

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт биологии моря

На правах рукописи

ПОНУРОВСКИЙ Сергей Кузьмич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА
RUDITAPES PHILIPPINARUM (Adams et Reeve, 1848)
В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

03.00.18 - Гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток - 1992

Работа выполнена в Институте биологии моря Дальневосточного
отделения Российской Академии наук

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

А.И. Кафанов

кандидат биологических наук

В.А. Раков

Ведущее учреждение: Институт эволюционной морфологии и
экологии животных им. А.Н. Северцова Российской Академии наук

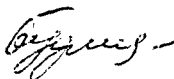
Защита диссертации состоится " 16 " декабря 1992 г.
в 16 часов на заседании Специализированного совета
Д 003.66.01 по присуждению ученой степени кандидата наук
при Институте биологии моря ДВО Российской АН по адресу:
690041, Владивосток, ул. Пальчевского, 17,
Институт биологии моря ДВО Российской АН.

С диссертацией можно ознакомиться в центральной библиотеке,
ДВО Российской АН.

Автореферат разослан " 10 " ноября 1992 г.

Ученый секретарь

Специализированного совета
кандидат биологических наук



Л.Л. Будникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Экология популяций - один из важных разделов морской биологии. Решение многих актуальных проблем экологии водных сообществ, промысловой и технической гидробиологии невозможно без оценки роли популяций промысловых и других доминирующих видов в биологическом круговороте вещества и энергии в водоеме.

Удобным объектом для изучения этих вопросов являются двустворчатые моллюски. Высокая пластичность этой - одной из наиболее широко распространенных и богатых по численности и биомассе групп донных морских беспозвоночных позволяет исследовать закономерности географического распространения и вертикального распределения животных, особенности их приспособления к различным местообитаниям. Наличие жесткой раковины с хорошо выраженными слоями нарастания позволяет определять индивидуальный возраст моллюсков и изучать многие возрастные аспекты жизнедеятельности организмов и их взаимодействие с факторами среды обитания.

Помимо научного интереса такие исследования имеют большое прикладное значение, поскольку отсутствие исчерпывающей информации и научно обоснованных норм вылова привело к сокращению численности ряда промысловых объектов. Поэтому в последнее время возникают задачи восстановления запасов экономически важных видов и поиски новых, ценных в пищевом отношении моллюсков.

Рудитарес филиппинский *Ruditapes philippinarum* является важным объектом промысла и аквакультуры во многих странах мира (Marr, 1979a; Doumenge, 1984; Shi et al., 1984; Bourne, 1989; Chew, 1989; Manzi, Castagna, 1989). В южном Приморье моллюски этого вида образуют обширные со значительной плотностью и биомассой поселения на разнообразных типах грунтов в защищенных от

волнового воздействия участках побережья (Разли, 1934; Голиков и др., 1966; Раков, 1988), где, по-видимому, играют важную роль во многих сообществах верхней сублиторали. Однако, экология популяций этого вида в северо-западной части Японского моря исследована недостаточно.

Цель работы. Изучение экологии рудитапеса в северо-западной части Японского моря.

Основные задачи. В соответствии с целью исследования были поставлены следующие задачи:

- изучить пространственную, размерную и возрастную структуры поселений рудитапеса;

- изучить особенности репродуктивной биологии рудитапеса в северо-западной части Японского моря;

- выяснить особенности пополнения бентосных поселений молодых и сезонную динамику численности и биомассы моллюсков этого вида в зал. Восток - экватории по многим гидрологическим и биологическим показателям типичной для южного Приморья;

- получить количественные характеристики роста и продуктивности показатели рудитапеса в разных поселениях северо-западной части Японского моря.

Научная новизна. Впервые проведены комплексные исследования экологии рудитапеса филиппинского в северо-западной части Японского моря. Изучены особенности репродуктивного цикла, половая структура поселений, динамика личинок в планктоне и сезонные изменения плотности поселения и биомассы моллюска. Проведено сравнительное изучение размерной и возрастной структур поселений рудитапеса из разных мест обитания и показана их изменчивость в различных экологических условиях.

Первым показано, что рудитапес в некоторых поселениях се-

вего-западной части Японского моря является альтернативным гермафродитом с преобладанием самцов на первом году жизни и самок в старших возрастных (размерных) классах (протандрия).

Впервые определены величины продукционных характеристик рудитапеса. Выявлены условия наиболее благоприятные для жизнедеятельности моллюсков этого вида.

