

Рост и морфометрические особенности гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) при садковом выращивании у берегов Крыма (Чёрное море)

Н.К. РЕВКОВ¹, А.В. ПИРКОВА, В.А. ТИМОФЕЕВ, Л.В. ЛАДЫГИНА, С.В. ЩУРОВ

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
проспект Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

¹ Автор-корреспондент, e-mail: nrevkov@yandex.ru

РЕЗЮМЕ. Спат гребешка *Flexopecten glaber* собирали в садках с гигантской устрицей *Crassostrea gigas*, выращиваемой на мидийно-устричной ферме (внешний рейд Севастопольской бухты). В течение двух лет его дорастивали в пластмассовых садках на глубине 2–3 м. Садки периодически извлекали и измеряли линейные и весовые параметры моллюсков: длину (L), высоту (H), ширину (D) раковины и общий прижизненный вес (W). Приведены уравнения зависимости исследованных параметров. Показаны изменения индексов фронтальной (D/L), сагитальной (H/L) кривизны, выпуклости ((H+D)/L) и условного объёма (H×D×L/1000) раковины в онтогенезе. При достижении длины 30–35 мм отмечены изменения аллометрии объёмного и весового роста моллюсков с положительной на отрицательную. В этом же интервале длин зарегистрированы наибольшие значения индекса выпуклости раковины. Сделан вывод об интервальном характере линейного и весового роста *F. glaber*. Высказано предположение оптимальности стратегии формообразования раковины *F. glaber* в онтогенезе, когда созревание и первое размножение моллюсков происходит при наибольших объёмных относительных характеристиках раковины. Получены уравнения линейного и весового роста *F. glaber* в первые два года жизни. Сделано заключение о возможности рассмотрения черноморского гребешка, как элемента диверсификации существующей аквакультуры моллюсков (мидии и устрицы) у берегов Крыма.

Growth and morphometric characteristics of the scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) reared in cages off the coast of Crimea (Black Sea)

N.K. REVKOV, A.V. PIRKOVA, V.A. TIMOFEEV,
L.V. LADYGINA, S.V. SCHUROV

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas
of RAS, 2 Nakhimov av., Sevastopol, 299011, RUSSIAN
FEDERATION. E-mail: nrevkov@yandex.ru

ABSTRACT. The spat of the scallop *Flexopecten glaber* were collected in cages with the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured on a mussel-and-oyster farm (outer roadstead of Sevastopol Bay). For two years they were reared in plastic cages at a depth of 2–3 m. The cages were periodically withdrawn to measure the size and weight parameters of the molluscs: the length (L, mm), height (H, mm), and width (D, mm) of shells and the total live weight (W, g). The correlations among the parameters under study are presented. The changes in the indices of the frontal (D/L) and sagittal (H/L) curvatures, convexity ((H+D)/L) and conditional volume (H×D×L/1000) of the shells in ontogenesis are shown. Upon reaching a shell length of 30–35 mm, the allometry of the volumetric and weight growth of molluscs changed from positive to negative. The largest values of the shell convexity index were registered in the

same length range. A conclusion about the interval-type growth of *F. glaber* in linear size and weight is made. It is suggested that the optimal strategy of shell formation in *F. glaber* in ontogenesis implies the ripening and the first reproduction of the molluscs occurring at the highest volumetric characteristics of the shell. The relationships for the linear size and weight growth of *F. glaber* in the first two years of life are obtained. It is concluded that the scallop *F. glaber* should be considered as a possible element for the diversification of the existing aquaculture of molluscs (mussels and oysters) off the coast of Crimea.

Введение

Внимание к водным биоресурсам растёт по мере увеличения численности мирового населения. Высокий спрос на белковую продукцию приводит к чрезмерной эксплуатации природных запасов гидробионтов, сокращая их до критического уровня [FAO, 2018 а]. К категории наиболее востребованных биоресурсов животного происхождения относят двустворчатых моллюсков, добыча которых увеличивается с каждым годом. Если до 1940-х гг. их общемировой промысел составлял около 50000 т, то к 1962 году – увеличился до 170000 т, составив 4% от мировой

Табл. 1. Дата измерений и объём выборок *Flexopecten glaber* соответствующих генераций.Table 1. The measurement dates and sample sizes of *Flexopecten glaber* of the corresponding generations.

Год генерации	Объём выборки, экз.	Дата измерений
2016	66	2018 г. (26 июня)
	5	2018 г. (18 декабря); 2019 г. (5 апреля, 29 мая, 25 июня)
2017	110	2017 г. (20 декабря); 2018 г. (16 мая, 26 июня, 18 октября, 18 декабря); 2019 г. (5 апреля, 29 мая, 25 июня)
2018	7	2018 г. (18 октября, 18 декабря); 2019 г. (5 апреля, 29 мая, 25 июня)
2019	15	2019 г. (2 октября); 2020 г. (19 июня)

добычи морепродуктов [Zatsepin, Filatova, 1968]. По данным за 2013 год добыча устриц, мидий, гребешков и других видов моллюсков составила в среднем около 1,8 млн. тонн в год [FAO, 2013].

На мировом рынке морепродуктов среди двустворчатых моллюсков морские гребешки занимают всё более весомую долю [Shumway, Parsons, 2006]. Их мировой импорт в 2014 г. достиг 157200 тонн в год, большую часть которого составили такие виды как *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) и *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) [Song et al., 2015; FAO, 2014]. В зоне европейского континентального шельфа распространены пять коммерчески ценных видов гребешков: *Aequipecten opercularis* (Linnaeus, 1758), *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758), *Pecten jacobaeus* (Linnaeus, 1758) и *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758). Однако, несмотря на успешные попытки крупномасштабного разведения морских гребешков в Европе, это направление здесь еще только развивается [Strand et al., 2016]. Так в средиземноморском регионе только два из пяти отмеченных выше видов пектинид – *A. opercularis* и *Pecten maximus* – успешно культивируются на побережьях Франции и Испании, три другие – *Mimachlamys varia*, *Pecten jacobaeus* и *F. glaber* – отнесены к перспективным объектам аквакультуры [Berik et al., 2017b].

В отличие от Средиземного моря, в Чёрном море коммерческая добыча и разведение двустворчатых моллюсков не приобрели столь широкого развития. В настоящее время из них только пять видов имеют промысловое значение: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (пришедшая на смену потерявшей коммерческую ценность *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758), *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758) [Revkov, 2011], *Donax trunculus* Linnaeus, 1758 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) [FAO, 2018b]. К потенциальным объектам коммерческого промысла в Чёрном море в последние несколько лет относят и плоского гребешка *F. glaber* [Berik et al., 2017b].

Судьба *F. glaber* в Чёрном море и у берегов

Крыма в частности, в связи с сокращением его естественных поселений в конце XX – начале XXI века – до недавнего времени выглядела неопределённой. Он был включён в Красные Книги Крыма и города Севастополя со статусом вида, сокращающегося в численности [Revkov, 2015, 2018]. Однако, данные литературных источников [Bondarev, 2019] и собственные материалы последних лет свидетельствуют о восстановительных процессах в популяции гребешка у берегов Крыма. Недостаток информации по биологии *F. glaber* в Чёрном море, как перспективного объекта марикультуры, стал восполняться морфологическими и молекулярно-генетическими исследованиями, уточняющими его таксономический статус [Bondarev, 2018; Slynko et al., 2020], работами по соматическому росту мягких тканей [Shcherban, Melnik, 2020], особенностям метаболизма [Golovina, 2016], размножения [Pirkova, Ladygina, 2017], морфометрии и морфологической изменчивости раковины, размерно-весовой и возрастной структуры поселений [Bondarev, 2019, 2020].

Цель настоящей работы – оценить особенности роста и формообразования раковины *F. glaber* при садковом выращивании у юго-западных берегов Крыма.

