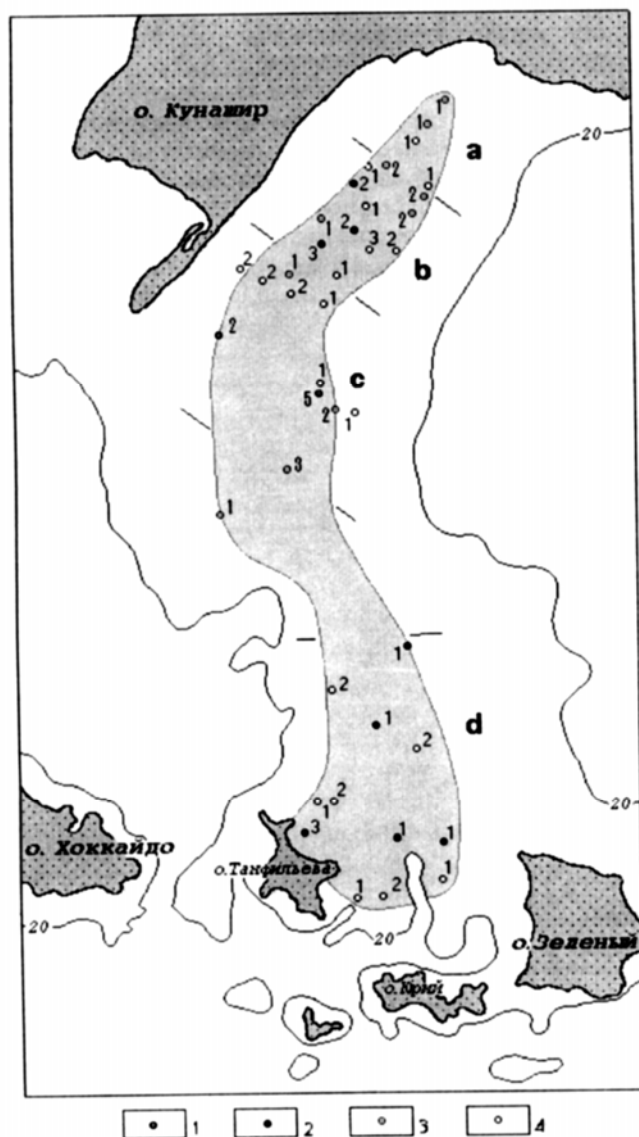
и скальными выходами, в понижениях рельефа и среди зарослей макрофитов. При опробовании грунта аккуратно снимали его поверхностный слой на глубину до 1-2 см. Площадь отбора составляла 400-600 см².

Спат и раковинный материал обрабатывали в стационарных условиях. Пробы грунта промывали через набор стандартных почвенных сит с минимальным размером ячеек 0,25 мм. Отмытый материал разбирали под биноклем и затем идентифицировали в лабораторных условиях. При определении индивидуального возраста взрослых гребешков использовали изотопные профили кислорода и углерода типовых экземпляров трех выборок, характеризующих разные биотопы южнокурильского мелководья [Евсеев, Кияшко, 1999]. Живые моллюски и их пустые раковины учитывали раздельно. Всего было изучено около 3500 экз. гребешка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Расселение ранних послеличиночных и сеголетних стадий. Прикрепленные послеличиночные стадии гребешка, размеры которых колеблются от 2-3 до 5-8 мм, обычно встречаются в местах, труднодоступных для их прямого обнаружения. В большинстве случаев это “гидродинамически теневые” стороны валунов, скальные выходы, пустые раковины, листовидные талломы макрофитов, другие возвышающиеся над дном образования, поверхность которых осложнена микроубежищами в виде расщелин, каверн и углублений. В связи с этим наши немногочисленные сборы ранних послеличиночных стадий были дополнены пустыми сеголетними раковинами из донных отложений гидродинамических ловушек. Размеры их раковин не превышали 18-20 мм.

Границы распространения послеличиночных и сеголетних стадий, несмотря на то что численность их по отношению к взрослым особям составляет не более 3-4%, в общих чертах совпадают с границами распространения взрослых особей (рис. 2). Однако распределение послеличиночных и сеголетних стадий по участкам колеблется в широких пределах. Так, на северном участке (а, рис. 2) в 1993 г. было собрано всего 2 экз., что составляет 9,1% от общего числа особей, осевших в этом году. На центральном участке (б) количество осевших особей возрастает до 31,8%, а на южном (с) – до 59,1%. При этом в живом состоянии ранние



последеличиночные стадии были обнаружены в 1993 г. только на двух станциях южного участка. Общее соотношение живых особей и пустых раковин в 1993 г. составляло 1:2,1.

В 1995 г. на северном участке было обнаружено также только 2 сеголетних особи (7,7%). На южном участке собрано 9 экз., или 34, 6%. Наибольшее число осевшей молоди приходилось на центральный участок (57,7%). Почти половина особей найдена здесь в живом состоянии. В районе островов Танфильева и Зеленый (участок d), где число станций с молодью примерно такое же, как на восточном побережье Кунашира, обнаружено 18 особей, что по отношению к общему количеству молоди, собранной в 1995 г., составляет 40,9%. Соотношение живых особей и пустых раковин на этом участке 1:1,6. На участках восточного побережья Кунашира эта величина в 1995 г. составляла 1:2,7.

Таким образом, если ранжировать южнокурильское мелководье по численности осевшей молоди гребешка, то на участки восточного побережья Кунашира и участок d приходится примерно одинаковая плотность оседания. В пределах восточного побережья распределение неравномерное. Здесь, очевидно, существует центр оседания, положение которого в одни годы может приходиться на центральный участок, в другие — на южный. Вместе с тем выживаемость осевшей молоди в районе островов Танфильева и Зеленый ниже, чем на центральном или южном участках восточного побережья Кунашира. Средняя расчетная плотность оседания, если о ее величине судить по сеголетним раковинам из донных отложений, составляет около 20 экз./м². Однако эта величина относится не к району в целом, а к особым условиям, которые встречаются в придонных гидродинамических ловушках.

