

УДК 594.185(265.53)

В.С. Жарников*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18**ОСОБЕННОСТИ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА
И СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ *MYA UZENENSIS*
(BIVALVIA: MYIDAE) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ
НА ЛИТОРАЛИ ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ**

Представлены результаты исследований плотности и биомассы поселений *Mya uzenensis* на литорали в четырех районах Тауйской губы. Поселения моллюсков встречались в виде мозаичных пятен на площади от 0,5 до 5,0 м². При наличии подходящих грунтов скопления мии занимали 25–40 % площади литорали. На литорали Ольского лимана и бухты Веселой структура поселений моллюсков характеризовалась стабильными скоплениями с длиной раковины 22,1–91,1 мм в возрасте 2–14 лет. Изучение аллометрического роста раковин моллюсков показало возрастные увеличения соотношения пропорций, однако после 10 лет жизни показатель выравнивается. Оценены запасы моллюсков на исследуемой площади литорали по отдельным районам. При освоении 7 % от промыслового запаса *M. uzenensis* ежегодно рекомендовано к добыче 158,4 т моллюсков.

Ключевые слова: *Mya uzenensis*, литораль, плотность и биомасса поселений, размерная и возрастная структура, рост, запасы, Тауйская губа.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-364-376.

Zharnikov V.S. Features of allometric growth and structure of settlements for *Mya uzenensis* (Bivalvia: Myidae) in different areas of littoral zone in the Tauskaya Guba Bay, Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 2. — P. 364–376.

Settlements of bivalve *Mya uzenensis* are investigated in four littoral areas of the Tauskaya Guba Bay with different environments. Their density varied from 20 to 194 ind./m² (518–9680 g/m²) depending on habitat. On suitable soils, the settlements occupied 25–40 % of the littoral zone; the mollusks were distributed mostly in mosaic spots with size 0.5–5.0 m². Stable settlements in the areas with favorable environmental conditions in the Ola estuary and Vesyolaya Bay were formed by mollusks with shell size of 22.1–91.1 mm and age of 2–14 years. Allometry of the shells growth increased with age until 10 years, then leveled. The stocks of mollusk were assessed for certain areas that allowed to recommend for annual landing 158.4 t of *M. uzenensis* (7 % of commercial stock).

Key words: *Mya uzenensis*, littoral zone, population density, biomass, size structure, age structure, allometric growth, stock of bivalve, Tauskaya Guba Bay.

Введение

Двустворчатые моллюски — одна из наиболее важных групп животных в донных морских биоценозах дальневосточных морей. В Охотском море они составляют

* Жарников Вячеслав Сергеевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: Izharnikov@mail.ru.

Zharnikov Vyacheslav S., Ph. D., researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia, e-mail: Izharnikov@mail.ru.

основу бентоса континентального шельфа, достигая в притауйском районе 36,8 % общей биомассы [Дулепова, 2002]. В Магаданской области уровень промышленного освоения запасов двустворчатых моллюсков довольно низкий, поскольку они относятся к категории малоизученных объектов, что затрудняет оценку их ресурсов, а также разработку рекомендаций по промышленному освоению [Болотин, 2001]. К перспективным промысловым объектам относится *Mya uzenensis* (Nomura et Zinbo, 1937) — литорально-верхнесублиторальный широко распространенный тихоокеанский бореальный вид. Обитает в дальневосточных морях России от поверхности до глубины 50 м. Мия узенензис (в литературе встречается как *M. priapus* Tilesius, 1822) образует поселения на илистом песке, обычно с примесью гальки и гравия, в основном на нижнем (редко на среднем) горизонте литорали. В Охотском и Беринговом морях обитает как при нормальной морской солености, так и в опресненных эстуариях при низкой температуре воды, в южном Приморье — до 15 °С [Скарлато, 1981; Кафанов, 1991]. Высокая плодовитость, быстрый рост, легкая приспособленность мии к сложным условиям — все эти качества способствуют развитию промысла и акклиматизации.

Тауйская губа — наиболее прогреваемый район в северной части Охотского моря с множеством бухт, лиманов, эстуариев с распресненной водой и обширными площадями литорали с поселениями *M. uzenensis*, являющейся фоновым видом на илисто-песчаной и песчано-гравийно-галечной литорали [Болотин, 2006]. Биология этого вида мало изучена, имеются лишь отдельные сведения по размерам, плотности и биомассе на небольших участках Тауйской губы.

Цель работы — оценить запасы этого моллюска на литорали в некоторых районах Тауйской губы, исследовав особенности размерной и возрастной структуры, плотности и биомассы поселений *M. uzenensis*, изучив линейный и аллометрический рост.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили сборы проб двустворчатого моллюска *M. uzenensis* на литорали Ольского лимана, бухт Веселой, Нагаева и в зал. Одян (п-ов Кони) Тауйской губы Охотского моря в период с июня по октябрь 2019 г. (рис. 1).