Материал и методы

Основным материалом для работы послужили гребешки, собранные в декабре 2017 г. в садках с тихоокеанскими устрицами *S. gigas*, которые были выставлены в море на мидийно-устричной ферме (внешний рейд Севастопольской бухты: 44°37'13,4"N; 33°30'13,6"E) в июле того же года. Мидийно-устричная ферма ООО НИО «Марикультура» размещена в акватории, прилегающей к береговой базе ФИЦ ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского (западнее бухты Мартыновой). Ферма удалена от берега на 200–300 м в сторону открытой части моря. Глубина в районе размещения фермы 10–18 м.

До 2-х летнего возраста гребешков доращива-

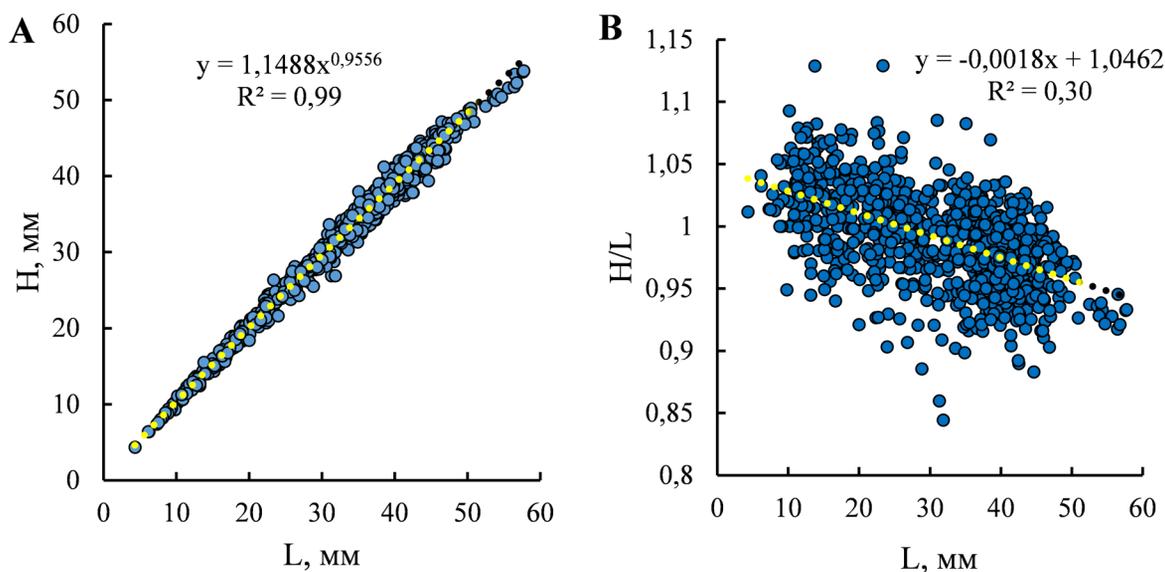


РИС. 1. Графики зависимости. **А** – высоты (H) и **В** – сагиттальной кривизны (H/L) раковины *Flexopecten glaber* от длины (L).

FIG. 1. Graphs of correlations between (A) height (H), (B) sagittal curvature (H/L) and the shell length (L) of *Flexopecten glaber*.

ли в экспериментальных установках (пластмассовых садках) на глубине 2–3 метра. Фактическая плотность посадки моллюсков в садках не превышала 0,07 экз./см². За период наблюдений температура морской воды в районе выставления садков варьировала от 7,4 до 25,7°C (соответственно в феврале и июле), солёность – 18‰. Кроме основного ряда наблюдения за моллюсками генерации 2017 г., в работу включены отдельные размерно-весовые характеристики моллюсков генераций 2016, 2018 и 2019 гг. (Табл. 1).

Садки периодически извлекали из воды, моллюсков очищали от организмов-обрастателей, измеряли и взвешивали. Длину (L, мм), высоту (H, мм), ширину (D, мм) раковины *F. glaber* измеряли цифровым штангенциркулем (ШЦ-1 «Зубр») с точностью до 0,01 мм. Прижизненный вес (W – общий вес с мантийной жидкостью) моллюсков определяли на электронных весах (ОНАУС) с точностью до 0,01 г. Среднесуточный прирост линейных (ΔL) и весовых (ΔW) параметров рассчитывали как разницу между смежными измерениями, разделённую на период (в сут.) между измерениями.

Масс-размерные зависимости представлены в виде степенных уравнений. Рассмотрены особенности изменения индексов сагиттальной (H/L), фронтальной (D/L) кривизны, выпуклости ((H+D)/L) и условного объёма (H×D×L/1000) раковины в онтогенезе. Аппроксимация морфометрических и линейно-весовых зависимостей выполнена с помощью степенной, экспоненциальной функций и полинома; линейного и весового роста моллюсков – соответственно с

помощью полинома и экспоненциальной функции в программе «Excel».

В работе использовано понятие «максимально установленный возраст» – расчёт возраста со дня установки устричных садков в которых были собраны моллюски. В условиях нашего эксперимента такой датой являлось 22 июля.

Долгое время в отечественной литературе *F. glaber* (плоский гребешок) фигурировал как *F. ponticus* (гребешок черноморский) – эндемик Чёрного моря [Milashevich, 1916; Scarlato, Starobogatov, 1972]. Мы полагаем возможным сохранить в употреблении прежнее русское название гребешка для черноморского региона как «младший синоним» его современного валидного европейского названия.

Сокращения:

Морфометрические параметры раковины: L – длина, H – высота, D – ширина.

Морфометрические индексы раковины: H/L – сагиттальная, D/L – фронтальная кривизна, (H+D)/L – выпуклость, (H×D×L/1000) – условный объём. W – прижизненный вес моллюсков. Среднесуточные приросты: ΔL – длины раковины, ΔW – прижизненного веса.

Результаты

Формообразование раковины. Рост раковины *F. glaber* в высоту относительно длины при высокой детерминации имеет слабую отрицательную аллометрию, близкую к изометрии (Рис. 1А). Слабо выраженная тенденция стабильного уменьшения в онтогенезе сагиттальной кривизны ра-

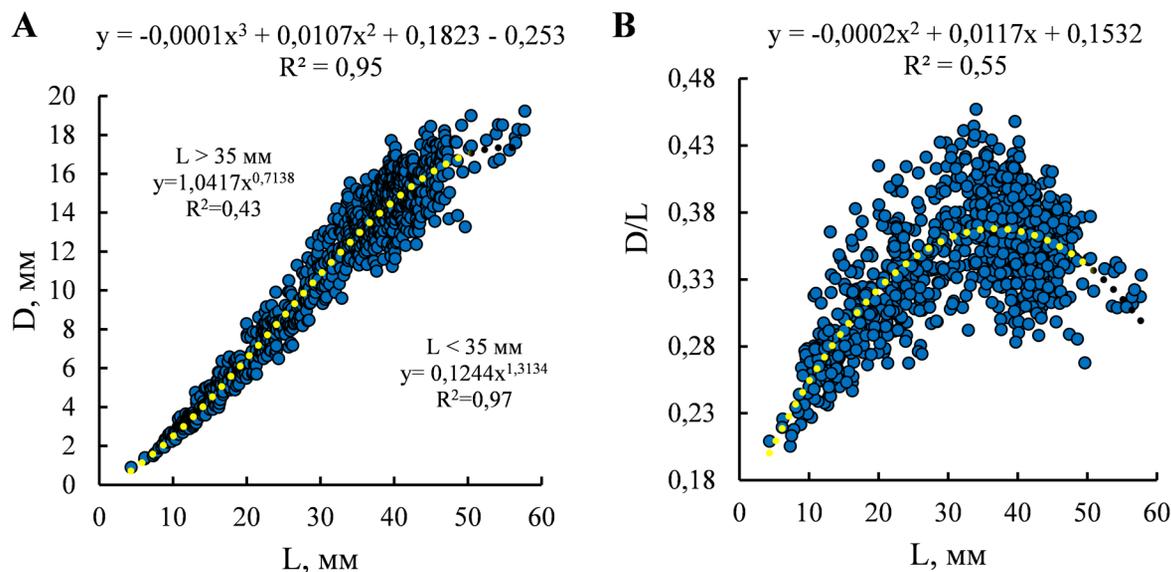


РИС. 2. Графики зависимости: А – ширины (D) и В – фронтальной кривизны (D/L) раковины *Flexopecten glaber* от длины (L).

