

О КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ С ПЕЛАГИЧЕСКОЙ СТАДИЕЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Н.В. Максимович

Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург

ON QUANTITATIVE PATTERNS IN SPATIAL ORGANIZATION OF POPULATIONS OF MARINE BIVALVES WITH PELAGIC LARVAE

Популяция как минимальная самовоспроизводящаяся система [Левин, Коробков, 1998] не может рассматриваться как объект прямых исследований в морской биологии. Особенно если речь идет о популяциях организмов с пелагической стадией в онтогенезе. Однако в силу специфики приливо-отливных течений губы Чупа развитие в ней личиночного пула донных беспозвоночных в значительной степени ограничено только ее пределами [Максимович, Шилин, 1997]. Это позволяет воспринимать совокупности развитых в губе Чупа поселений организмов макрозообентоса, по крайней мере, как видовые метапопуляции. Ограниченность акватории губы Чупа и результаты многолетнего (1986-2000 гг.) мониторинга позволили нам провести анализ количественных сторон организации популяций двух наиболее массовых двустворчатых моллюсков губы Чупа – *Mytilus edulis* L. и *Mya arenaria* L.

При описании экологических свойств популяции как биосистемы было учтено, что гомеостаз в динамике сложившихся популяций долгоживущих видов морского бентоса может быть достигнут только при условии стабилизации эффектов элиминации и репродуктивной активности особей. В стабильной популяции – это условие определяет режим восполнения убыли особей из половозрелой части популяции. Отсюда возникает представление о репродуктивном цикле популяции как последовательности следующих событий популяционного уровня: годовой цикл гаметогенеза половозрелых особей поселений, развитие сезонных скоплений личинок, период пополнения поселений ювенильными особями и период их онтогенеза до достижения половозрелости [Максимович, 1985].

Губа Чупа вытянута на 37 км. Площадь ее зеркала равна 57 кв. км, средняя глубина - составляет 20 м, а максимальная достигает 67 м. Примерно 50 % площади ее акватории

приходится на глубины менее 10 м. Показатели возрастной и размерной структуры популяций были определена как средневзвешенные характеристики по результатам количественного учета в 1986-1987 гг., и с учетом представленности в губе Чупа характерных для изученных видов местообитаний. Расчет популяционной плодовитости проведен с учетом аллометрических зависимостей, связывающих индивидуальную плодовитость и длину раковины особей обоих видов [Максимович, Герасимова, 1997]. Динамика личинок изучена по результатам еженедельных планктонных съемок на 15 станциях в пределах губы Чупа. Станция - 2 вертикальные протяжки сети Джеди (ячейка газа 100 мкм). Возможную величину спата оценивали по средней численности в пробах личинок достигших метаморфоза и с учетом объема верхнего 10-метрового слоя воды.

Репродуктивный цикл популяции *M. edulis*.

В губе Чупа поселения мидий обычны в среднем и нижнем горизонтах литорали, а в сублиторали они отмечены до глубины 10 м. В ходе проведенных исследований определены следующие суммарные количественные показатели структуры популяции мидий губы Чупа для 1987 г.:

- величина бентосной гемипопуляции составила примерно 27,8 млрд. особей. Из них половозрелая часть популяции – это 9,8 млрд. особей, численность сеголеток оседания 1986 г. – около 10 млрд. особей, а неполовозрелые особи (отроки) в возрасте 1-2 года – примерно 8 млрд. особей;

- мидии на литорали достигают половозрелости при размере 10 мм, а в сублиторали – 20 мм. Соотношение полов в популяции близко к равновесному (Максимович, 1985);

- с учетом структуры ресурсов половозрелых мидий общая годовая плодовитость их популяции в губе Чупа составляет $1,4 \times 10^{14}$ шт. ооцитов;

- плодовитость популяции формируется в результате закладки одной генерации ооцитов. С учетом распределения великонхов мидий в губе Чупа, их суммарное количество в момент достижения личинками в среднем размера метаморфоза (300 мкм) оценено в $1,2 \times 10^{12}$;

- численность спата примерно соответствует этой величине.

По этим цифрам можно составить блок-схему. Если принять положение о замкнутости и стационарности популяции мидий в губе Чупа, то элементы блок-схемы можно объединить в репродуктивный цикл популяции мидий в губе Чупа. Тогда гомеостаз данной популяции мидий осуществляется при следующих условиях: каждая пара половозрелых моллюсков производит в год в среднем 25000 шт. яйцеклеток.; вымет каждых 60 таких яйцеклеток приводит к появлению в спате 1 личинки; достигшей размера метаморфоза (это также характеристика величины спата); каждый переживший зиму сеголеток – это примерно 200 осевших личинок; весенняя численность сеголеток примерно равна численности отроков (особей в возрасте 1+ – 2+); их суммарная представленность в популяции в 2 раза выше, чем количество половозрелых особей.

Репродуктивный цикл популяции *M. arenaria*.