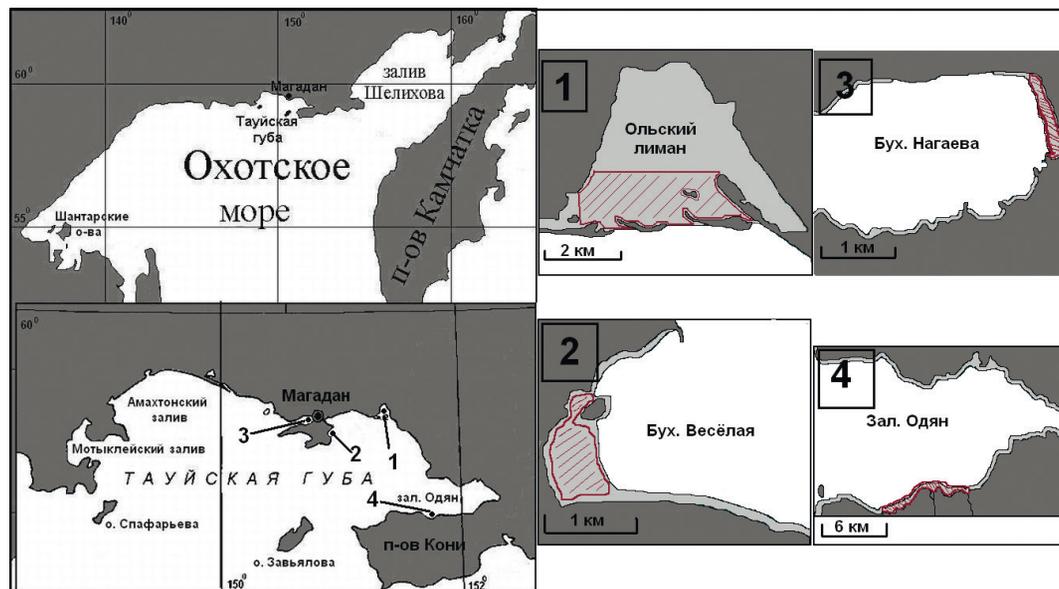


Рис. 1. Карта-схема районов сбора проб: 1 — Ольский лиман; 2 — бухта Веселая; 3 — бухта Нагаева; 4 — зал. Одян, п-ов Кони; *итриховые линии* — площадь литорали с оценкой запасов *M. uzenensis*

Fig. 1. Scheme of samplings: 1 — Ola Estuary; 2 — Vesolyaya Bay; 3 — Nagaev Bay; 4 — Odyan Bay, Koni Peninsula. *Dashed lines* outline the littoral area with assessed stock of *M. uzenensis*

Всего за период исследований собрано 165 проб, обработано 894 экз. моллюсков, пройдено 17 трансектных маршрутов общей протяженностью свыше 15 км. Для выявления вертикального распределения *M. uzenensis* на литорали использовали метод трансект: квадратная рамка 0,4 × 0,4 м клалась на линии верхнего этажа среднего горизонта литорали и далее до сублиторали. На разрезах через каждые 50–100 м (в зависимости от его длины) были выполнены станции, где отбирали по 3 пробы на каждой. Учетную рамку бросали случайным образом на литораль, все содержимое рамки выкапывали совком и промывали через набор почвенных сит. Оставшийся грунт тщательно просматривали, обнаруженные организмы отбирали пинцетом. Пробы моллюсков помещали в контейнер с этикеткой, где указывали дату, разрез, станцию, номер пробы, субстрат и глубину закапывания моллюсков.

Живые особи *M. uzenensis* после обсушивания взвешивали с точностью до 0,1 г на электронных весах. Измеряли длину, высоту фронтального сечения и выпуклость раковины. Возраст моллюсков определяли путем подсчета «годичных колец». Эмпирические данные возрастных изменений длины раковины аппроксимировали уравнением Берталанфи: $L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$, где L_t — длина раковины моллюска в возрасте t , мм; L_∞ — «физиологически возможная» предельная длина раковины, мм; k — коэффициент, характеризующий скорость замедления процесса роста; t_0 — возраст, при котором длина раковины равна нулю. Для сравнения скорости роста моллюсков, обитающих в разных районах, использовали угловой коэффициент b (тангенс угла наклона) модели Берталанфи, приведенной к виду прямой линии ($y = a + bx$), связанный с коэффициентом k зависимостью: $k = \ln b$ [Максимович, Погребов, 1986].

Для сравнения линий регрессии пропорций раковины моллюсков в онтогенезе в исследуемых районах Тауйской губы использовали коэффициент b (тангенса угла наклона). Коэффициенты уравнения рассчитывали с использованием прикладных программ пакета GraphPad Prism. Запасы мии оценивали путем умножения средней биомассы (г/м²) на площадь поселений на литорали. В тексте и в таблицах указан размах колебания средних показателей изученных характеристик.

Результаты и их обсуждение

Плотность и биомасса поселений *Mya uzenensis*. Значения показателей плотности и биомассы поселений *M. uzenensis* изменялись в зависимости от района обитания. Так, в бухте Нагаева средняя плотность поселения мии составила $19,9 \pm 3,0$ экз./м², в районе Ольского лимана — $75,2 \pm 18,9$ экз./м², средняя биомасса мии в этих районах составила соответственно $790,9 \pm 26,7$ и $3210,4 \pm 321,0$ г/м² (рис. 1, табл. 1). Чаще всего поселения мии встречались в виде мозаичных скоплений на площади от 0,5 до 5,0 м². Плотность и биомасса мии в таких поселениях варьировала от 20 до 194 экз./м² и от 518 до 9680 г/м². Вне скоплений встречались мии от 1 до

Таблица 1
Средняя плотность, биомасса в поселении на литорали и запасы *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы

Table 1

Mean density, biomass, and stocks of *M. uzenensis* in littoral settlements, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	Плотность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Площадь исследуемой литорали, км ²	Запасы в скоплениях (вне скоплений), т	Всего запасов, т
Ольский лиман*	$75,2 \pm 18,9$	$3210,4 \pm 321,0$	4,30	6000 (1635)	7635
Бухта Веселая*	$56,4 \pm 19,9$	$1520,2 \pm 146,1$	0,20	98 (43)	141
Бухта Нагаева	$19,9 \pm 3,0$	$790,9 \pm 26,7$	0,48	127 (92)	219
П-ов Кони*	$33,1 \pm 7,2$	$991,4 \pm 202,9$	1,58	260 (134)	394

* По данным В.С. Жарникова [2020].

19 экз./м² и от 5 до 1100 г/м². В 2001 г. И.А. Болотиным [2006] аналогичные данные были получены в Ольском лимане в районе пос. Атарган, где плотность и биомасса были 50 экз./м² и 3100 г/м². Следует отметить, что при наличии подходящих грунтов скопления мии занимали 25–40 % площади литорали [Жарников, 2020]. Исследования поселений мии в различных районах Тауйской губы выявили значительные различия по условиям обитания и формирующимся сообществам. Основные абиотические факторы, влияющие на поселения мии, — это наличие подходящих грунтов, распределение участков, протяженность площади литорали, осушаемой во время отлива, и наличие естественных защитных преград (валуны, глыбы), предохраняющих от истирания поселений во время весеннего торошения льда.