FIG. 2. Graphs of correlations between (A) width (D), (B) frontal curvature (H/L) and the shell length (L) of *Flexopecten glaber*.

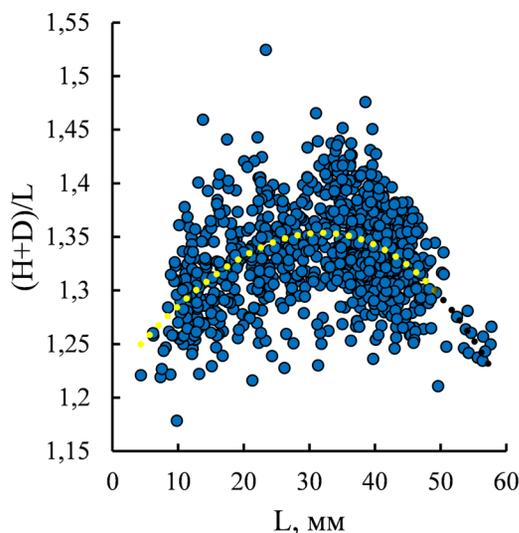


РИС. 3. График зависимости индекса выпуклости раковины ((H+D)/L) *Flexopecten glaber* от длины (L).

FIG. 3. Graph of the shell convexity index ((H+D)/L) of *Flexopecten glaber* as a function of the shell length (L).

ковины (Рис. 1В) свидетельствует об отсутствии изменения знака аллометрии в соотношении длина–высота раковины. У моллюсков с длиной раковины в среднем менее 30 мм отмечено незначительное превалирование высоты раковины над длиной; моллюски с длиной раковины более 30 мм в среднем более вытянуты. При длине около 30 мм достигается популяционная «точка» изомерии длины и высоты раковины.

Зависимость ширины раковины от длины хорошо описывается полиномом 3-й степени, показывающим замедление её относительного роста

у более взрослых моллюсков (Рис. 2А). Условная граница смены характера нарастания раковины в ширину (смена положительной аллометрии связи параметров на отрицательную) – располагается в интервале длин 30–35 мм (Рис. 2А).

В более явном виде изменение аллометрии роста раковины в ширину проявляется в изменении индекса её фронтальной кривизны, располагающегося в пределах 0,205–0,457 (Рис. 2В). В интервале длин до 30–35 мм его значение стабильно возрастает в среднем с 0,24 до 0,38; после 35 мм – снижается до 0,32 (Рис. 2В). Куполообразная кривая фронтальной кривизны раковины в онтогенезе имеет «точку» перегиба в интервале длин 30–35 мм, где происходит смена знака её изменения с «+» на «-».

Изменение в онтогенезе индекса выпуклости раковины ((H+D)/L), в сравнении с индексом фронтальной кривизны (D/L), за счёт суммирования эффекта отрицательной аллометрии роста в высоту и ширину в интервале длин более 30–35 мм – имеет более выраженный куполообразный характер, при близких значениях в крайних точках размерного диапазона (Рис. 3).

Результатом отмеченной особенности интервального разбиения шкалы суммарного аллометрического роста раковины в высоту и ширину (выпуклости раковины) – стало аналогичное интервальное разбиение её объёмного роста ($H \times D \times L / 1000$). При достижении моллюсками длины раковины в среднем около 35 мм, дальнейшее относительное увеличение её объёма замедляется; положительная аллометрия (Рис. 4А) сменяется на отрицательную (Рис. 4В).

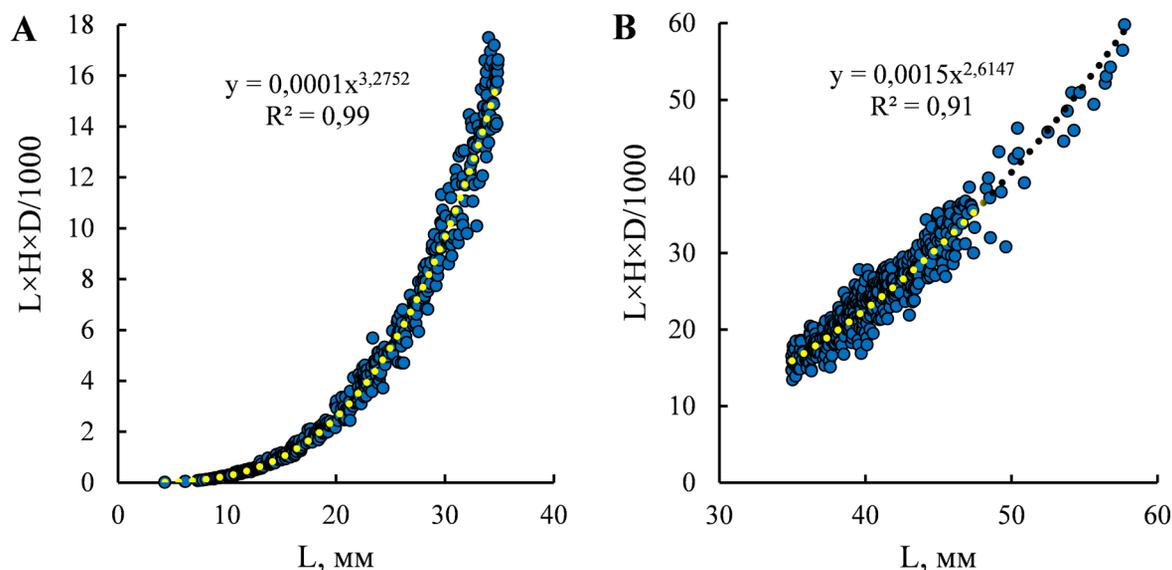


РИС. 4. Графики зависимости условного объема раковины ($H \times D \times L / 1000$) от длины (L) у *Flexopecten glaber* в интервалах: А – до 35 мм и В – более 35 мм.

FIG. 4. Graphs of conditional volume ($H \times D \times L / 1000$) of *Flexopecten glaber* shell as a function of length (L): (A) up to 35 mm and (B) over 35 mm.

Максимальные значения длины, высоты и ширины раковины (соответственно 57,73; 53,86 и 19,24 мм) отмечены у моллюсков генерации 2016 г. в возрасте 2-х лет и 11 месяцев.

Скорость линейного роста раковины. Наиболее полные данные по росту гребешков представлены в изначально рандомизированной выборке моллюсков генерации 2017 г. (Табл. 2) с длиной раковины от 4,3 до 26 мм. Это позволило нам оценить популяционный рост моллюсков данной генерации в течение первых двух лет жизни *F. glaber* (Рис. 5).

Наиболее высокий темп роста гребешков генерации 2017 г. наблюдался в первый год жизни: в возрасте 340 сут. средняя длина моллюсков составляла 25,9 мм (max = 36 мм), в возрасте 703 сут. – 42,1 мм (max = 50,42 мм). Колебание среднесуточного прироста моллюсков в обозначенных возрастных категориях составляло соответственно 0,043–0,144 и 0,017–0,087 мм·сут⁻¹ (см. Табл. 2).

Генерации 2016, 2018 и 2019 годов представлены малочисленными выборками, в которых выполнена оценка среднесуточного линейного и весового прироста моллюсков (см. Табл. 2). Самый низкий среднесуточный линейный прирост раковины (0,013 мм·сут⁻¹) отмечен у наиболее крупных моллюсков (средняя длина 56,04 мм, генерация 2016 г.) в возрасте 2 года и 10 мес.

Данные, дополненные аналогичными измерениями всех исследованных генераций моллюсков (Табл. 2), показали достоверное замедление среднесуточного линейного прироста раковины с увеличением линейных размеров (Рис. 6А).