Рис. 2. Распространение ранних послеличиночных и сеголетних стадий приморского гребешка на северном (a), центральном (b), южном (c) участках и у островов Танфильева-Зеленый (d) южнокурильского мелководья в 1993 и 1995 гг.: 1 — живые особи 1993 г., 2 — живые особи 1995 г., 3 — пустые раковины 1993 г., 4 — пустые раковины 1995 г. Цифры у станций означают количество собранных экземпляров

Fig. 2. Distribution of the early post-larval scallop stages and juveniles on the north (a), central (b), south (c) sites of the South Kurile Strait and off Tanfilieva and Zeleny Islands (d). 1 - live individuals of the 1993 cohort; 2 - live individuals of the 1995 cohort; 3 - empty shells of the 1993 cohort; 4 - empty shells of the 1995 cohort. Figures - the number of individuals

Плотность поселения взрослых особей. Локальная популяция гребешка занимает на южнокурильском мелководье обширную акваторию, площадь которой превышает 400 км². Верхняя граница этого поселения проходит примерно по изобатам 5-6 м, нижняя — 18-20 м, иногда опускается до 22 м, но глубже 20 м плотность очень низкая (<0,01 экз./м²). Главное поле поселения с глубинами от 6 до 18 м состоит из отдельных скоплений гребешка, внутри которых плотность колеблется от 0,1 до 3 экз./м², а в некоторых местах — до 4 экз./м² (рис. 3).

Конфигурация скоплений гребешка, их плотность и расположение относительно друг друга не постоянны. Так, на северном участке в 1993 г. можно было выделить скопление удлиненной формы, ориентированное в широтном направлении. В 1995 г. здесь сформировались два скопления. Одно из них, удлиненной формы, вероятно, образовалось на месте первоначального скопления, и его западные границы, где плотность достигает 3 экз./м², продолжают в сторону берега. Однако второе скопление, в 1995 г. расположенное южнее удлиненного и первоначального, для северного участка явилось новым.

Подобная картина наблюдается и на центральном участке. В 1993 г. здесь было одно крупное скопление, располагавшееся в северной его части и выходившее местами за пределы участка. Наибольшая плотность внутри скопления составляла 0,7-1,0 экз./м². В 1995 г. на месте крупного скопления выделялось лишь одно небольшое поселение с плотностью 0,1 экз./м². На остальных станциях плотность не превышала 0,07 экз./м². Вместе с тем в южной и мористой частях центрального участка в это время появились два или, возможно, одно новое крупное скопление с наибольшей плотностью до 1,5-2,5 экз./м².

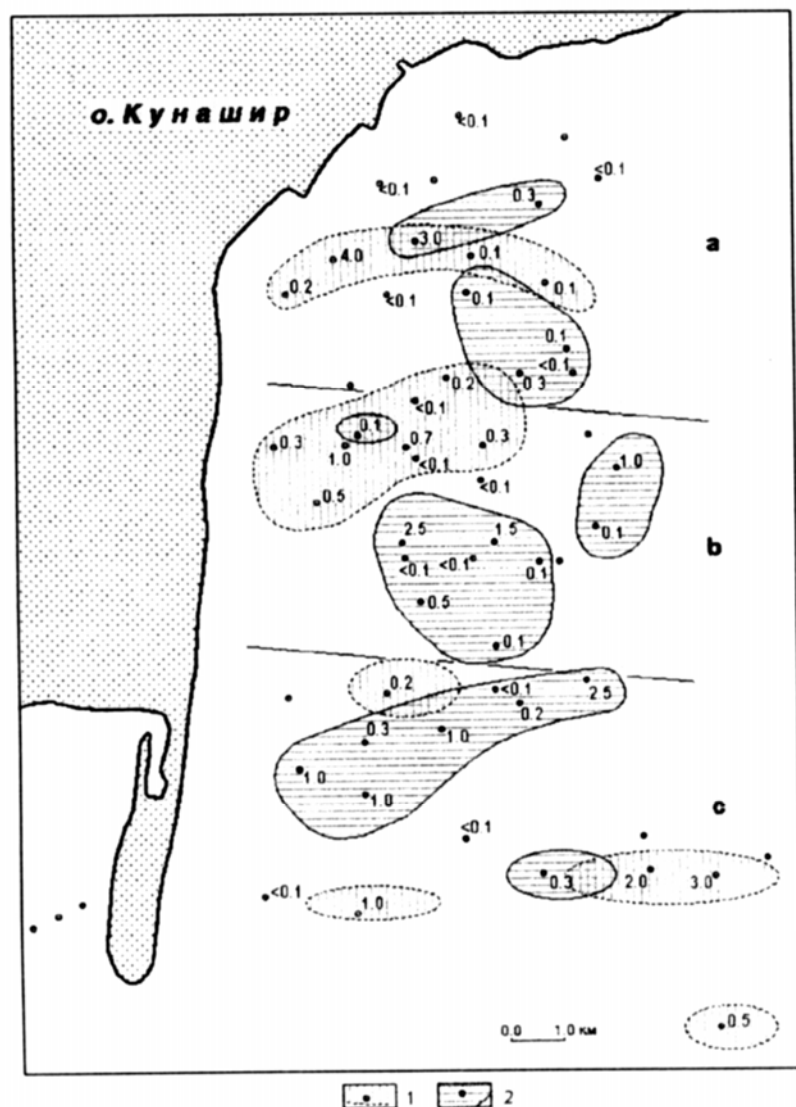
На южном участке в 1993 г. было четыре небольших скопления с наибольшей плотностью в центре участка, где величина ее составляла 2,0-3,0 экз./м². Однако в 1995 г. на этом участке обнаружено два скопления. Одно из них располагалось в центре участка, а второе, более крупное и вытянутое в широтном направлении, — в северной его части. Наибольшая плотность в пределах крупного скопления достигала 1,0-2,5 экз./м².