В губе Чупа поселения *M. arenaria* обычны на илито-песчаных пляжах в среднем и нижнем горизонтах литорали, и в сублиторали до глубины 5 м. В ходе предыдущих исследований экологии песчаных ракушек [Максимович, 1989] и по результатам картирования в 1986-87 гг. были определены следующие суммарные показатели возрастной структуры популяции этого вида в губе Чупа:

- на июнь 1987 г. величина популяции составила 27,7 млн. особей, при численности половозрелых особей в 25 млн. Осевшие в 1986 г. сеголетки насчитывают 1,0 млн. особей, а неполовозрелые особи в возрасте 1-2 года – примерно 1,7 млн. особей;

- половозрелости песчаные ракушки достигают при размере раковины 15 мм. Соотношение полов в популяции близко к равновесному [Максимович, 1978];

- в течение репродуктивного сезона в популяции формируется одна генерация ооцитов. С учетом распределения ресурсов половозрелых особей популяции ее суммарная годовая плодовитость составляет $1,6 \times 10^{12}$ шт. ооцитов;

- в результате особенностей режима вымета гамет песчаными ракушками разных поселений, в акватории губы Чупа в 1987 г. развивается одна субгенерация личинок;

- с учетом распределения великонхов этого вида в губе Чупа, их суммарное количество в момент достижения личинками размера метаморфоза (280 мкм) оценено в $2,6 \times 10^{10}$ шт.;

- численность спата примерно соответствует этой величине.

Тогда, приняв положение о замкнутости и стационарности популяции песчаных ракушек в губе Чупа, полученные показатели позволительно объединить в репродуктивный цикл популяции *M.arenaria* в губе Чупа. Получается, что гомеостаз данной популяции песчаных ракушек осуществляется при следующих условиях: каждая пара половозрелых моллюсков производит в сезон размножения в среднем 60000 шт. яйцеклеток; вымет каждые 60 таких яйцеклеток приводит к появлению в спате 1 личинки; достигшей размера метаморфоза (это также характеристика величины спата); каждый переживший зиму сеголеток – это примерно 15000 осевших личинок; весенняя численность сеголеток примерно в 2 раза выше, чем численность отроков (особей в возрасте 1+ – 2+); их суммарная представленность в популяции в 3 раза ниже, чем количество половозрелых особей. Следует отметить, что очень высокий уровень смертности спата в течение зимы и низкая скорость пополнения половозрелой части популяции вполне соответствуют отмеченному нами явлению многолетнего (до 15-17 лет) развития поселений песчаных ракушек как динамики одной генерации без пополнения молодью.

Для оценки степени валидности проведенных построений на данном этапе исследований можно привести следующие аргументы.

1. В основу модельных построений, выполненных для одного годового цикла, положен многолетний цикл наблюдений, что позволяет снизить вероятность грубых ошибок в оценке особенностей экологии модельных видов.

2. В характеристиках этапов репродуктивного цикла популяций *M. edulis* и *M. arenaria* губы Чупа есть логика последовательности количественных переходов. Следовательно, анализ проведен корректно, по крайней мере, методически.

3. Значительность потерь личинок в планктоне (выживает одна на 60) примерно соответствует отмеченной нами скорости смертности личинок моллюсков в субгенерациях (примерно 10 % в сутки), если принять период личиночного развития в 40 дней и учесть, что со временем число погибших личинок уменьшается вместе со снижением численности личиночной когорты.

Схемы репродуктивного цикла популяций построены в условиях предположения о стационарности популяций мидий и песчаных ракушек в губе Чупа. Повторить бентосную съемку 1986-1987 гг. в губе Чупа не удалось. Однако для оценки степени стабильности, например, популяции мидий, показательны следующие наблюдения. При разной структуре скоплений личинок мидий в губе Чупа в 1986 - 89 гг. численности личинок достигших размера метаморфоза оказались очень близки: соответственно, 18×10^{11} экз., 12×10^{11} экз., 23×10^{11} экз. и 11×10^{11} экз.

Литература

- Левин В. С., Коробков В. А. 1998. Экология шельфа. СПб. Изд-во "Элмор". 224 с.
- Максимович Н. В. 1978. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чупа. Вестн. Лен. Универс. № 21. С. 28-36.
- Максимович Н. В. 1989. Динамика продукционных свойств литорального поселения *Mya arenaria* L. (губа Чупа, Белое море). Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1(4). С. 19-24.
- Максимович Н. В. 1985. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа. Исследование мидий Белого моря. Из-во ЗИН РАН. С. 22-35.
- Максимович Н. В., А. В. Герасимова. 1997. О плодовитости двустворчатых моллюсков Белого моря. Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып 21. С. 30-37.
- Максимович Н. В., Шилин М. Б. 1997. Структура ларвацена Bivalvia в губе Чупа (Белое море). В сб. Экологические исследования беломорских организмов. СПб. Из-во ЗИН РАН. С. 52-54.