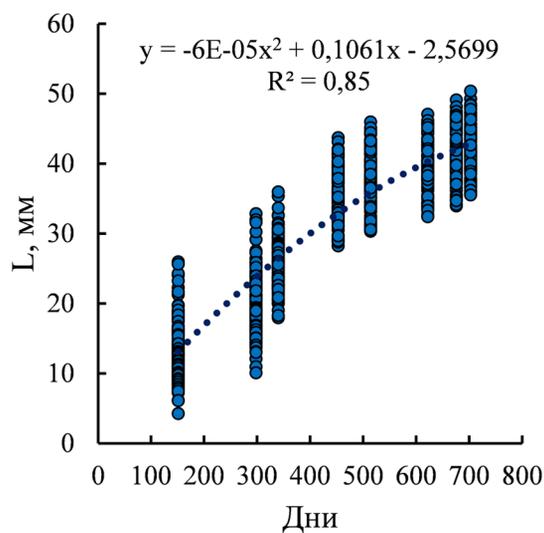


РИС. 5. Линейный рост раковин *Flexopecten glaber* генерации 2017 г в течение двухлетнего периода наблюдений.

FIG. 5. Two-year linear size growth of shells of *Flexopecten glaber*, generation 2017.

Скорость весового роста моллюсков. На выборке, включающей генерации 2016, 2017, 2018 и 2019 г. в размерном диапазоне: 4,3–57,73 мм мы регистрируем в целом положительную аллометрию прижизненного веса моллюсков относительно длины раковины ($a=0,0001$; $b=3,1385$; $R^2=0,99$). Однако, с учётом отмеченных выше интервальных особенностей линейного и объёмного роста раковины, зависимость прижизненного веса моллюсков от длины раковины может быть

Таблица 2. Ростовые параметры гребешка *Flexopecten glaber* разных генераций.Table 2. The growth data for the scallops *Flexopecten glaber* of different generations.

Дата измерений	N, экз.	Длина раковины, мм		Прижизненный вес, г		Среднесуточный прирост	
		*ср. знач.	абсол. прирост	*ср. знач.	абсол. прирост	мм·сут. ⁻¹	г·сут. ⁻¹
Генерация 2016 г.							
18.12.18.	5	51,62	–	22,928	–	–	–
05.04.19.	4	54,10	2,482	26,408	3,48	0,023	0,032
29.05.19.	3	56,04	1,945	29,703	3,295	0,036	0,061
25.06.19.	3	56,39	0,347	30,157	0,454	0,013	0,017
Генерация 2017 г.							
22.07.17.	110	0,60	–	–	–	–	–
20.12.17.	110	13,71	13,111	0,513	0,513	0,086	0,003
16.05.18.	107	19,97	6,260	1,687	1,174	0,043	0,008
26.06.18.	103	25,88	5,911	3,428	1,751	0,144	0,043
18.10.18.	102	35,77	9,884	8,990	5,552	0,087	0,049
18.12.18.	102	37,96	2,198	10,971	1,981	0,036	0,032
05.04.19.	93	39,84	1,878	13,973	3,002	0,017	0,028
29.05.19.	89	41,25	1,411	14,585	0,612	0,026	0,011
25.06.19.	83	42,12	0,862	15,990	1,405	0,032	0,052
Генерация 2018 г.							
18.10.18.	7	13,53	–	0,54	–	–	–
18.12.18.	5	19,96	6,433	1,532	0,992	0,105	0,016
05.04.19.	5	25,09	5,132	3,302	1,77	0,048	0,046
29.05.19.	4	27,55	2,456	4,453	1,151	0,045	0,021
Генерация 2019 г.							
02.10.19.	15	12,69	–	0,311	–	–	–
19.06.20.	12	25,74	13,052	3,651	3,34	0,050	0,013

Примечание: * – указаны средние значения параметра для выборки на момент измерения

более корректно представлена на двух отдельных размерных отрезках: до- и более 35 мм. В первом из них – подтверждается положительная аллометрия связи размерно-весовых параметров (Рис. 7А), во втором – проявляется отрицательная аллометрия (Рис. 7В).

Среднее значение прижизненного веса моллюсков (генерация 2017 г., возраст 340 суток) составило в эксперименте 3,438 г (max. 8,11 г) (Рис. 8А); в возрасте 703 суток – 15,990 г (max. 26,32 г) (Рис. 8В). Соответствующий среднесуточный весовой прирост на первом году жизни между измерениями колебался от 0,003 до 0,043 г·сут.⁻¹ (средневзвешенное значение 0,010 г·сут.⁻¹); на втором году – от 0,011 до 0,052 г·сут.⁻¹ (средневзвешенное значение 0,035 г·сут.⁻¹). Данные, дополненные аналогичными измерениями всех исследованных генераций моллюсков (см. Табл. 2), показали увеличение среднесуточного весового роста моллюсков с увеличением их линейных размеров (Рис. 6В).

Максимальный прижизненный вес черно-

морского гребешка – 33,26 г отмечен нами у моллюска (возраст 2 года и 11 мес.) с наибольшими линейными размерами (57,73 мм).

Обсуждение

Особенности формообразования раковины в онтогенезе. Результаты, полученные по линейному росту черноморского гребешка, указывают на его интервальный характер. В онтогенезе, в первый год жизни наблюдалась положительная аллометрия роста раковины в ширину относительно длины; по достижении длины раковины 30–35 мм положительная аллометрия роста сменялась на отрицательную. В конце первого года жизни моллюсков фронтальная кривизна раковины имела наиболее высокие значения за весь ростовой период. Результат положительной линейной аллометрии роста раковины в первый год жизни определил положительную аллометрию её объёмного нарастания, способствующего более быстрому увеличению объёма висцераль-

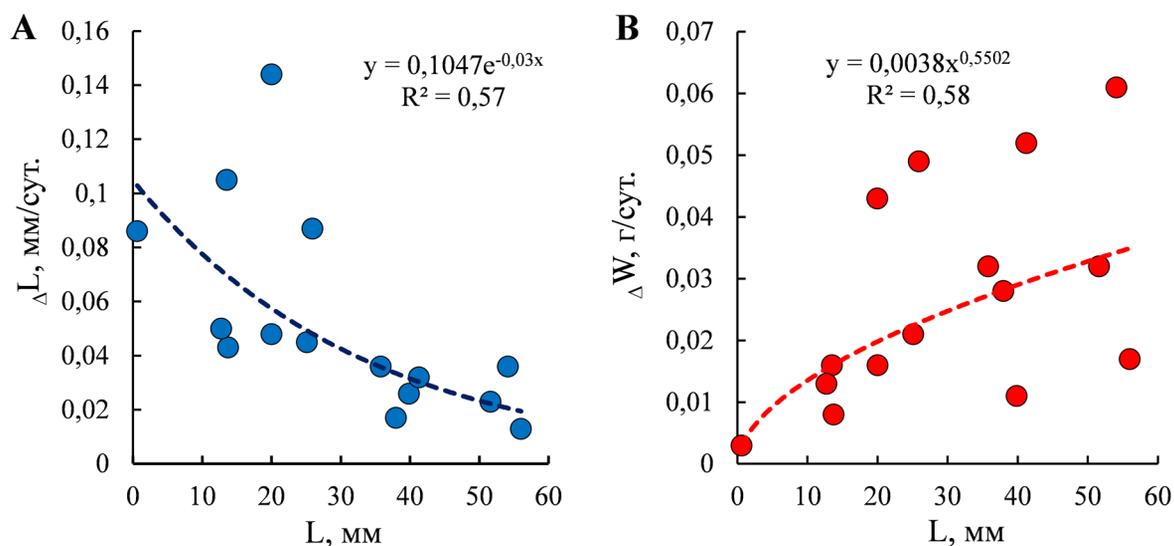


РИС. 6. Графики среднесуточного роста *Flexopecten glaber*. **A** – линейного (ΔL) и **B** – весового (ΔW) в зависимости от начальной длины раковины (L).

FIG. 6. Average daily growth of *Flexopecten glaber*. **(A)** Linear size (ΔL) and **(B)** weight (ΔW) increments as a function of the initial shell length (L).