В районе островов Танфильева и Зеленый (участок d), где работы проводили только в 1995 г., малочисленное поселение гребешка состояло из двух небольших и недостаточно отчетливых

скоплений (по 2 и 3 станциям) с наибольшей плотностью 0,1 экз./м². На остальных 14 станциях плотность не превышала 0,08-0,09 экз./м².

Таким образом, на участках восточного побережья Кунашира общее число скоплений гребешка в 1993 и 1995 гг. было примерно одинаковым (5-7). Суммарная их площадь в 1993 г. составляла 19-20, а в 1995 г., в основном за счет южного участка, — около 20-22 км². Следовательно, общая площадь скоплений за 2 года почти не изменилась. Средняя плотность в скоплениях 1993 г. на северном участке составляла 1,1 экз./м², на центральном — 0,7 экз./м², а на южном — 1,7 экз./м². В 1995 г. эта величина на северном участке уменьшилась до 0,8 экз./м², на южном — до 0,9 экз./м². Это, вероятно, связано с расширением площади скоплений. На центральном участке плотность скоплений осталась неизменной. Вместе с тем расположение и конфигурация скоплений, насколько позволяет судить об этом сетка станций, заметно изменились.

Размерно-возрастная структура взрослых стадий. Высота раковины гребешка, исключая ранние послеличиночные стадии, на участках 1993 г. изменялась от 35-40 до 200 мм (рис. 4). На северном участке в распределении выделяются три размерные группы. Наиболее многочисленная группа, на которую приходится 74,9%, занимает центральную часть распределения и включает 5 классов с высотой раковины от 80 до 130 мм. Максимум распределения принадлежит размерному классу 100-110 мм. Вторая по численности (20,6%) — группа крупных особей с высотой раковины 130-190 мм (6 классов). Мелкие особи с размерами 40-80 мм представлены единичными экземплярами. Распределение центрального участка также состоит в основном из среднеразмерных и крупных особей, образующих две группы. Крупные особи (130-200 мм) занимают здесь доминирующее положение (68,0%), вторая группа по численности — среднеразмерные особи (31,2%), а мелкие особи, как и на северном участке, единичны (0,8%). На южном участке, как и на северном, преобладают среднеразмерные особи (81,9%). Однако максимум распределения приходится здесь на класс 110-120 мм, крупные особи малочисленны (12,7%), а мелкие — единичны (5,4%). Генеральное распределение гребешка на участках 1993 г. носит бимодальный характер с наибольшими значениями, приходящимися на 100-120 мм и 150-170 мм. Следовательно, поселение 1993 г. состояло в основном из гребешков



промысловых размеров (высота раковины более 100 мм), доля которых достигала около 88%.

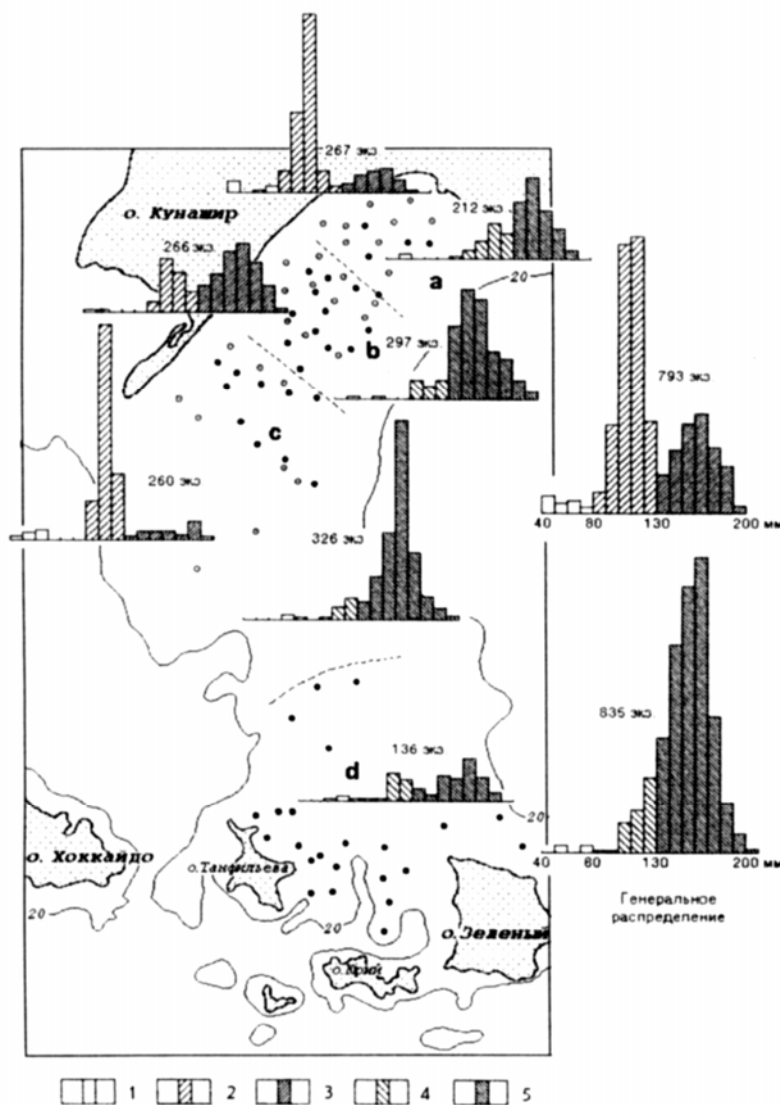
Индивидуальный возраст гребешков в поселении 1993 г. колебался от сеголетних до 9-10-летних. При этом на северном и южном участках доминирующая роль принадлежала 3-4-летним особям, число которых достигало 70%. Гребешки 1- и 2-летнего возраста редки, а особи старше 5 лет, очевидно, образуют вторую модальную группу распределения.