Практическое значение работы. Полученные результаты свидетельствуют о том, что рудитапес филиппинский в северо-западной части Японского моря является высокопродуктивным видом и может рассматриваться как перспективный объект промысла и аквакультуры. Сведения по экологии этого вида могут быть использованы при разработке рациональных методов его культивирования и промысла. Данные об особенностях пространственного распределения и структуре поселений позволяют выбрать районы и биотопы, наиболее благоприятные для культивирования. Сведения о репродуктивной биологии и динамике личинок в планктоне необходимы для определения сроков выставления коллекторов для сбора молодежи. Знание количественных характеристик роста дает возможность установить оптимальные сроки выращивания и сбора урожая.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на Научной конференции молодых ученых Института биологии Моря (Владивосток, 1985), научных конференциях ИЕМ ДВО РАН (Владивосток, 1985, 1986, 1991, 1992), на IV Всесоюзной конференции по промышленным беспозвоночным (Севастополь, 1986), на III Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988), на коллоквиумах Лаборатории морфологии беспозвоночных ИЗМЖ АН СССР (Москва, 1986, 1988), на совместном заседании отделов Гидробиологии и Экологии ИЕМ ДВО РАН и Приморского отделения ВГБО (Владивосток, 1992).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ, 2 находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, основных выводов и приложения. Текст иллюстрирован 36 рисунками, 5 таблицами и 8 приложениями. Список цитируемой литературы содержит 83 источника на русском и 92 на иностранных языках. Общий объем работы составляет 185 страниц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. БИОЛОГИЯ РУДИТАПЕСА ФИЛИППИНСКОГО (обзор литературы)

В главе рассмотрены сведения по систематике и биологии рудитапеса филиппинского.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для настоящего исследования собран в 1984-1988 гг. в шести заливах и бухтах северо-западной части Японского моря от зал. Посьета на юге до зал. Владимира на севере (см. рисунок). Детальное исследование экологии производили в зал. Восток.

Отбор проб производили легководолазным количественным методом (Скарлато и др., 1964; Пропп, 1971; Денисов, 1979) с использованием рамок с площадей от 0,0625 до 1,0 м². Грунт, содержащий моллюсков, промывали через сита с минимальным диаметром 2 мм. При изучении динамики пополнения популяции молодью использовали сита с диаметром отверстий 1 мм. Всего просмотрено 310 проб (более 12 тыс. особей).

Параллельно со сбором материала производили замеры температуры и отбор проб воды для определения солености. Степень прибойности оценивали по принятой в отечественной литературе схеме (Кузакит, 1977; Лукин, Фадеев, 1982).

Всех животных измеряли и взвешивали по общепринятым методам. Моллюсков, собранных в зал. Восток, обрабатывали живыми. Ру-

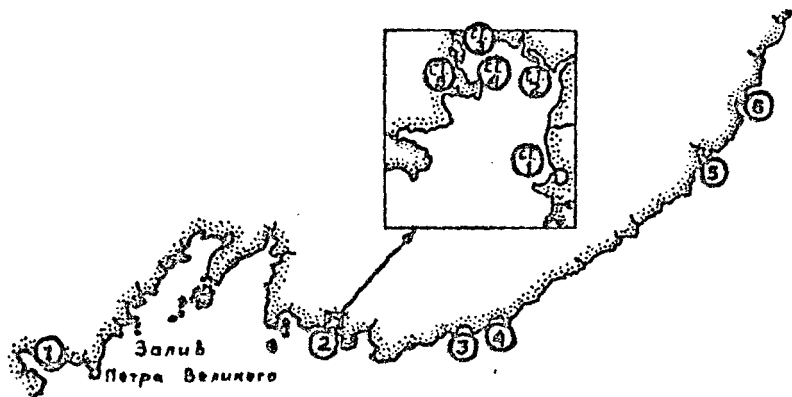


Рисунок. Схема расположения участков сбора рудиташаса
Филиппинского в северо-западной части Японского моря.

1 - зал. Владимира, 2 - зал. Олыт, 3 - б. Соколовская,
4 - б. Малководная, 5 - зал. Восток, 6 - зал. Пещета

дитапеса из других районов фиксировали 4% раствором формалина, а сырую массу тела живых моллюсков рассчитывали, используя специально полученное уравнение перехода от массы фиксированной особи (W_{Φ}) к сырой ($W_{\text{общ.}}$):

$$W_{\text{общ.}} = 1,0169 W_{\Phi} + 0,0424.$$

Вертикальное распределение моллюсков исследовали в зал. Восток в районе биологической станции Института биологии моря на разрезе перпендикулярном береговой линии до глубины 7 м. Просмотрено 30 проб. На основании полученных результатов были выбраны горизонты для изучения динамики численности моллюсков и рассчитано необходимое (для 20% уровня точности) число проб (Elliott, 1977). Характер распределения особей в поселении производили по индексу дисперсии Блэкуена (Elliott, 1977). Соответствие характера эмпирического распределения теоретическому оценивали по критерию χ^2 Пирсона. Соответствие с Пуассоновской серией принимали при 95% вероятностном уровне.