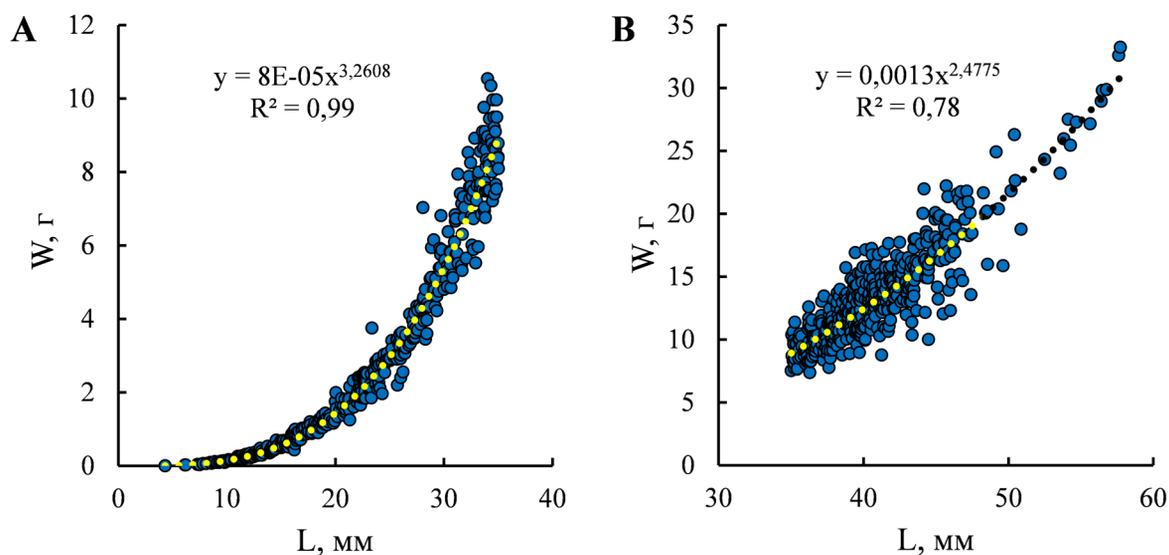


РИС. 7. Графики зависимости прижизненного веса (W) от длины (L) раковины у *Flexopecten glaber* в интервалах: **A** – до 35 мм, **B** – более 35 мм.

FIG. 7. Live weight (W) of *Flexopecten glaber* as a function of the shell length (L): **(A)** up to 35 mm, **(B)** over 35 mm.

ной массы и генеративной ткани моллюсков. Данная стратегия формообразования раковины выглядит оптимальной, если указанную «точку перегиба» ($L=30-35$ мм) её аллометрического роста в ширину соотносить с линейно-возрастными характеристиками наступления половой зрелости моллюсков.

У *F. glaber*, обитающих в Северной Адриатике, половозрелость наступает в возрасте 9–10 месяцев при длине раковины 22,4–25,1 мм [Marčeta *et al.*, 2016]. Аналогичные данные по срокам

наступления половозрелости у черноморских гребешков отсутствуют. Однако мы отмечаем, что моллюски генерации 2017 г. в возрасте 11 месяцев с длиной раковины 20 мм уже имели развитые гонады (Рис. 9). Принимая во внимание наличие у *F. glaber* в Чёрном море летнего периода размножения [Zakhvatkina, 1972], а также учитывая данные по темпу его роста (см. Рис. 5), мы приходим к заключению, что годовики к июню–июлю уже составляют репродуктивную часть популяции.

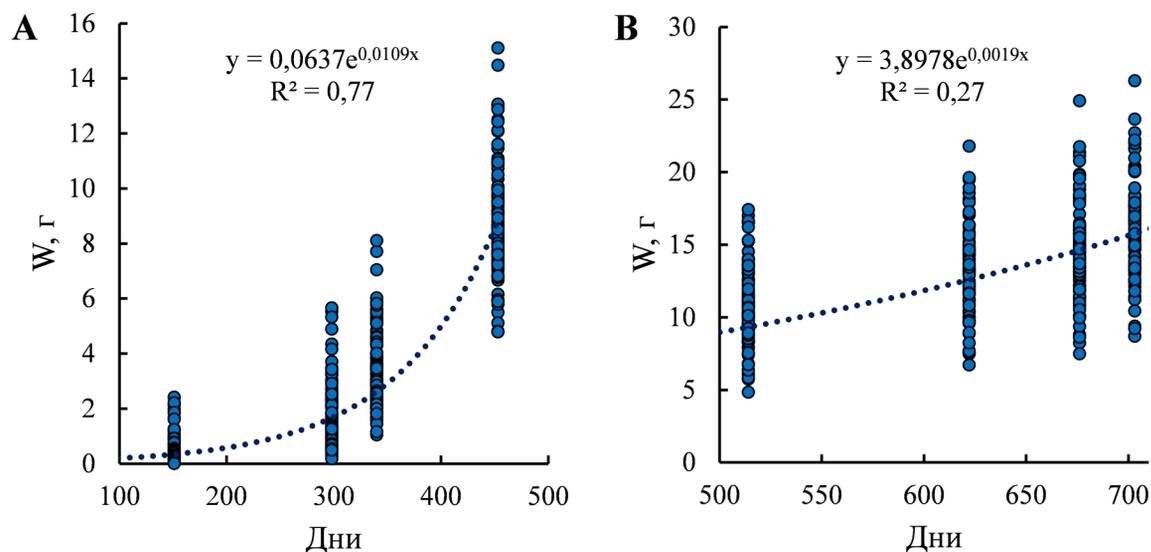


РИС. 8. Динамика прижизненного веса (W) *Flexopecten glaber* генерации 2017 г в первый (А) и второй (В) годы жизни.
 FIG. 8. Dynamics of live weight (W) of *Flexopecten glaber*, generation 2017, in the first (А) and the second (В) years of life.

Достиженные годовиками морфометрические пропорции раковины в дальнейшем, за счёт отрицательной аллометрии роста в высоту и ширину, изменяются в сторону её большей вытянутости. По-видимому, наблюдаемые изменения в скорости роста и формообразовании раковины *F. glaber* после наступления половозрелости моллюска следует отнести к проявлению общебиологических закономерностей (концепция альтернативных процессов в биоэнергетике) [Mezhzherin, 1974]. Например, в период полового созревания были отмечены: изменение аллометрии раковины – у митилиды *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) [Revkov, 1984], замедление темпа роста – у лёгочных моллюсков *Achatina fulica* Bowdich, 1822 и *Macrochlamys indica* Godwin-Austen, 1883 [Raut, Ghose, 1978] и у прудовиков *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) [Levina, 1972].

Данные по особенностям аллометрического роста раковины *F. glaber* в первый год жизни в других морях средиземноморского бассейна – отсутствуют. Результаты, полученные нами для моллюсков с длиной раковины более 35 мм (возраст 2+ и 3+) и указывающие на отрицательную аллометрию их роста в ширину, отличаются от аналогичных данных для других морей. Так, половозрелые моллюски размерного диапазона 37,2–71,1 мм из Северной Адриатики (Sanakkale Strait) имеют положительную аллометрию роста раковины в ширину ($b=1,03 \pm 0,01$; $R^2=0,95$) [Berik *et al.*, 2017a].

Для моллюсков в возрастном диапазоне до 3+ нами получено итоговое уравнение положительной аллометрии прижизненного веса относитель-

но длины раковины ($b=3,139$; $R^2=0,99$). Данный результат может быть связан с отсутствием в анализе моллюсков более старшего размерно-возрастного ряда. Существенное возрастное замедление среднесуточного роста в длину и снижение среднесуточного весового роста могут определять итоговую отрицательную аллометрию прижизненного веса относительно длины. Подобные результаты ($b=2,45 \pm 0,12$; $R^2=0,73$) для моллюсков более широкого размерно-возрастного диапазона приведены, например, в работе [Berik *et al.*, 2017a].

Линейный и весовой рост. При оценке линейно-весовых особенностей *F. glaber* различными авторами в качестве независимой переменной принимается длина [Bondarev, 2019; Berik *et al.*, 2017a], или высота [Marčeta *et al.*, 2016; Prato *et al.*, 2016] раковины моллюсков. С нашей точки зрения, получаемые при этом результаты являются сопоставимыми, поскольку связь длины и высоты раковины у *F. glaber* близка к изометрии (имеет слабую отрицательную аллометрию) (см. Рис. 1).