В 1995 г. форма размерных распределений для этих же участков заметно изменилась. Так, на северном участке модальный класс крупных особей сместился, по сравнению с распределением для 1993 г., на 1 класс влево, т. е. от 150-170 к 140-160 мм. Доля особей доминировавшей прежде среднеразмерной группы сократилась с 74,9 до 19,6%, а крупных — напротив, увеличилась с 20,6 до 78,9%. Однако трансгрессия распределений среднеразмерных и крупных особей, очевидно, не полная. В составе полуобособленного “хвоста” на долю особей с субмодальным классом 120-130 мм приходится около 65-70% особей среднеразмерной группы. Следовательно, для их полной трансгрессии величина сдвига вправо должна составлять также не менее 1-2 классов, или 10-20 мм. Смещение по модальному классу среднеразмерных особей (100-110 мм — 1993 г. и 120-130 мм — 1995 г.) составляет не более 2 классов. Мелкие экземпляры в 1995 г., как и в 1993 г., собраны также в небольшом количестве. Общая численность особей на северном участке в 1995 г. сократилась по сравнению с 1993 г. примерно на 22%.

Подобное асимметрично-одномодальное распределение характерно и для центрального участка. В “среднеразмерном хвосте” распределения различимы 3 малочисленных класса. Если величину смещения среднеразмерного распределения оценивать по его левому краю, то этот сдвиг составляет не более 2 классов. Мелкие особи и в 1995 г. были единичны, а часть крупных особей (23% по отношению к 1993 г.), составлявших классы 160-200 мм, очевидно, вымерла. Вместе с тем общая численность гребешков

Рис. 3. Распределение плотности поселения (экз./м) взрослых особей прибрежного гребешка на участках (а-с) восточного побережья о-ва Кунашир южно-курильского мелководья: в 1993 (1) и 1995 гг. (2)

Fig. 3. Density of the adult scallops (spec/m²) on the sites (a-c) of the South Kurile Strait in 1993 (1) and 1995 (2)



на центральном участке по сравнению с 1993 г. увеличилась на 11%, а модальный класс группы крупных особей сместился со 160-170 мм в 1993 г. к 140-150 мм в 1995 г. Следовательно, групповой линейный прирост за 2 года, если его оценивать по размерному распределению, может достигать 3-4 классов, или около 20 мм/год.

На южном участке распределение 1995 г. характеризуется выраженной одномодальностью. Основу его составляют крупные особи, доля которых превышает 90%. Обусловленное ростом смещение модального класса за 2 года достигает здесь 50 мм. Если учитывать естественную смертность крупных особей, результаты которой оказывают влияние на динамическое состояние последних 3-4 классов распределения, то часть особей может иметь приросты за 2 года около 60 мм. Иными словами, если на южном участке исключить пополнение за счет миграции поступления среднеразмерных и крупных экземпляров, то групповая линейная скорость роста автохтонных особей в период их развития от 3- до 5-летних, как и индивидуальная линейная [Евсеев, Кияшко, 1999], может достигать здесь более 20 мм/год.

Таким образом, на южном участке возраст особей, образующих левый "хвост" распределения, представленный среднеразмерными экземплярами, близок к 3-4 годам, а возраст крупных особей с высотой раковины от 160 до 210 мм колеблется от 5-6 до 9-12 лет. На распределении для центрального участка модальный класс 140-160 мм состоит из 5-летних и более старых особей, а среднеразмерные экземпляры возраста 3-4 лет также малочисленны. Подобная картина типична и для распределения на северном участке, где доминируют 5-6-летние особи, а 3-4-летние занимают подчиненное положение.

Возрастное и размерное распределения гребешка на участке d в общих чертах напоминают распределения на северном участке. Здесь также редки особи менее 80 мм. Среднеразмерная груп-

Рис. 4. Размерное распределение взрослых особей приморского гребешка на участках южнокурильского мелководья в 1993 и 1995 гг. Размерные группы: 1 – 40-80 мм 1993 и 1995 гг., 2 – 80-130 мм 1993 г., 3 – 130-200 мм 1993 г., 4 – 80-130 мм 1995 г., 5 – 130-210 мм 1995 г.

Fig. 4. Size-frequency histograms of the adult scallops on the sites of the South Kurile Strait. 1 – 40-80 mm, 1993 and 1995; 2 – 80-130 mm, 1993; 3 – 130-200 mm, 1993; 4 – 80-130 mm, 1995; 5 – 130-210 mm, 1995

па представлена двумя малочисленными классами, а доминирующая роль (почти 70% выборки) принадлежит крупным особям с модальным классом 170-180 мм. Возраст среднеразмерной группы здесь, очевидно, превышает 3-4 года, а возраст особей субмодального класса 170-180 мм не соответствует наиболее часто встречающейся оценке 5-6 лет. Одна из причин этого — недостаточная репрезентативность классовых интервалов, что, возможно, связано с общей низкой численностью гребешков на этом участке, хотя выполненных станций здесь по сравнению с остальными участками в 2-3 раза больше.

К югу от рассмотренных участков естественные поселения гребешка, исключая япономорские, известны лишь в районе Сангарского пролива. На восточном побережье Хоккайдо отмечены редкие особи [Nabe, 1955]. Однако участки подвесного культивирования гребешка распространены вдоль тихоокеанского побережья на юг почти до 38° с. ш. (зал. Исиномаки) [Maqu, 1994]. К северу от наших участков единичные экземпляры гребешка в пределах южнокурильского мелководья собраны в штормовых выбросах Южно-Курильской бухты и на юго-восточном побережье о-ва Шикотан.

Таким образом, для распределения гребешка на участках южнокурильского мелководья характерна размерная бимодальность, отражающая динамическое состояние отдельных генераций высокой численности, неполнота размерно-возрастного континуума, что, вероятно, связано с резкими колебаниями пополнения локальной популяции молодью, и наличие сравнительно устойчивого пула крупных особей, формирующегося за счет кумуляции нескольких генераций промыслового размера.

ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастное и пространственное распределение неэксплуатируемых поселений разных видов гребешков в центре ареала и вблизи его границ в большинстве случаев характеризуется одними и теми же особенностями: неравномерным пополнением молодью, пятнистым расселением, разрывами размерно-возрастного континуума, вызванными избирательной элиминацией, наличием в популяции циклирующего и постоянного пула

[Golikov, Scarlato, 1970; Куликова, Табунков, 1974; Селин, 1989; Ansell et al., 1991; Orensanz et al., 1991; Felix-Pico et al., 1994].

Пятнистость расселения является одной из распространенных особенностей экологии гребешков разных видов. Происхождение ее может быть обусловлено несколькими факторами. Так, в прол. Ла-Манш, где расположены наиболее крупные поселения *Pecten maximus*, скопления повышенной плотности связаны с распределением и конфигурацией участков оптимального гидродинамического режима для оседания и выживания молоди [Dare et al., 1994]. Вместе с тем подобная первичная пятнистость расселения *Placopecten magellanicus*, изучавшаяся на неэксплуатируемых участках донного культивирования, расположенных вблизи северной границы его ареала, носила лишь кратковременный характер [Giguère, Cliché, 1994]. Через 1-1,5 мес в результате активной подвижности молоди и выедания хищниками пространственное распределение особей на участках выравнивалось, приближаясь к равномерному.

Пятнистое распределение приморского гребешка на континентальном шельфе Японского моря, где поселения моллюска встречаются на глубинах от 5-7 до 18-22 м, также может быть разного происхождения. В естественных поселениях расположение и размеры пятен обычно определяются конфигурацией береговой линии и гидродинамическими особенностями прибрежной зоны [Разин, 1934; Бирюлина, Родионов, 1972]. Скопления повышенной плотности на участках донного культивирования, образующиеся в результате неравномерной отсадки молоди, по данным Волкова и соавторов [Волков и др., 1982], существуют на протяжении не более 1-2 мес. Деструкция пятен здесь, как и в поселениях *Placopecten magellanicus*, связана с выеданием хищниками. Вместе с тем по нашим материалам из бух. Анна, расположенной в этом же районе, наблюдается иная картина.

Проведенные в бух. Анна исследования участков донного культивирования гребешка на глубинах от 5 до 12 м показали, что послеотсадочное распространение молоди (с высотой раковины 18-22 мм) происходило лишь в первые 2-3 мес (рис. 5). В дальнейшем границы колонизации, а также конфигурация отсадочного пятна, повторяющая след движения судна во время отсадки, на протяжении почти 2-летнего периода наблюдений оставались неизменными. Однако первоначальная плотность гребешков на пят-

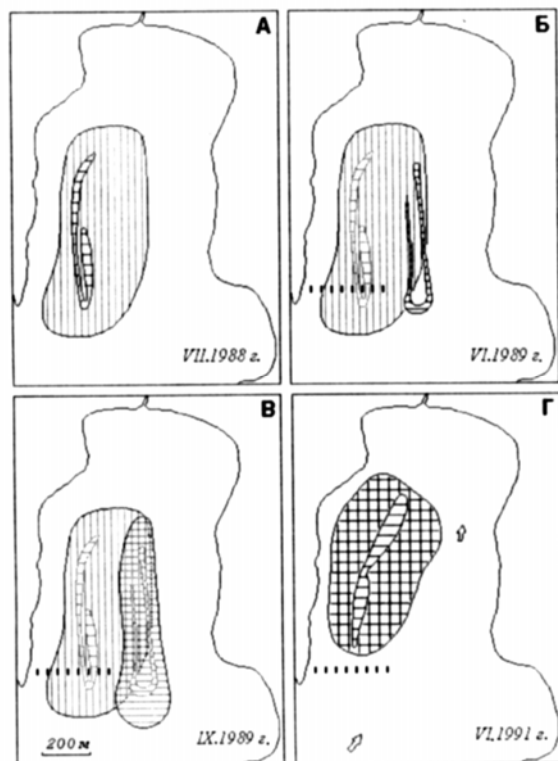


Рис. 5. Пространственно-временные изменения границ и скоплений плотности неэксплуатируемых поселений приморского гребешка в бух. Анны (Японское море): А — первоначальное скопление отсадки в мае и границы расселения в июле 1988 г., Б — первоначальное скопление новой отсадки в июне 1989 г., границы расселения отсадки 1988 г. и установки для выращивания ламинарии, используемые в качестве защиты плантации от штормового воздействия (показаны прерывистой линией из вертикальных штрихов), В — границы расселения отсадок 1988 и 1989 гг. в сентябре 1989 г., Г — границы послештормового поселения в июне 1991 г. и направление движения волнового фронта (показаны стрелками). Пояснения см. в тексте

Fig. 5. Spatial-temporal change of limits and density spots of the scallop in Anna Inlet (Japan Sea). A, initial sowing spot in May and the post-sowing limits in July 1988; B, new initial sowing spot in June 1989, the post-sowing limits of the spat in 1988 and constructions for cultured laminaria as a man-made barrier against storming waves; V, the limits of the spat 1988 and 1989 in September 1989; Г, the post-storming limits and new spot in July 1991; arrow — vector of wave front

нах, достигавшая 50-80 экз./м², через несколько дней после отсадки заметно падала, а спустя 16 мес составила 10-14 экз./м².

В конце 1991 г. после зимнего шторма необычного (юго-западного) направления на месте отсадок 1988 и 1989 гг. сформировалось новое поселение с границами, сдвинутыми на 150-250 м в сторону кутовой части бухты. При этом одна часть особей отсадки 1989 г., занимавших центральную часть бухты, была выброшена на берег, а из другой части поселения, представленной особями обеих генераций, вдоль осевой линии нового поселения образовалось скопление, плотность которого через 6 мес после шторма достигала 3-5 экз./м². Следовательно, пятна повышенной плотности могут быть как первичного происхождения, связанного с неравномерным оседанием пелагических личинок или искусственно рассеиваемого спата, так и вторичного, обусловленного волновой трансформацией поселения на более поздних этапах его существования, когда взрослые особи уже не обладают достаточно высокой подвижностью.