Размерная и возрастная структура поселений. В районе Ольского лимана скопления были представлены миями с длиной раковины 27,3–87,5 мм в возрасте от 2 до 14 лет. В поселении доминировала одна размерная группа 65,1–70,0 мм в возрасте 8–9 лет (рис. 2).

Более широкий размерный и возрастной диапазон мии характерен для поселения в бухте Веселой, где встречались особи длиной раковины от 22,1 до 91,1 мм в возрасте от 2 до 13 лет. В поселении по численности доминировали моллюски размерных групп 20,1–30,0 мм в возрасте 2–3 лет и 45,1–55,0 мм в возрасте 8 лет. В отличие от Ольского лимана в поселении присутствовали молодые особи, которые составляли значительную долю (рис. 2).

В бухте Нагаева скопление мии состояло из моллюсков в возрасте 5–13 лет с длиной раковины 51,0–78,8 мм с преобладанием по численности размерной группы 70,1–75,0 мм в возрасте 9–10 лет. В целом характер размерного и возрастного состава сходен с составом поселения мии в Ольском лимане, однако в бухте Нагаева отсутствовали особи возрастом до 4 лет (рис. 2).

В зал. Одян характер поселения мии отличается от поселений Ольского лимана и бухты Веселой и характеризуется как поселение открытого морского побережья, где встречались моллюски в возрасте 5–12 лет с длиной раковины 33,1–68,8 мм при среднем размере $56,0 \pm 3,6$ мм. В поселении отчетливо преобладали 8–10-летние особи с длиной раковины 50,1–60,0 мм и практически отсутствовали животные младших возрастных групп. Наиболее старые особи были в возрасте 12 лет, размерами до 68,8 мм (рис. 2).

В исследованных районах размерная и возрастная структура поселений *M. uzenensis* встречалась двух типов — би- и мономодальная. Мономодальную структуру слагали в основном особи старших возрастов. В дальнейшем происходило пополнение поселений молодью и формировалась бимодальная структура [Назарова, 2015]. В Ольском лимане и бухте Веселой встречалась бимодальная структура с преобладанием особей с длиной раковины 20–30 мм в возрасте 2–3 лет и 50–70 мм — 8–9 лет. В бухте Нагаева и зал. Одян поселения мии имели мономодальную структуру с преобладанием особей с длиной раковины 55–75 мм в возрасте 8–12 лет и практически с отсутствием младших возрастных групп (рис. 2).

Рост *M. uzenensis* в Тауйской губе. Линейный рост. Наиболее интенсивно моллюски растут в первые три года жизни, когда ежегодный прирост длины раковины составляет в среднем 8,5–13,0 мм, наиболее высокий темп роста моллюсков наблюдается в возрасте 4 лет. В районе Ольского лимана среднегодовой прирост длины раковины мии достигает 12,93 мм при средней величине $46,63 \pm 1,90$ мм, в бухте Веселой — 10,30 мм при длине моллюска $40,20 \pm 2,30$ мм (рис. 3). Далее, с возрастом, ежегодные приросты у моллюсков снижаются. В возрасте 5–6 лет у мии с длиной раковины 40–52 мм приросты не превышают 5–7 мм, а к 12–14 годам — 2–3 мм. Длина раковины моллюсков в этом возрасте колеблется от 69 до 91 мм.

Сравнительный анализ возрастных изменений длины раковины в исследованных районах показал, что моллюски растут с разной интенсивностью. Возрастные изменения длины раковины, аппроксимируемые уравнением Берталанфи (табл. 2), свидетельствуют, что максимальная физиологически возможная предельная длина раковины (L_{∞}) для