Средняя высота раковины *F. glaber* летней когорты (генерации) при выращивании в толще воды у южных берегов Италии (Ионическое море) (внутригодовое колебание температуры воды от 12 до 27 °С) за 7 месяцев (экспозиция коллекторов с июня 2012 г. по февраль 2013 г.) достигала 25,6 мм [Prato *et al.*, 2016]. При выращивании *F. glaber* летней когорты на коллекторах (глубина 10 м) в северной Адриатике при более суровых температурных условиях (6–27°С), средняя высота раковины в возрасте 7 месяцев составляла

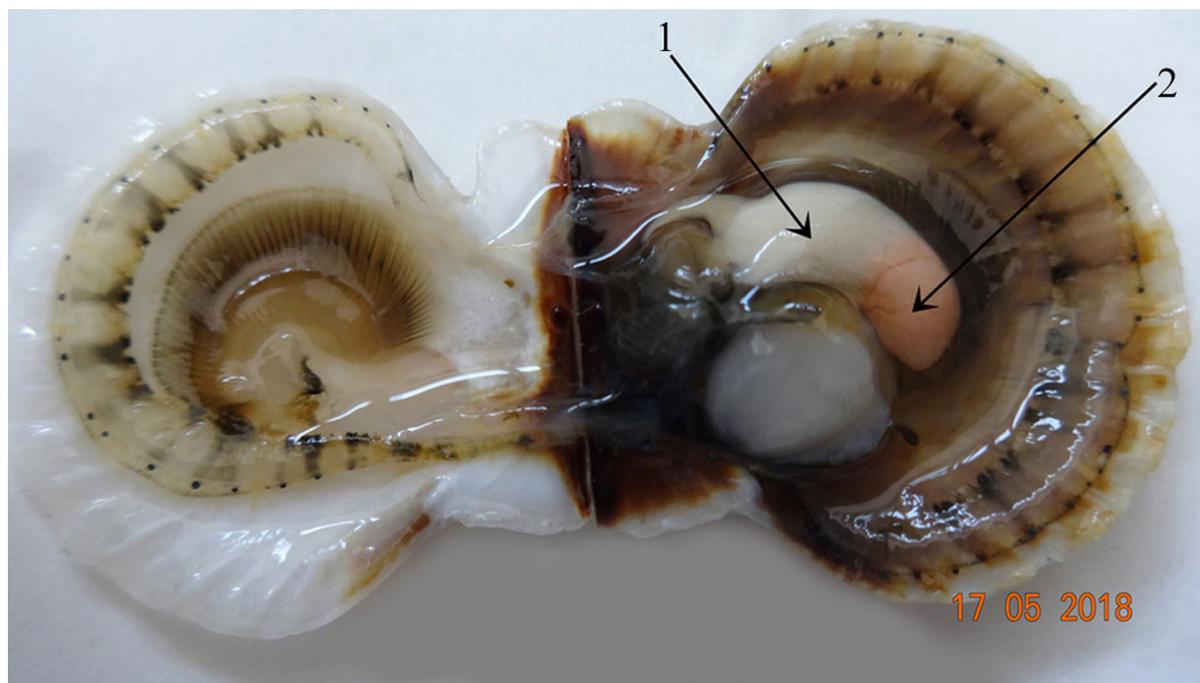


РИС. 9. Половозрелый *Flexopecten glaber* генерации 2017 г. (L = 19,97 мм, возраст 11 месяцев): 1 – мужская часть гонады, 2 – женская часть гонады.

FIG. 9. Mature specimen of *Flexopecten glaber*, generation 2017 (L = 19.97 mm, 11-month-old): 1 – male part of the gonad, 2 – female part of the gonad.

около 20 мм. В возрасте 330 суток они достигали размеров 22,4–25,1 мм, а к 400 суткам – 35 мм [Marčeta *et al.*, 2016]. При этом среднесуточный прирост раковины в высоту оценивался в 0,078 мм·сут⁻¹.

В Чёрном море, при температурных условиях (7,4–25,7°C), сходных с таковыми в северной Адриатике, среднее значение высоты раковины 25,9 мм (min = 17,7 мм; max = 34,9 мм) (аналогичные соответствующие параметры длины – 25,9 мм, 18 мм и 36 мм) моллюски генерации 2017 г. достигали за 340 сут. (Рис. 10). При этом близким (к моллюскам из северной Адриатики) оказался и среднесуточный прирост линейных размеров – 0,075 мм·сут⁻¹ (средневзвешенное для средних параметров прироста раковины в соответствующих временных интервалах, см. Табл. 2). Соответственно, удельный темп роста моллюсков генерации 2017 г. во второй год жизни, когда моллюски достигли 42,1 мм – составил 0,045 мм·сут⁻¹. Средневзвешенный темп роста моллюсков генерации 2017 г. за близкий к двух-летнему (703 суток) период наблюдений – составил 0,059 мм·сут⁻¹. Выполненное выше сопоставление указывает на немного более низкий темп роста *F. glaber* при садковом выращивании у черноморских берегов Крыма, в сравнении с северной Адриатикой.

Показатели весового роста гребешка у черноморских берегов Крыма также оказались ниже

аналогичных данных для моллюсков Средиземноморского бассейна. Так *F. glaber* размером 5 см из Северной Адриатики (Canakkale Strait, Çardak lagoon) при солёности 20–26 ‰ [Gözler, Tarkan, 2000] имел средний вес 27 г [Berik *et al.*, 2017a]. У берегов Крыма в условиях меньшей солёности (18 ‰) средний прижизненный вес гребешков длиной 50 мм при садковом выращивании, согласно нашим данным, составлял 22 г, в донных поселениях – 19,25 г [Bondarev, 2019].

Несмотря на отставание в росте (в сравнении со Средиземным морем), *F. glaber* может рассматриваться как перспективный объект аквакультуры в Чёрном море. Для коммерческого использования могут быть предложены половозрелые моллюски, достигшие линейных размеров более 35 м. Этих размеров небольшая часть черноморских гребешков достигает за 1 год и два месяца, и, почти, вся генерация – за два года выращивания в подвесной культуре (Рис. 11). Для сравнения отметим, что товарного размера (40 мм) более крупные представители пектиной – *Pecten maximus*, *Mimachlamys varia* и *Aequipecten opercularis*, достигают за 12–16 месяцев выращивания [Ramon *et al.*, 2005; Howarth, Stewart, 2014]. С нашей точки зрения, черноморский гребешок является перспективным элементом диверсификации существующей аквакультуры моллюсков (мидии и устрицы) у берегов Крыма.

Предельный размер и возраст моллюсков.

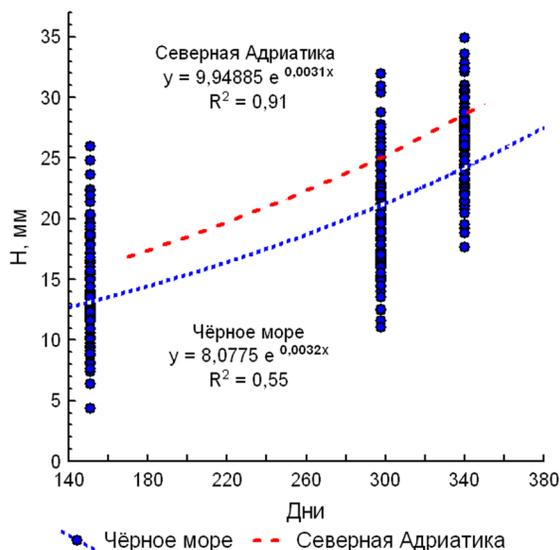


РИС. 10. Графики роста раковины *Flexopecten glaber* в высоту (H) в первый год жизни в Чёрном море (наши данные) и в Северной Адриатике (по Marčeta et al. [2016]).