На южнокурильском мелководье поселения приморского гребешка существуют в условиях высокой гидродинамической активности [Жуков, 1954; Справочные данные..., 1962; Лоция, 1984]. Помимо постоянных течений, оказывающих влияние в основном на температурное состояние водных масс мелководья, в местах распространения гребешка, расположенных вблизи трех проливов, действуют приливно-отливные течения и волновые колебания. Средняя скорость приливно-отливных течений в придонном слое припроливных вод достигает 0,4-0,6 м/с, а в фазу апогея и во время волнения суммарное ее значение может превышать 1,0-1,5 м/с. Вместе с тем оптимальная скорость придонных потоков, при которой происходит питание гребешков, обычно не превышает 0,2 м/с [Wildish et al., 1987; Wildish, Kristmanson, 1988]. Критическая скорость отрыва от песчаного грунта и сальтационного транспортирования гребешков среднего размера, если ее оценивать по скорости ветра и высоте волны, составляет около 0,5-0,7 м/с [Шадрин, 1981; Калашников, 1984; Вышкварцев и др., 1990]. Следовательно, существование поселений гребешка в подобных гидродинамических условиях возможно лишь при наличии убежищ, роль которых в данном случае выполняют подводный микро- и мезорельеф и заросли макрофитов.

Поселения гребешка на южнокурильском мелководье в основном приходятся на погребенные мезоструктуры ложбинно-

гребневого бенча, или точнее, на ложбины, глубина которых относительно разделяющих их гребней колеблется от 2-4 до 8-10 м, а ширина может составлять 500-800 м [Евсеев, 2000]. При этом гребни выражены в разной степени. В одних местах они узкие и сравнительно крутые, в других образуют цепи пологих холмов, понижающихся в сторону центрального плато. Таким образом, смежные ложбины могут быть связаны друг с другом широкими низинами или относительно глубокими промоинами.

Если участки распространения гребешка на южнокурильском мелководье сравнивать по подводному рельефу и направлению течений, то они имеют некоторые различия. Ложбины и гребни северного и центрального участков, вытянутые почти широтно, по отношению к вдольбереговым течениям занимают поперечное расположение. На южном участке эти морфоструктуры, напротив, ориентированы продольно по отношению к приливно-отливным потокам, входящим в Кунаширский пролив и выходящим из него. Однако функции поперечного барьера, понижающего скорость придонных потоков, особенно во время отлива, здесь выполняет подводная гряда, глубина над которой составляет 4-7 м. К юго-востоку от участка с, где располагается чашеобразное понижение и глубины увеличиваются до 15-18 м, скорость придонных потоков, очевидно, близка к средней припроливных вод (0,4-0,6 м/с). На участке d, в рельефе которого каменистые банки, исключая прол. Танфильева, сравнительно редки, а глубина над ними обычно превышает 10 м, снижение скорости в придонных слоях, вероятно, происходит в основном за счет густых зарослей макрофитов. На низкие скорости в придонных водах этого участка указывает также и обилие здесь ранних послеличиночных стадий другого вида (*Glycymeris yessoensis*), географический ареал и батиметрическое распространение которого почти аналогичны таковым приморского гребешка [Евсеев, 1999].

Распространение и направление придонных волновых колебаний на обследованных участках зависит в основном от направления и скорости ветра. В районе мелководья в период зимнего муссона доминируют ветры северного и северо-западного направления со средней скоростью около 9 м/с [Лощия, 1984]. Однако из-за высокого берега и ограниченного пространства для разгона волн этого направления действие волнового фактора менее выражено, чем в период летнего муссона, когда нередки штормовые порывы с юга и особенно с юго-востока, выбрасывающие на бе-

рег десятки тонн взрослых гребешков из северного (район устья р. Серноводка), а иногда и центрального участков.

Происхождение разрывов размерно-возрастного континуума у гребешков разных видов обычно связано с нерегулярным характером личиночного оседания [Orensanz et al., 1991]. При этом нерегулярность в одних случаях является следствием межгодовых колебаний численности личинок, в других — сезонной флуктуации гидродинамических и температурных условий. Плотность размножающейся части популяции обычно не оказывает заметного влияния на количество осевших личинок и регулярность пополнения, хотя в выходе гаметной продукции существуют некоторые различия между особями из центральных и терминальных поселений [Brand et al., 1991; Naidu, 1991]. Воздействие хищников обычно понижает численность модальных классов, тогда как другие характерные особенности размерно-возрастной структуры, включая число классов, длительное время могут оставаться в неизменном состоянии [Barbeau et al., 1994].

Для размерно-возрастных распределений приморского гребешка в зал. Петра Великого также характерны неполные спектры генераций. Происхождение разрывов связывают здесь с локальными колебаниями численности и выживаемости личинок в условиях бухт, различающихся особенностями гидрологического режима [Силина, Брегман, 1986]. Вместе с тем многолетние результаты изучения динамики оседания личинок гребешка на коллекторы свидетельствуют о том, что межгодовые колебания численности личинок в центре ареала имеют выраженные максимумы, повторяющиеся через 2-3 года [Belogradov et al., 1986].

В других районах, значительно удаленных от географического центра ареала, нерегулярность оседания личинок приморского гребешка может определяться как продукцией гамет, так и гидрологическими условиями в период пелагического развития личинок [Yamamoto, 1964; Maru, 1985, 1994]. Наиболее важными факторами нерегулярности здесь могут быть: особенности хода температуры воды в преднерестовый и нерестовый периоды, оказывающие влияние на успешность оплодотворения и плотности личинок в планктоне; крупные флуктуации дрейфовых течений, выносящие личинок в районы с неблагоприятными условиями для оседания; штормовые ветры, рассеивающие вдольбереговые скопления личинок или транспортирующие готовых к оседанию личинок в открытое море.