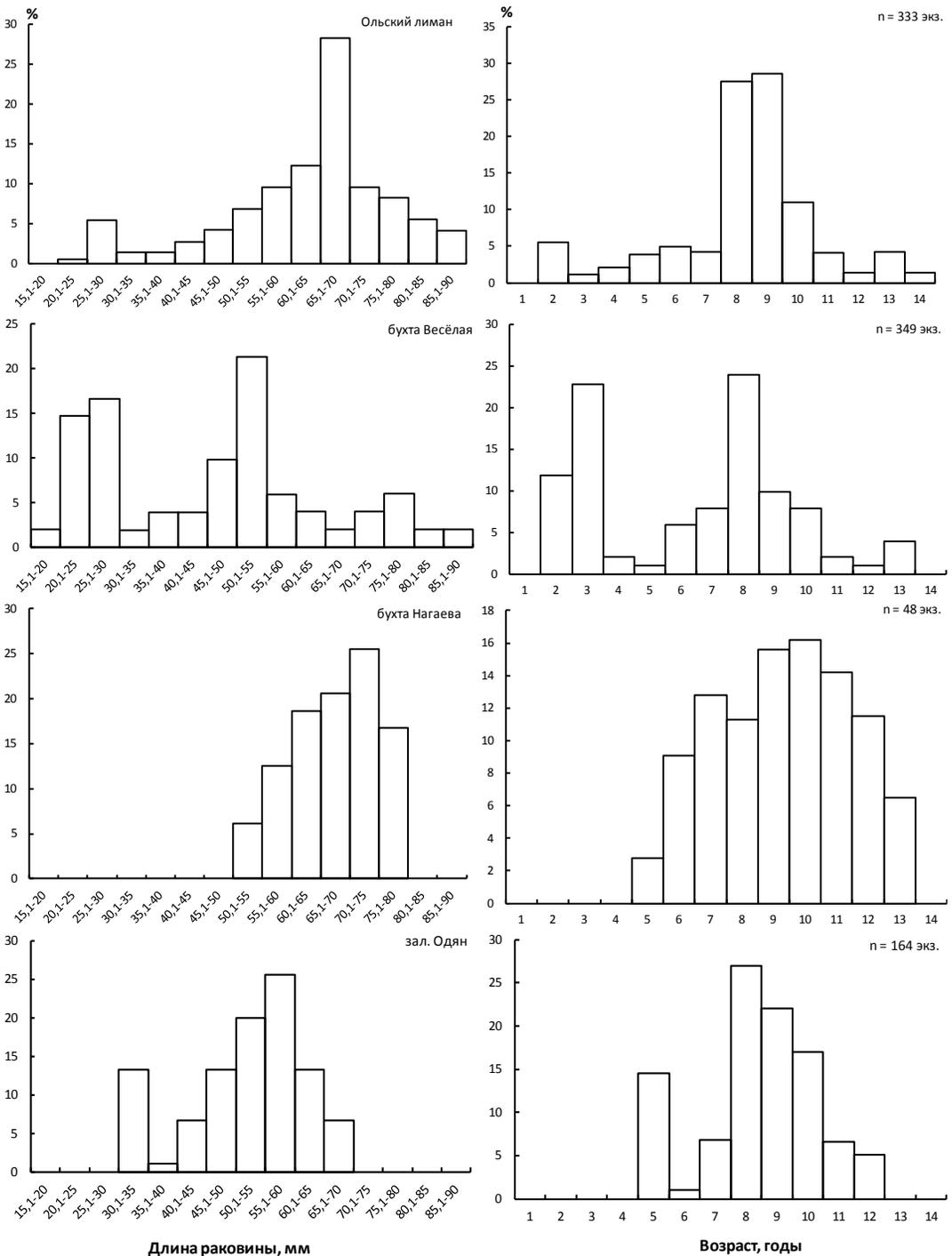


Рис. 2. Размерный и возрастной состав поселений *Mya uzenensis* в разных районах Тауиской губы
 Fig. 2. Size and age composition of *Mya uzenensis* settlements, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

мии из Ольского лимана составляет $92,20 \pm 2,09$ мм, а для зал. Одян — $86,50 \pm 1,10$ мм. Коэффициент *k*, характеризующий скорость замедления процесса роста, как наименьший показатель отмечен на Ольском лимане — $0,140 \pm 0,002$, а максимальный — $0,158 \pm 0,003$ — в зал. Одян, т.е. период интенсивного роста в этом районе непродолжительный. Таким

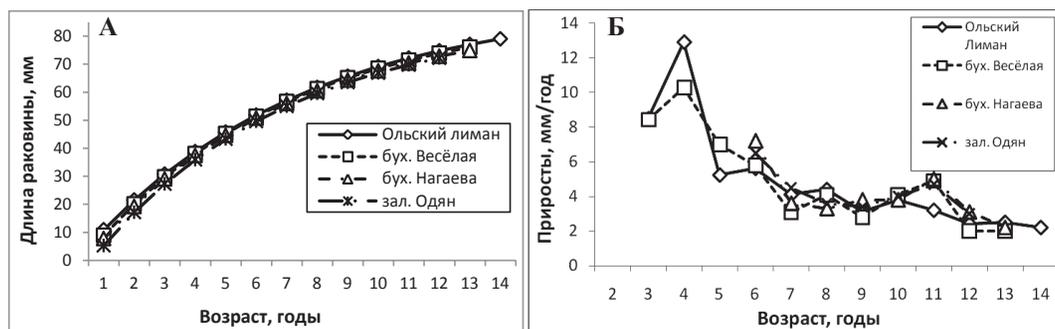


Рис. 3. Линейный рост, аппроксимированный уравнением Берталанфи (А), и возрастные изменения ежегодного прироста длины раковины *M. uzenensis* (Б) в различных районах Тауйской губы

Fig. 3. Linear growth of *M. uzenensis* shell approximated by the von Bertalanffy equation (A) and age-related changes of the shell length annual increments (B), by areas in the Tauiskaya Guba Bay

образом, по соотношению коэффициентов L_{∞} и k происходит постепенное уменьшение L_{∞} и увеличение k в ряду Ольский лиман — Веселая — Нагаева — зал. Одян (табл. 2). Результаты сравнения скорости роста в разных районах достоверно различались ($p < 0,001$). Однако в бухте Нагаева и в зал. Одян различия не наблюдались ($p = 0,178$) (табл. 3).

Таблица 2

Параметры уравнения Берталанфи, описывающего рост *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы

Table 2

Parameters of the von Bertalanffy equation describing growth of *M. uzenensis* shell, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	$L_{\infty} \pm SE$, мм	$K \pm SE$	$t_0 \pm SE$
Ольский лиман	$92,20 \pm 2,09$	$0,140 \pm 0,002$	$0,20 \pm 0,03$
Бухта Веселая	$89,40 \pm 1,40$	$0,150 \pm 0,004$	$0,30 \pm 0,07$
Бухта Нагаева	$87,10 \pm 1,16$	$0,156 \pm 0,003$	$0,40 \pm 0,08$
Зал. Одян	$86,50 \pm 1,10$	$0,158 \pm 0,003$	$0,60 \pm 0,11$

Таблица 3

Результаты сравнения (p) скорости роста *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы по угловому коэффициенту (b) модели Берталанфи, приведенной к виду прямой линии

Table 3

Inclination (b) and confidence (p) of linearized Bertalanffy curve for growth of *M. uzenensis* shell, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	Ольский лиман, $1,966 \pm 0,012$	Бухта Веселая, $1,897 \pm 0,016$	Бухта Нагаева, $1,857 \pm 0,014$	Зал. Одян, $1,845 \pm 0,015$
Бухта Веселая, $1,897 \pm 0,016$	$< 0,001$	—	$< 0,001$	$< 0,001$
Бухта Нагаева, $1,857 \pm 0,014$	$< 0,001$	$< 0,001$	—	$0,178$
Зал. Одян, $1,845 \pm 0,015$	$< 0,001$	$< 0,001$	$0,178$	—