FIG. 10. Graphs for the growth of the *Flexopecten glaber* shell in height (H) for the first year in the Black Sea (our data) and in the North Adriatic (according to Marčeta et al. [2016]).

Максимальная длина *F. glaber* в Средиземном море 86,6 мм [Pisog, Poppe, 2008]. Для Чёрного моря указываются более низкие предельные размеры современных моллюсков – 55 [Milashevich, 1916] и 56,2 мм [Bondarev, 2019], и моллюсков из позднечетвертичных отложений – 56,5 мм [Nevesskaya, 1965]. В нашем эксперименте наиболее крупный моллюск имел длину 57,73 мм. При этом ширина раковины также была максимальной (19,24 мм), но существенно ниже значения (25 мм), приводимого для моллюсков близкого размерного класса (55 мм) [Milashevich, 1916]. Указанный ранее максимальный размер *F. glaber* (56,2 мм) был отмечен у семилетнего моллюска в «благополучной локальной популяции» в одной из бухт Севастополяского региона (западный Крым) [Bondarev, 2019]. Новые предельные размеры черноморского гребешка (57,73 мм) зарегистрированы при садковом выращивании в подвесной культуре в течение 2-х лет и 11 месяцев. Столь существенные возрастные различия моллюсков с близкими предельными размерами раковины могут быть связаны как с различием темпа роста на дне и в толще воды, так и с применением разных методик определения возраста.

При оценке возраста моллюсков по годовым кольцам, возникающим из-за остановки (или замедления) роста раковины в зимний период, всегда возникает вопрос о правильности идентификации и подсчёта этих колец. Сам факт

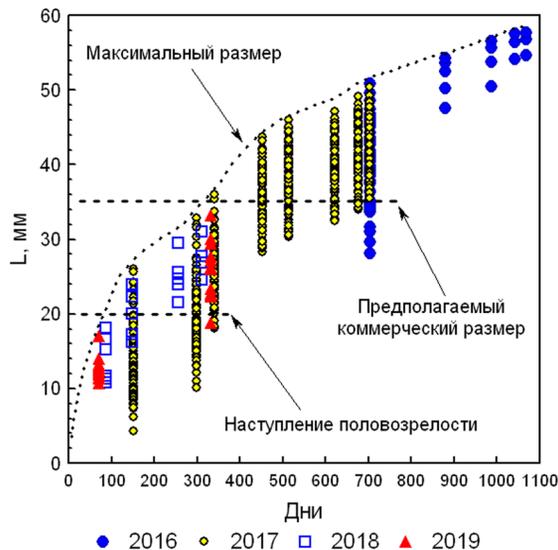


РИС. 11. Динамика линейных размеров черноморского гребешка *Flexopecten glaber* в подвесной культуре. Представлены данные генераций 2016–2019 гг. (см. Табл. 1).

FIG. 11. Dynamics of linear sizes of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber* reared in cages. The data of generations 2016–2019 are presented (see Table 1).

формирования годовых колец раковины только на основе их зимней остановки роста – не является абсолютным. Их часто бывает трудно отличить от колец, возникающих при замедлении роста в период размножения, от деформации раковины, вызванной штормами, обрастанием, угнетающими условиями обитания или повреждением створок хищниками [Richardson, 2001]. У более старых моллюсков возможно неточное определение возраста, когда при возрастном снижении скорости линейного роста происходит естественное сближение колец [Gosling, 2003]. В отношении близкого вида – королевского гребешка *Aequipecten opercularis* – показано отсутствие однозначного соответствия первого кольца роста раковины возрасту моллюсков [Paul, 1981].

В нашем эксперименте моллюски генерации 2017 г. в возрасте 2+ имели более 2-х предполагаемых «зимних» колец роста раковины (Рис. 12А). Аналогичная картина присутствия не зимних колец роста была получена и для моллюсков возраста 0+ после 11 месяцев постоянного пребывания в садке (Рис. 12 В–С). В связи с этим, мы полагаем, что формирование регистрируемых нами колец на раковине гребешка может быть связано не только с остановкой, или замедлением её роста в зимний период, но и с иными абиотическими факторами воздействия. Например, кольца могли появляться во время определённой силы штормов, нарушающих стабильность положения

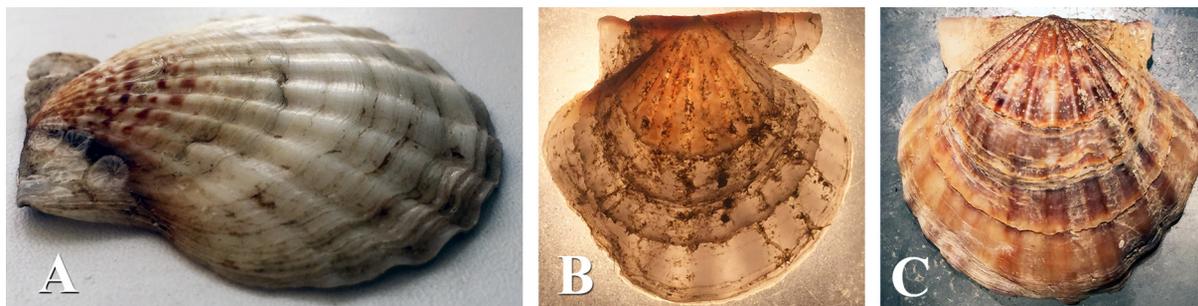


РИС. 12. Раковины *Flexopecten glaber*, выращенного в подвесной культуре, с линиями деформации роста. А. Правая створка вид сбоку (L=47,5 мм, возраст 2+); В. Правая и С. Левая створки (L=27,5 мм, возраст 0+) с тремя линиями деформации роста.

FIG. 12. Shells of *Flexopecten glaber* reared in cages, with growth deformation lines. (A) Right valve (L=47.5 mm, age 2+), side view; (B) right and (C) left valves (L=27.5 mm, age 0+) with three growth deformation lines.

садков и расположенных в них неприкрепленных к субстрату моллюсков. Аналогичный эффект воздействия штормовых условий (нарушение стабильности субстрата) возможен и в естественных поселениях моллюсков.

Полученные нами результаты указывают на то, что наблюдаемые на створках раковин *F. glaber* кольца «деформации» роста не всегда являются свидетельством его зимней остановки, по которой можно судить о возрасте моллюсков. В связи с этим, приводимые на их основе предварительные данные о максимальной продолжительности жизни *F. glaber* в Чёрном море, равной семи годам [Bondarev, 2019], – нуждаются в подтверждении.

Заключение

Гребешок *F. glaber* может быть отнесён к потенциальным объектам культивирования у черноморских берегов Крыма. При садковом выращивании в толще воды, имея относительно высокий темп роста в первый год жизни, черноморский гребешок уже к концу второго года жизни достигает средних размеров раковины 42 мм. Наиболее крупные моллюски в возрасте трёх лет имеют линейный размер более 55 мм, близкий к предельному для Чёрного моря.

Популяционная аллометрия линейного и весового роста моллюсков в онтогенезе имеет интервальный характер. В первый год жизни (до достижения моллюсками размера 30–35 мм) происходит наиболее интенсивное нарастание объёмных характеристик раковины. Подобная стратегия выглядит оптимальной для моллюсков, которые размножаются на первом году жизни.

Благодарности

Выражаем благодарность директору ООО НИО «Марикультура» В.Д. Шенявскому за предоставленную возможность проведения эксперимента по динамике

роста черноморского гребешка. Работа выполнена в рамках научных тем ИнБИОМ РАН по гос. заданиям № АААА-А18-118021350003-6 и № 121030100028-0.