На участках южнокурильского мелководья, расположенных вблизи гидродинамически активных проливов и полностью зависящих от аллохтонного поступления уже готовых к оседанию личинок, разрывы размерно-возрастного континуума, очевидно, могут быть следствием как нерегулярного поступления личинок, так и выживаемости спата. Наши данные по ранним послеличиничным стадиям генерации 1993 г. на естественных субстратах недостаточно представительны, чтобы по ним можно было оценить первоначальную плотность спата. Вместе с тем в размерно-возрастных распределениях взрослых гребешков стадии меньше 80 мм встречаются редко. Очевидно, такая же низкая их встречаемость характеризует и спат 1993-1995 гг. Эти данные показывают, что, несмотря на почти регулярное поступление личинок в район южнокурильского мелководья, численность их здесь или, возможно, низкая выживаемость не обеспечивают регулярность пополнения существующих поселений. Последний пик обильного пополнения относится к 1989 или 1990 гг.

Сравнение по пикам обильного пополнения возрастных распределений приморского гребешка из естественных поселений зал. Петра Великого и южнокурильского мелководья показывает, что между ними существуют некоторые различия. Наиболее заметные максимумы у особей из бухт зал. Петра Великого обычно гетерохронны, что, вероятно, вызвано локальными колебаниями численности и выживаемости личинок [Силина, Брегман, 1986]. В то же время на участках южнокурильского мелководья максимумы возрастных распределений синхронны. Это может свидетельствовать о пополнении популяций рассматриваемых участков из общего личиночного пула.

Одним из основных районов формирования личиночного пула и поставления личинок приморского гребешка на южнокурильское мелководье является охотоморское побережье Хоккайдо, где расположены крупные центры марикультуры [Ventilla, 1982; Maqu, 1985; Ito, 1991]. Личинки из этого района поступают на южнокурильское мелководье с водами теплого течения Сойясю через Кунаширский пролив и прол. Екатерины, разделяющий острова Кунашир и Итуруп [Алексанин и др., 1997]. Время транспортировки их от охотоморского побережья Хоккайдо до южнокурильского мелководья составляет примерно 20 сут [Бирюлин, 1954]. При этом наиболее плотные скопления личинок попадают на мелководье через Кунаширский пролив во время отлива, когда

течение направлено из Охотского моря в сторону океана, а скорость его возрастает до 1,5 м/с. Личиночные скопления, транспортируемые на мелководье через прол. Екатерины и попадающие в холодные струи течения Ойясю, очевидно, рассеиваются, а их остатки лишь иногда достигают побережья о-ва Шикотан.

Таким образом, на южнокурильском мелководье нерегулярность пополнения и разрывность размерно-возрастного континуума определяются как состоянием и репродуктивным потенциалом поселений гребешка у охотоморского побережья Хоккайдо, так и гидрологической обстановкой на пути транспортировки личинок к участкам мелководья. Очевидно, подобные особенности формирования размерно-возрастной структуры поселений гребешка существуют и в других участках ареала, где береговая линия слабо изрезана, а гидродинамические циркуляции над разномножающимися поселениями отсутствуют или неустойчивы во время репродуктивной фазы.

Образование пятен в распределении плотности гребешков в поселениях южнокурильского мелководья связано с направлением волнового воздействия и особенностями подводного рельефа участков. Возможно, существуют также и центры оседания молоди, способствующие формированию возрастных агрегаций. Однако наши материалы по ранним послеличиничным и сеголетним стадиям, собранные в периоды низкого пополнения, недостаточно представительны. В других районах ареала механизм образования скоплений может иметь иное происхождение, но как и на южнокурильском мелководье, очевидно, носит локальный характер.

Работа проводилась по проекту Федеральной программы "Оценить ресурсный потенциал промысловых видов" (руководитель — к. б. н. Вал. А. Брыков, Институт биологии моря ДВО РАН). Автор благодарит Вал. А. Брыкова за предоставленные материалы и поддержку.

Литература

- Алексанин А.И., Алексанина М.Г., Булатов Н.В., Гербеков Э.Э. 1997. Методические аспекты выделения вихрей по спутниковым и судовым измерениям // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 510-523.
- Бирюлин. 1954. Гидрометеорологическая характеристика рыбопромысловых районов Южного Сахалина // Труды Курило-Сахалинской морской комплексной