Динамику личинок в планктоне изучали с конца июня по первую декаду сентября 1985 г. на пяти станциях в зал. Восток. Отбор проб планктона осуществляли сетью Дюды с площадью входного отверстия $0,1 \text{ м}^2$ и конусом из газа № 38 (размер ячеек 168 мкм) с периодичностью 4 - 12 сут. Личинок собирали в светлое время суток в слое воды от 10 м (в районе ст. 25 от дна - глубина 4 м) до поверхности. Учитывали личинок только на стадии великонки. Просмотрено 38 проб.

Половую структуру поселений рудитапеса исследовали в преднерестовый период. Пол моллюсков определяли по временным препаратам мазков из гонад. Для описания гонадного цикла рудитапеса в зал. Восток с января по декабрь 1985 г. ежемесячно отбирали по 15 взрослых особей с раковинкой длиной более 20 мм. Кусочки гонад фи-

кисировали в жидкости Буэна и заливали в парафин. Срезы толщиной 5 - 7 мм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну.

Индивидуальный возраст моллюсков оценивали по кольцам роста, формирующимся на наружной поверхности раковины с годовой периодичностью (Золотарев, 1976; Силина, Попов, 1989), и контролировали подсчетом годовых меток в проходящем свете (Новосі, 1983). Периодичность формирования скульптурных меток на раковине рудитапеса подтверждена нами сезонными наблюдениями за морфологическими изменениями растущего края раковины.

Количественные характеристики индивидуального линейного роста рудитапеса оценивали ретроспективным способом. Для этого по кольцам нарастания измеряли длину раковины моллюска на каждом году жизни. Количественные характеристики группового линейного роста для каждого поселения получали по средним значениям индивидуального роста 30 разновозрастных особей.

Характеристики возрастного изменения массы тела рудитапеса оценивали, используя полученную для каждого поселения аллометрическую зависимость массы тела моллюска от его длины.

Оценку влияния плотности поселения моллюсков на рост рудитапеса производили в аквариальных условиях. Животных приблизительно одного размера высаживали с разной плотностью (629, 1258, 1887 экз/м²) в стеклянные емкости с естественным гравийно-галечным грунтом, которые помещали в проточный бассейн. Через 3 мес производили повторные промеры и оценивали приросты раковины.

Для определения продукционных характеристик использовали метод одноразовой выборки (Максимович, Погребов, 1986).

При статистической обработке материала применяли общепринятые биометрические методы (Урбах, 1964). Для изучения влияния факторов на распределение моллюсков и их рост использовали диа-

персионный анализ однофакторных неравномерных комплексов (Лакки, 1980). Для описания статистических связей между двумя признаками использовали методы корреляционного и регрессионного анализа (Лакки, 1980; Льюис, 1986). Сопоставление количественных характеристик роста производили попарным сравнением рядов регрессии (Плохинский, 1970). Все расчеты производили для 95% уровня значимости.

Глава 3. ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ РУДИТАПЕСА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

3.1. Вертикальное распределение

Распределение рудитапеса в северо-западной части Японского моря - агрегированное и имеет поясной характер. Основная часть животных локализована в диапазоне глубин 0-2 м. Наибольшие плотности поселений моллюска характерны для горизонтов 0-0,5 и 0,5 - 1,0 м ($636,9 \pm 48,8$ и $523,5 \pm 35,3$ экз/м², соответственно), наибольшие биомассы (в среднем $5587,7 \pm 547,3$ г/м²) - для горизонта 0,5 - 1,0 м.

Дисперсионный анализ свидетельствует, что распределение рудитапеса обусловлено комплексом факторов, связанных с глубиной. Сила влияния этих факторов на распределение плотности составляет 43 %, на распределение биомассы - 53 % ($P < 0,001$).

По-видимому, отсутствие рудитапеса на литорали в северо-западной части Японского моря объясняется низкими зимними температурами и образованием ледового покрова, создающими неблагоприятные условия для существования моллюсков. Нижняя граница вертикального распределения этого вида, очевидно, связана с приспособлением фильтрационного аппарата рудитапеса к особенностям осадконакопления и распределения пищевого материала, т.к. при ослаблении подвижности воды с глубиной наблюдается преобладание

процессов оседания илистых частиц над процессами переноса и размыва грунтов (Лисицын, 1966; Кузнецов, 1980), а высокая концентрация взвеси приводит к засорению фильтрационного аппарата, уменьшению и даже полному прекращению питания и дыхания и к гибели моллюсков (Loovanoff, 1961; Levinton, Vambach, 1970; Yap, 1977).