Повышенная температура воды, наличие большой зоны осушки в районах Ольского лимана (5000 м) и бухты Веселой (600 м), приливо-отливные течения, приносящие большое количество органических остатков и детрита, оседающих на мелководье, наличие подходящих грунтов — все эти факторы благоприятно влияют на рост и выживаемость *M. uzenensis* в этих районах [Жарников, 2020]. Бухта Нагаева является менее защищенной акваторией, а местные постоянные туманы и ветер не способствуют хорошему прогре-

ванию района, в результате к концу июля температура на мелководьях не поднимается выше 12–14 °С [Чернявский, Радченко, 1994]. Прибрежье зал. Одян района р. Кулькаты является наиболее открытым участком, характеризующимся высокой прибойностью (I — степень прибойности по классификации Е.Ф. Гурьяновой с соавторами [1930а, б]), и относится ко второму биономическому типу [Кусакин, 1956, 1961]. За счет открытости района и влияния речного стока рек Орохолинджа, Кулькаты, Бугурчан и различных мелких ручьев температура воды (10–13 °С) в летнее время ниже на 2–3 °С в сравнении с температурой в Ольском лимане и в бухте Веселой [Жарников, 2020], в результате размерные характеристики мии в этом районе значительно ниже (рис. 3).

Один из главных факторов, влияющих на величину годового прироста особей, — это длина раковины моллюска к концу первого сезона роста [Максимович, Лысенко, 1986]. В исследуемых районах молодь *M. uzenensis* не встречалась, по-видимому, спат и годовики были сосредоточены в сублиторальной зоне, а ювенильные молодые моллюски могли со временем свободно передвигаться и заселять нижние и средние горизонты литорали. Пополнение поселений моллюсков молодью происходит в течение относительно длительного периода. Моллюски, занявшие субстрат раньше остальных, успевают достичь максимальных размеров до наступления зимы и, следовательно, отличаются более быстрым ростом в течение последующей жизни [Герасимова, Максимович, 2009].

Сглаживание размеров мии при достижении возраста более 12 лет из различных мест обитания Тауйской губы, вероятно, коррелирует с выживаемостью более приспособленных особей, имеющих высокий темп роста до 4 лет жизни и достигающих наиболее крупных размеров в возрасте 12–14 лет, тогда как другие экземпляры не доживают до 10 лет [Жарников, 2020].

Аллометрический рост. По мнению О.С. Михальцовой и Ю.А. Галышевой [2014], характер зависимости между основными линейными параметрами раковины двустворчатых моллюсков (соотношение высота–длина, ширина–длина) хорошо описывается уравнением степенной зависимости. Линии регрессии показывают, что в онтогенезе пропорции раковины у обитателей в различных районах Тауйской губы изменяются с разной интенсивностью (рис. 4, табл. 4). В зависимости от величины углового коэффициента b возможно встретить изометрический рост ($b = 1$), положительную ($b > 1$) или отрицательную ($b < 1$) аллометрию, что характерно для двустворчатых моллюсков [Селин, Блинов, 1988].

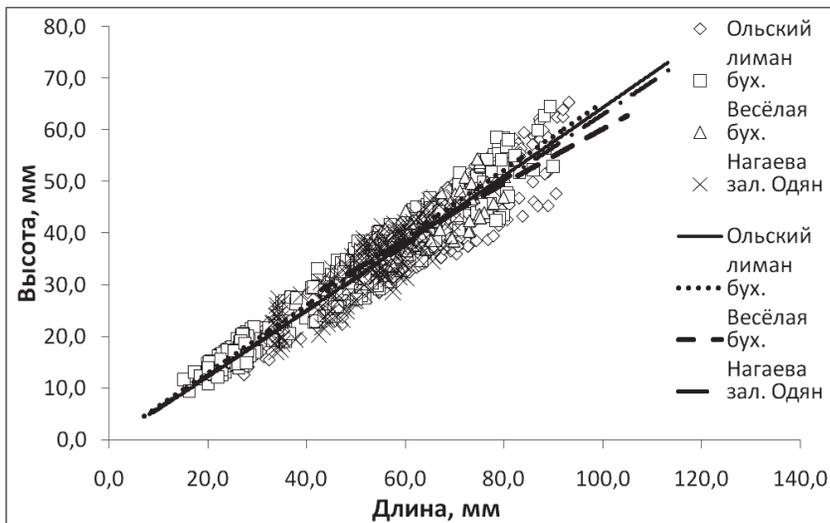


Рис. 4. Эмпирические данные и линии регрессии, отражающие изменение в онтогенезе соотношения между длиной и высотой у *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы

Fig. 4. Change of shell length : height ratio in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiyskaya Guba Bay. Lines of regression are shown

Таблица 4

Коэффициенты уравнений, описывающих изменение в онтогенезе пропорций раковины у *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы ($p < 0,001$)

Table 4

Coefficients of regression lines describing changes of shell proportions in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay ($p < 0.001$)

Район	Коэффициенты		SEa	SEb	r ²	n, экз.
	a	b				
$H = aL^b$						
Ольский лиман	0,5668	1,0272	0,0034	0,0150	88,4	333
Бухта Веселая	0,6483	1,0150	0,0033	0,0110	95,4	349
Бухта Нагаева	0,5277	1,0418	0,0090	0,0140	76,4	48
Зал. Одян	0,5590	1,0270	0,0055	0,0098	76,7	164
$D = aL^b$						
Ольский лиман	0,3196	1,0541	0,0411	0,0158	96,6	333
Бухта Веселая	0,3297	1,0823	0,0513	0,0112	87,6	349
Бухта Нагаева	0,3094	1,1130	0,0912	0,0095	92,4	48
Зал. Одян	0,1920	1,2510	0,7561	0,0105	92,8	164
$D/H = a + bL$						
Ольский лиман	0,6569	0,000286	0,0853	0,00011	35,5	333
Бухта Веселая	0,6278	0,001433	0,1890	0,00001	40,3	349
Бухта Нагаева	0,5966	0,002831	0,0873	0,00001	20,5	48
Зал. Одян	0,6472	0,003739	0,0958	0,00001	47,6	164

В различных районах в онтогенезе *M. uzenensis* высота раковины изменяется относительно ее длины по принципу положительной аллометрии (табл. 4). Так, в районе Ольского лимана у мии при длине раковины 20 мм высота ее составила 11 мм (55,0%), у более крупных моллюсков с длиной раковины 80 мм высота составила 50 мм (62,5%) (рис. 4). Результаты сравнения величины углового коэффициента (b) линий регрессии в Ольском лимане и бухте Веселой ($p = 0,218$), а также в бухте Нагаева и в зал. Одян ($p = 0,401$) достоверно не различались (табл. 5).