Литература

- Berik N., Çankırlıgil E.C., Gül G. 2017a. Meat yield and shell dimension of smooth scallop (*Flexopecten glaber*) caught from Çardak Lagoon in Canakkale, Turkey. *Journal of Aquaculture & Marine Biology*, 5(3): 00122. doi: 10.15406/jamb.2017.05.00122.
- Berik N., Çankırlıgil E., Gül G. 2017b. Mineral content of smooth scallop (*Flexopecten glaber*) caught Canakkale, Turkey and evaluation in terms of food safety. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 42: 97–102. doi: 10.1016/j.jtmb.2017.04.011.
- Bondarev I.P. 2018. Taxonomic status of *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) – the Black sea *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae). *Marine Biological Journal*, 3(4): 29–35. doi: 10.21072/mbj.2018.03.4.03.
- Bondarev I.P. 2019. New data on biology and ecology of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black sea. *Aquatic Bioresources & Environment*, 2(2): 36–44 [In Russian]. Available online at https://celestra.ru/uploads/files/N2_2019_36_44.pdf.
- Bondarev I.P. 2020. New data on morphological variability of the shell of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 30(2): 103–113 [In Russian]. Available online at http://ruthenica.net/sites/default/files/2020-04/vol30-2_103-113_bondarev.pdf.
- FAO. 2013. *Fishery and Aquaculture Statistics*. 2011/ FAO Annuaire. Statistiques des Pêches et de L'aquaculture, FAO: Rome, Italy: 1–76.
- FAO. 2014. *Global Production Statistics – FAO Web Version (03/2016)*. Available online at <http://www.fao.org/fishery/statistics/en>.
- FAO. 2018a. *The State of World Fisheries and Aquaculture*. Meeting the Sustainable Development Goals, FAO: Rome, Italy: 1–210.
- FAO. 2018b. *The State of Mediterranean and Black*

- Sea Fisheries*. General Fisheries Commission for the Mediterranean, Rome: 1–172.
- Golovina I.V. 2016. Peculiarities of energy metabolism enzymes activity in tissues of Black Sea molluscs of different mobility in norm and at pathology. *Marine Biological Journal*, 1(1): 14–23 [In Russian]. doi:10.21072/mbj.2016.01.1.02.
- Gosling E.M. 2003. *Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture*. Fishing News Books (Blackwell Publishing), Oxford, England, 443 p.
- Gözler A.M., Tarkan A.N. 2000. Reproductive biology of *Ruditapes decussatus*. *Turkish Journal of Marine Sciences*, 6 (2): 175–198.
- Howarth L.M., Stewart B.D. 2014. The dredge fishery for scallops in the United Kingdom (UK): effects on marine ecosystems and proposals for future management. *Report to the Sustainable Inshore Fisheries Trust*. Marine Ecosystem Management Report no. 5. University of York: 1–54.
- Levina O.V. 1972. The ratio of weight and linear size of some freshwater molluscs. *Hydrobiological journal*, 3: 92–97 [In Russian].
- Marčeta T., Da Ros L., Marin M.-G., Codognotto V.F., Bressan M. 2016. Overview of the biology of *Flexopecten glaber* in the North Western Adriatic Sea (Italy): A good candidate for future shellfish farming aims? *Aquaculture*, 462: 80–91. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.04.036.
- Mezhzherin V.A. 1974. Etyudy po teorii biologicheskikh sistem. *Sistemnye issledovaniya*. Moscow, Nauka: 100–119 [In Russian].
- Milashevich K.O. 1916. *Mollyuski Chyornogo i Azovskogo morej. Fauna Rossii i sopredel'nyh stran: Mollyuski russkih morej*. Vol. 1. Petrograd, Printing house of the Imperial Academy of Sciences: 1–312 [In Russian].
- Neveeskaya L.A. 1965. *Pozdnechetvertichnye dvustvorchatye mollyuski Chyornogo morya, ih sistematika i ekologiya*. Moscow, Nauka, 391 p [In Russian].
- Paul J.D. 1981. Natural settlement and early growth of spat of the queen scallop *Chlamys opercularis* (L.), with reference to the formation of the first growth ring. *Journal of Molluscan Studies*, 47: 53–58.
- Pirkova A.V., Ladygina L.V. 2017. Meiosis, embryonic and larval development of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) (Bivalvia, Pectinidae). *Marine Biological Journal*, 2(4): 50–57 [In Russian].
- Pisor D., Poppe G. 2008. *Registry of World record size shells*. Conchbooks, 208 p.
- Prato E., Biandolino F., Parlapiano I., Gianguzza P., Fanelli G. 2016. The recruitment of scallops (and beyond) by two different artificial collectors (Gulf of Taranto, Mediterranean Sea). *Aquaculture Research*, 47: 3319–3331. doi:10.1111/are.12785
- Ramon M., Cano J., Pena J.B., Campos M.J. 2005. Current status and perspectives of mollusc (bivalves and gastropods) culture in the Spanish Mediterranean. *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 21(1–4): 361–373.
- Raut S.K., Ghose K.C. 1978. Influence of aestivation on growth of *Achatina fulica* Bowdich and *Macrochlamys indica* Godwin-Austen. *Journal of the Zoological Society of India*, 30(1–2): 7–11.
- Revkov N.K. 1984. Interval'nyj podhod k izucheniyu rosta *Mytilaster lineatus* (Gmel.). In: Neveeskaya L.A. (Ed.). *Abstracts of All-Union Meeting on morphology, taxonomy, phylogeny and ecogenes of bivalve molluscs*. Moscow, Nov. 26–28. Paleontology Institute of USSR Acad. Sci: 82 [In Russian].
- Revkov N.K. 2011. Macrozoobentos of the Ukrainian Black Sea shelf. Fishing and potentially commercial species of zoobenthos. *Commercial biological resources of the Black and Azov seas*. Sevastopol, ECOSI-Hydrophysics: 140–162 [In Russian].
- Revkov N.K. 2015. The Black sea scallop *Flexopecten glaber ponticus* Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889. In: Ivanov S.P., Fateryga A.V. (Eds.). *Red Book of the Republic of Crimea. Animals*. Simferopol, ARIAL: 39 [In Russian].
- Revkov N.K. 2018. The Black sea scallop *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758). In: Dovgal I.V., Korzhenevsky V.V. (Eds.). *Red Data Book of Sevastopol*. Kaliningrad – Sevastopol, Publishing House ROSTDOAFK: 347 [In Russian].
- Richardson C.A. 2001. Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 39: 103–164.
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1972. Klass dvustvorchatye mollyuski – Bivalvia. In: Vodyanitsky V.A. (Ed.). *Opredelitel' fauny Chyornogo i Azovskogo morej*. Vol. 3. Kiev, Naukova Dumka: 178–249 [In Russian].
- Shcherban S.A., Melnik A.V. 2020. Size and age characteristics, and phenotypic peculiarities of the somatic growth of the Black sea mollusk, *Flexopecten glaber ponticus* (Bivalvia, Pectinidae). *Zoologicheskyy Zhurnal*, 99(4): 363–372 [In Russian]. doi: 10.31857/S0044513420040091
- Shumway S.E., Parsons, G.J. 2006. *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands, 1500 p.
- Slynko Yu.V., Slynko E.E., Schurov S.V., Ryabushko V.I. 2020. The Black sea *Flexopecten* species-complex (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae): shell morphology and 16S rDNA variation. *Ecologica Montenegrina*, 32: 10–18.
- Song L., Wang L., Zhang H., Wang M. 2015. The immune system and its modulation mechanism in scallop. *Fish & Shellfish Immunology*, 46(1): 65–78. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2015.03.013>
- Strand Ø., Louro A., Duncan P.F. 2016. European aquaculture. In: Shumway S.E., Parsons G.J. (Eds.). *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture and Fisheries*. Elsevier Science, Oxford, UK.: 859–890. doi: 10.1016/B978-0-444-62710-0.00020-1
- Zakhvatkina K.A. 1972. Lichinki dvustvorchatyh mollyuskov – Bivalvia. In: Vodyanitsky V.A. (Ed.). *Opredelitel' fauny Chyornogo i Azovskogo morej*. Vol. 3. Kiev, Naukova Dumka: 250–271 [In Russian].
- Zatsepin V.I., Filatova Z.A. 1968. Klass dvustvorchatye mollyuski (Bivalvia). In: Zenkevich L.A. (Ed.). *Zhizn' zhivotnyh*. Vol. 2. Moscow, Publishing House “Prosveshcheniye”: 95–155 [In Russian].