- экспедиции ЗИН-ТИНРО, 1947-1949 гг. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 167-303.
- Берюлина М.Г., Родионов Н.А. 1972. Распределение, запасы и возраст гребешка в заливе Петра Великого // Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 33-41.
- Волгов Ю.П., Дадаев А.А., Левин В.С., Мурахвер А.М. 1982. Изменения в распределении приморского гребешка и морских звезд после массовой отсадки гребешка на грунт в бухте Витязь Японского моря // Биология моря. № 4. С. 37-43.
- Вышковарцев Д.Н., Лебедев Е.Б., Калашиников В.З. 1990. Последствия тайфуна "Вера": выброс беспозвоночных на песчаную косу в заливе Посыета Японского моря // Биология моря. № 5. С. 78-80.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1965. Гидробиологические исследования в заливе Посыета с применением водолазной техники // Исследования фауны морей. Т. 3, вып. 11. С. 5-21.
- Евсеев Г.А. 1999. Выживаемость двусторчатого моллюска *Glycymeris yessoensis* на южно-курильском мелководье // Биология моря. Т. 25, № 2. С. 109-111.
- Евсеев Г.А., Кияшко С.И. 1999. 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 // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Владивосток: Дальнаука. Вып. 3. С. 68-96.
- Евсеев Г.А. 2000. Двусторчатые моллюски южно-курильского мелководья и условия их существования // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Владивосток: Дальнаука. Вып. 4.
- Жуков Л.А. 1954. Основы гидрологического режима Курильского района Тихого океана // Труды Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции ЗИН-ТИНРО, 1947-1949 гг. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 304-390.
- Калашиников В.З. 1984. Влияние ветрового нагона тайфуна "Элис" на популяцию приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* в заливе Посыета (Японское море) // Биология моря. № 1. С. 55-59.
- Куликова В.А., Табунков В.Д. 1974. Экология, размножение, рост и продукционные свойства популяции гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Dysodonta, Pectinidae) в лагуне Буссе (залив Анива) // Зоологический журнал. Т. 53, вып. 12. С. 1767-1774.
- Лощия. Охотское море (южная часть моря). Вып. 1. М.: Изд-во Гидрограф. упр. М-ва обороны СССР, 1984. С. 22-218.
- Разин А.И. 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья // Известия ТИНРО. Вып. 8. С. 1-100.
- Селин Н.И. 1989. Распределение, структура поселений и рост приморского гребешка в заливе Восток Японского моря // Биология моря. № 5. С. 24-29.
- Силина А.В., Брегман Ю.Э. 1986. Численность и биомасса // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 190-200.
- Скалкин В.А. 1966. Биология и промысел морского гребешка. Владивосток: Дальневосточное книжное изд-во. 30 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двусторчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука. 480 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Грузов Е.И. 1964. Водолазный метод гидробиологических исследований // Океанология. Вып. 4. С. 707-719.
- Справочные данные по режиму ветров и волнения на морях, омывающих берега СССР. 1962. Л.: Мортранс.
- Шафрин И.Ф. 1981. Основные черты гидродинамики вод верхней части суши // Процессы механической дифференциации обломочного материала в морских условиях. М.: Наука. С. 14-57.
- Ansell A.D., Dao J.-C., Mason J. 1991. Three european scallops *Pecten maximus*, *Chlamys (Aequipecten) opercularis* and *Chlamys varia* // Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture / Ed. S. E. Shumway. New York. P. 715-751. (Development in Aquaculture and Fisheries Sciences; V. 21).
- Barbeau M.A., Scheibling R.E., Hutcher B.G., Taylor L.H., Henningar A.W. 1994. Survival analysis of tethered juvenile sea scallop *Placopecten magellanicus* in field experiments: effects of predators, scallop size and density, site and season // Marine Ecology. V. 115. P. 243-256.
- Belogradov E.A., Rakov V.A., Shepel N.A. 1986. Many-year changes in larval number dynamics of fishery bivalves // The 4th All-Union Conference on fishery invertebrates. Moscow. Part 2. P. 179-180.
- Brand A.R., Allison E.H., Murphy E.J. 1991. North Irish sea scallop fisheries: a review of changes // International Compendium in Scallop Biology and Culture / Eds S.E. Shumway, P.A. Sandifer. Baton Rouge, La., USA: World Aquaculture Society. P. 204-218.
- Dare P.J., Darby C.D., Durance J.A., Palmer D.W. 1994. The distribution of scallops, *Pecten maximus*, in the English Channel and Celtic Sea in relation to hydrographic and substrate features affecting larval dispersal and settlement // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop. Nanaimo, B. C., Canada, April 22-27, 1993. V. 1. P. 20-27. (Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Science, 1994).
- Felix-Pico E.F., Castro-Ortiz J.L., Garcia-Dominguez F.A. 1994. Growth, recruitment and mortality of the Pacific calico scallop, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835) in Bahia Magdalena, B. C. S., Mexico // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop. Nanaimo, B. C., Canada, April 22-27, 1993. V. 2. Canada. P. 145-153. (Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Science, 1994).
- Giguère M., Cliché G. 1994. Dispersal of sea scallop, *Placopecten magellanicus*, juveniles seeded on the bottom off the Iles-de-la-Madeleine, Quebec, Canada // Proceedings of the 9th International Pectinid Workshop. Nanaimo, B. C., Canada, April 22-27, 1993. V. 2. Canada. P. 34. (Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Science, 1994).
- Golikov A.N., Scarlato O.A. 1970. Abundance, dynamics and production properties of populations of edible bivalves *Mizuhopecten yessoensis* and *Spisula sachalinensis* related to problem of organization of controllable submarine farms at the western shores of the Sea of Japan // Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Bd 20. N 1-4. S. 211-242.
- Habe T. 1955. Fauna of Akkeshi Bay. 21. Pelecypoda and Scaphopoda // Publications of Akkeshi Marine Biological Station. N 4. P. 1-31.
- 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 Fisheries Sciences; V. 21).
- Maru K. 1985. Ecological studies on the seed production of scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) // Science Reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station. N 27. P. 1-54.

- 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. P. 178-185. (Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Science, 1994).
- Naidu K.S. 1991. Sea scallop, *Placopecten magellanicus* // Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. / Ed. S. E. Shumway. New York. P. 861-897. (Development in Aquaculture and Fisheries Sciences; V. 21).
- Orensanz J.M., Parma A.M., Iribarne O.O. 1991. Population dynamics and management of natural stocks // Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture / Ed. S.E. Shumway. New York. P. 625-713. (Development in Aquaculture and Fisheries Sciences; V. 21).
- Ventilla R.F. 1982. The scallop industry in Japan. // Advances Marine Biology. V. 20. P. 309-382.
- Wildish D.J., Kristmanson D.D., Hoar R.L., DeCoste I.M., McCormik C.D., White A.W. 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow // Journal Experimental Marine Biology and Ecology. V. 113. P. 207-220.
- Wildish D.J., Kristmanson D.D. 1988. Growth response of giant scallops to periodicity of flow // Marine Ecology. V. 42. P. 163-169.
- Yamamoto G. 1964. Studies on the propagation of the scallops, *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu Bay // Nippon Suisan-higen Hogokyokai. Suisan-zoshoku Sosho. N 6. P. 1-77. (In Japanese).