Таблица 5

Результаты сравнения линий регрессии изменения пропорций длины и высоты раковины *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы по угловому коэффициенту (b)

Table 5

Inclination (b) of regression lines describing changes of shell length : height ratio in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	Ольский лиман, 0,7535 ± 0,0160	Бухта Веселая, 0,7812 ± 0,0150	Бухта Нагаева, 0,7002 ± 0,0210	Зал. Одян, 0,7265 ± 0,0110
Бухта Веселая, 0,7812 ± 0,015	0,218	–	< 0,001	< 0,001
Бухта Нагаева, 0,7002 ± 0,0210	< 0,001	< 0,001	–	0,401
Зал. Одян, 0,7265 ± 0,0110	< 0,001	< 0,001	0,401	–

В соотношении между длиной и шириной раковины мии наблюдается положительная аллометрия. Наиболее высокие отличия имели моллюски из поселения зал. Одян, меньше — из района Ольского лимана. В зал. Одян и Ольском лимане при длине раковины 20,0 мм средняя ширина раковины составила 8,0 мм (40,0%), у более крупных моллюсков длиной 70,0 мм в первом случае ширина равна 39,0 мм (55,7%), а во втором — 28,2 мм (40,3%) (рис. 5). Линии регрессии пропорции длины и ширины раковины достоверно различались ($p < 0,001$) в разных районах (табл. 6).

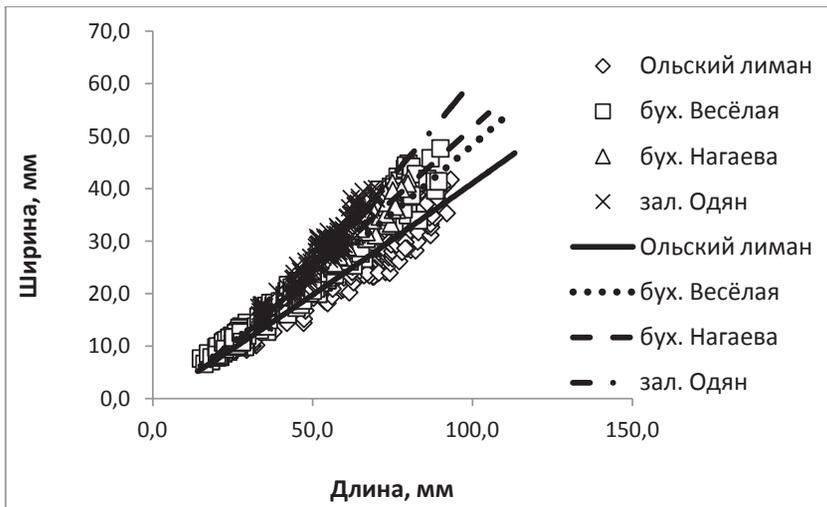


Рис. 5. Эмпирические данные и линии регрессии, отражающие изменение в онтогенезе соотношения между длиной и шириной у *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы

Fig. 5. Change of shell length : width ratio in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay. Lines of regression are shown

Таблица 6

Результаты сравнения линий регрессии изменения пропорций длины и ширины раковины *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы по угловому коэффициенту (b)

Table 6

Inclination (b) of regression lines describing changes of shell length : width ratio in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	Ольский лиман, $0,6618 \pm 0,0180$	Бухта Веселая, $0,7756 \pm 0,0170$	Бухта Нагаева, $0,8272 \pm 0,0230$	Зал. Одян $0,9489 \pm 0,0340$
Бухта Веселая, $0,7756 \pm 0,0170$	< 0,001	–	< 0,001	< 0,001
Бухта Нагаева, $0,8272 \pm 0,0230$	< 0,001	< 0,001	–	< 0,001
Зал. Одян, $0,9489 \pm 0,0340$	< 0,001	< 0,001	< 0,001	–

Отношение коэффициента ширины и высоты к длине раковины характеризует степень ее выпуклости и показывает высокую изменчивость морфологических признаков мий в различных районах. Так, при длине раковины 70 мм в зал. Одян этот показатель составляет в среднем 90 %, а в Ольском лимане — 70 % (рис. 6). Статистические данные показывают, что соотношения линий регрессии этих параметров достоверно не различались между Ольским лиманом и бухтой Веселой ($p = 0,23$) (табл. 7). Таким образом, мий в поселении в зал. Одян отличаются более выпуклой раковиной.

Различия в форме раковины моллюсков в разных районах, вероятно, связаны с особенностями их линейного роста. Известно, что различия формы раковины обусловлены темпами наращивания створок в длину. Чем медленнее рост, тем больше относительная выпуклость за счет подворота краев створок внутрь раковины и преимущественного роста в ширину [Золотарев, 1989]. Поселение мий в зал. Одян характеризовалось наиболее низкими темпами роста, и поэтому они имеют наиболее выпуклую раковину. При сравнении пропорций раковины обнаружена следующая тенденция: с увеличением возраста происходит увеличение асимметрии тела, однако после 10 лет этот показатель снижается. Вероятно, максимального возраста достигают более здоровые особи, которые меньше всего испытывали отрицательное воздействие окружающей среды. Видимо, мий с большими отклонениями от нормы элиминируют, не

Таблица 7

Результаты сравнения линий регрессии изменения коэффициента ширины, высоты и длины раковины *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы по угловому коэффициенту (b)

Table 7

Inclination (b) of regression lines describing changes of shell width, height and length coefficients in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay

Район	Ольский лиман, $0,0524 \pm 0,0200$	Бухта Веселая, $0,0874 \pm 0,0210$	Бухта Нагаева, $0,1673 \pm 0,0250$	Зал. Одян, $0,2962 \pm 0,0280$
Бухта Веселая, $0,0874 \pm 0,0210$	0,230	–	< 0,001	< 0,001
Бухта Нагаева, $0,1673 \pm 0,0250$	< 0,001	< 0,001	–	< 0,001
Зал. Одян, $0,2962 \pm 0,0280$	< 0,001	< 0,001	< 0,001	–

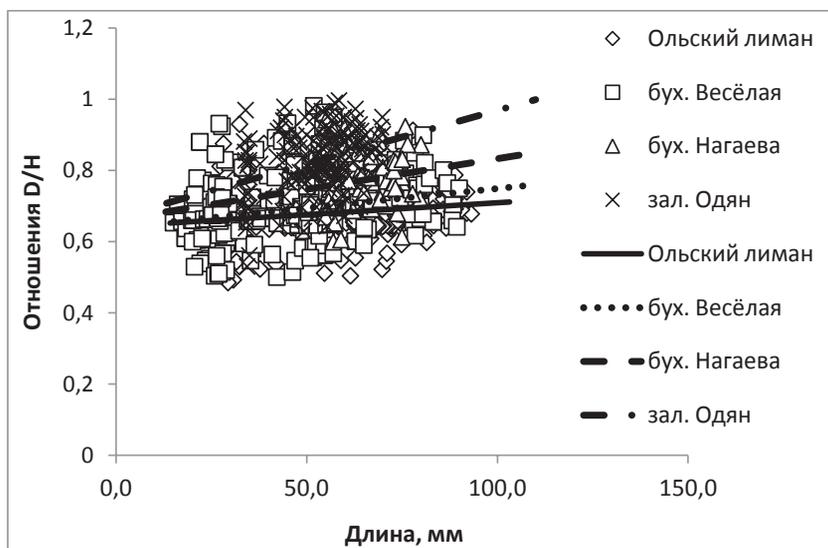


Рис. 6. Эмпирические данные и линии регрессии, отражающие изменение в онтогенезе коэффициента ширины, высоты и длины раковины у *M. uzenensis* в различных районах Тауйской губы

Fig. 6. Changes of shell width, height and length coefficients in ontogenesis of *M. uzenensis*, by areas in the Tauiskaya Guba Bay. Lines of regression are shown

доживая до преклонного возраста. Таким образом, у взрослых *M. uzenensis* существует внутривидовая аллометрия, различающаяся основными линейными параметрами в зависимости от района обитания.

Заклучение

Плотность и биомасса в поселении *M. uzenensis* зависели от условий обитания в различных районах Тауйской губы. Наиболее высокие показатели отмечены в теплом Ольском лимане. При наличии подходящих грунтов мии встречались в виде мозаичных скоплений на акватории $0,5-5,0 \text{ м}^2$, занимая 25–40 % площади литорали. Широкий размерный и возрастной диапазон мий характерен для поселений в бухте Веселой и в районе Ольского лимана, где встречались особи длиной раковины от 22,1 до 91,1 мм в возрасте от 2 до 14 лет. Более суровые условия в бухте Нагаева и в зал. Одян отразились на размерном (33,1–78,8 мм) и возрастном (5–13 лет) составе *M. uzenensis*, что сопровождалось отсутствием молодых моллюсков (2–4 лет) в поселениях.

Исследования аллометрического и линейного роста мии выявили медленный рост и значительные изменения пропорций раковины моллюсков в зал. Одян. Асимметрия показала возрастное увеличение соотношения пропорций раковины мий, однако после 10 лет этот показатель выравнивается.

В районе Ольского лимана запасы мии в скоплениях и вне скоплений на площади 4,30 км² составили 7635 т, в бухтах Веселой на площади 0,20 км² — 141 т, Нагаева — 0,48 км² и 219 т, в зал. Одян — 1,58 км² и 394 т. Общий запас *M. uzenensis* на исследуемой площади литорали 6,56 км² составил 8389 т. Таким образом, при освоении 7 % от промыслового запаса моллюсков с длиной раковины более 65 мм к вылову рекомендовано 158,4 т ежегодно. Исследования литорали четырех районов Тауйской губы показали перспективы освоения запасов *M. uzenensis*.

Благодарности

Автор выражает благодарность И.В. Кикееву за помощь в сборе материала и предоставление условий для работы на биостанции «Кулькуть» МагаданНИРО.

Финансирование работы

За счет средств ИБПС ДВО РАН.

Соблюдение этических стандартов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов. Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Список литературы

- Болотин И.А.** Двустворчатые моллюски литорали // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — С. 342–346.
- Болотин И.А.** Особенности распределения и оценка запасов доминирующих видов двустворчатых моллюсков в литоральной зоне Тауйской губы // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 247–254.
- Герасимова А.В., Максимович Н.В.** О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. — 2009. — Вып. 3. — С. 82–97.
- Гурьянова Е.Ф., Загс И.Г., Ушаков П.В.** Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. — 1930а. — Вып. 11. — С. 47–104.
- Гурьянова Е.Ф., Загс И.Г., Ушаков П.В.** Литораль Кольского залива, ч. 3 // Тр. Лен. общ. естествоисп. — 1930б. — Т. 60, вып. 2. — С. 17–107.
- Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.
- Жарников В.С.** Влияние условий среды на пространственное распределение *Mya uzenensis* (Bivalvia: Myidae) в разных районах Тауйской губы Охотского моря // Вестн. КамчатГТУ. — 2020. — № 51. — С. 99–107. DOI: 10.17217/2079-0333-2020-51-99-107.
- Золотарев В.Н.** Склерохронология морских двустворчатых моллюсков : моногр. — Киев : Наук. думка, 1989. — 112 с.
- Кафанов А.И.** Двустворчатые моллюски шельфов и континентального склона северной Пацифики : аннотированный указатель. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 200 с.
- Кусакин О.Г.** К фауне и флоре осушной зоны острова Кунашир // Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. — 1956. — Вып. 6. — С. 98–115.
- Кусакин О.Г.** Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей. — 1961. — Вып. 7. — С. 312–343.
- Максимович Н.В., Лысенко В.Н.** Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma incongrua* в зарослях zostеры бухты Витязь Японского моря // Биол. моря. — 1986. — Т. 12, № 1. — С. 35–47.

Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материалов : моногр. — Л. : ЛГУ, 1986. — 97 с.

Михальцова О.С., Галышева Ю.А. Популяционные и биоценологические характеристики скоплений *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia: Mytilidae) в бухте Киевка Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 125–138.

Назарова С.А. Организация поселений *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) в осушной зоне Белого и Баренцева морей : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб. : СПГУ, 2015. — 23 с.

Селин Н.И., Блинов С.В. Структура популяции и рост мидии Грея в сублиторали южных Курильских островов // Биол. моря. — 1988. — Т. 14, № 6. — С. 31–35.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана : моногр. — Л. : Наука, 1981. — 480 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, вып. 126.)

Чернявский В.И., Радченко Я.Г. Физико-географическая характеристика Тауйской губы Охотского моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1994. — Вып. 308. — С. 10–24.

References

Bolotin, I.A., Bivalve littoral mollusks, in *Landshafty, klimat i prirodnyye resursy Tauyskoy guby Okhotskogo morya* (Landscapes, Climate and Natural Resources of the Tauisk Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dalnauka, 2006, pp. 342–346.

Bolotin, I.A., Peculiarities of the distribution and estimation of the reserves of the dominant species of bivalve mollusks in the littoral zone of the Tauisk Bay, in *Sostoyanie rybnokhozyaystvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya* (The Status of Fisheries Research in the Northern Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2001, no. 1, pp. 247–254.

Guerasimova, A.V. and Maksimovich, N.V., On regularities of Bivalvia population organization in the White Sea, *Vestnik SPbGU. Seriya 3. Biologiya* (Bulletin of St. Petersburg State University. Series 3. Biology). 2009, no. 3, pp. 82–97.

Guryanova, E.F., Zags, I.G., and Ushakov, P.V., The littoral of West Murman, *Issled. morey SSSR* (Issled. seas of the USSR), 1930, vol. 11, pp. 47–104.

Guryanova, E.F., Zags, I.G., and Ushakov, P.V., Litoral of the Kola Bay, part 3, *Trudy Leningradskogo obshchestva yestestvoispytateley* (Proceedings of the Leningrad Society of Naturalists), 1930, vol. 60, no. 2, pp. 17–107.

Dulepova, E.P., *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproductivity of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Zharnikov, V.S., Environmental conditions influence on spatial distribution of *Mya uzenensis* (Bivalvia: Myidae) in various areas of Tauik Bay, the sea of Okhotsk, *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2020, no. 51, pp. 99–107. doi 10.17217/2079-0333-2020-51-99-107

Zolotarev, V.N., *Sklerokhronologiya morskikh dvustvorchatykh mollyuskov* (Sclerochronology of Marine Bivalve Mollusks), Kiev: Naukova Dumka, 1989.

Kafanov, A.I., *Dvustvorchatyye mollyuski shel'fov i kontinental'nogo sklona severnoy Patsifiki: annotirovannyi ukazatel'* (Bivalve mollusks on the shelf and continental slope of the North Pacific: annotated index), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1991.

Kusakin, O.G., To the fauna and flora of the drainage zone of Kunashir Island, *Tr. probl. i temat. soveshch. Zool. in-ta AN SSSR* (Tr. prob. and topics. conference Zool. Institute of Academy of Sciences of the USSR), 1956, vol. 6, pp. 98–115.

Kusakin, O.G., Some patterns of distribution of fauna and flora in the arid zone of the southern Kuril Islands, *Issled. Dal'nevost. morey* (Issled. Far East. Seas), 1961, no. 7, pp. 312–343.

Maksimovich, N.V. and Lysenko, V.N., Growth and production of bivalve mollusk *Macoma incongrua* in thickets of zosters of Vityaz Bay, Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 1, pp. 35–47.

Maksimovich, N.V. and Pogrebov, V.B., *Analiz kolichestvennykh gidrobiologicheskikh materialov* (Analysis of quantitative hydrobiological materials), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1986.

Mikhaltsova, O.S. and Galysheva, Yu.A., Population and biological features of the settlements of *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia: Mytilidae) in the Kievka Bay, Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 125–138.

Nazarova, S.A., Organization of *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) settlements in the drainage zone of the White and Barents Seas, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, St. Petersburg: St. Petersburg. Gos. Univ., 2015.

Selin, N.I. and Blinov, S.V., Population structure and growth of Gray mussel in the sublittoral of the southern Kuril Islands, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1988, vol. 14, no. 6, pp. 31–35.

Skarlato, O.A., *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh vod severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Bivalve Mollusks in Temperate Waters of the Northwestern Pacific Ocean), Leningrad: Nauka, 1981. [*Opredeliteli po faune SSSR* (Keys to the USSR fauna), Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 126]

Chernyavsky, V.I. and Radchenko, Ya.G., Physico-geographical characteristics of Taiu Bay, Sea of Okhotsk, *Sb. Nauchn. Tr. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1994, vol. 308, pp. 10–24.

Поступила в редакцию 2.03.2020 г.

После доработки 13.05.2020 г.

Принята к публикации 20.05.2020 г.