В большинстве исследованных поселений рудитапес занимает доминирующее по плотности (47,4-95,8%) и по биомассе (69,9-99,6%) положение среди двусторчатых моллюсков на горизонтах от 0 до 2 м. С глубиной роль рудитапеса в сообществах верхней сублиторали снижается.

3.2. Влияние факторов среды на распространение рудитапеса

Анализ пространственного распространения рудитапеса в северо-западной части Японского моря свидетельствует о том, что наибольшие по плотности и по биомассе поселения моллюски этого вида образуют на гравийно-галечных грунтах и на крупной гальке. Наименьшие величины этих параметров отмечены на гравийно-мелкопесчаном грунте. Дисперсионный анализ зависимости характера распределения рудитапеса от типа субстрата показывает, что 47% изменчивости плотности и 25% биомассы обусловлены гранулометрическим составом грунта ($P < 0,001$).

Анализ зависимости распределения рудитапеса от степени прибойности показывает, что поселения с наибольшей плотностью и биомассой характерны для закрытых участков валцов и бухт (I степень прибойности), а наименьшие величины этих показателей установлены для поселений слабозащитенной прибрежной зоны (III степень прибойности). Динамика водных масс обуславливает 36% общего варьирования плотности и 18% биомассы моллюсков ($P < 0,001$).

Главе 4. РАЗМЕРНАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ
РУДИТАПЕСА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

4.1. Размерная структура поселений рудитапеса

Среди всего многообразия размерного состава моллюсков, установленного для поселений рудитапеса северо-западной части Японского моря, можно выделить три основных типа размерной структуры.

Для первого типа характерно большое количество (от 68 до 96%) мелких особей размером до 20 мм, относительно невысокое (менее 28%) содержание особей с размерами раковины 20 - 40 мм и полное (или почти полное) отсутствие животных с длиной раковины более 40 мм. В таких поселениях размерное распределение рудитапеса би- и полимодально.

Второй тип характеризуется преобладанием моллюсков средних размеров, относительно высоким содержанием молодежи и небольшим (5-15%) количеством крупных особей. Характер размерного распределения рудитапеса в таких поселениях различен - от моно- до полимодального.

Для третьего типа размерной структуры характерно преобладание моллюсков с длиной раковины более 40 мм, относительно высокое содержание животных средних размеров и низкое (9 - 13%) мелких особей. В этих поселениях распределение моно- и полимодально.

4.2. Возрастная структура

По характеру возрастного состава моллюсков в различных поселениях северо-западной части Японского также можно выделять три основных типа возрастной структуры.

Первый тип характеризуется преобладанием годовиков (от 60 до 95%) и относительно невысоким содержанием 2 - 4-летних моллюсков. Особи старшего возраста отсутствуют.

Второй тип характеризуется доминированием 2 - 3-летних мол-

лячков. Представлены и молодь и животные старших возрастных групп.

Для третьего типа характерно преобладание моллюсков старших возрастных классов.

Сопоставление характера возрастного и размерного распределения рудитапеса из разных местообитаний свидетельствует о том, что наибольшую продолжительность жизни имеют моллюски, обитающие на плотных малоподвижных грунтах, подверженных волновому воздействию в меньшей степени (зал. Владимира, б. Мелководная, зал. Восток - ст. 4, глубина 0,5-1,0 м, ст. 5, глубина 0-0,5 м). Для этих поселений характерны второй и третий типы возрастного и размерного распределений. В то же время на мелководном участке с гравийно-галечным грунтом в закрытом от волнового воздействия районе, подверженном более длительному воздействию ледового режима (зал. Восток, ст. 4, глубина 0-0,5 м) отсутствуют моллюски старше 3 лет с раковиной более 40 мм (первые типы размерной и возрастной структур).

На различных типах песчаных грунтов в возрастной структуре, в основном, представлены особи не старше четырех лет (первые типы размерной и возрастной структур). Однако, на заиленном песке в хорошо защищенном от волнового воздействия участке (зал. Восток, ст. 3) отмечено поселение моллюсков с возрастом до 6 лет среди которых преобладали особи с размерами раковины 40-45 мм (второй тип возрастной и третий тип размерной структуры).

На более глубоких участках с твердыми субстратами большее влияние на выживаемость моллюсков оказывает динамика водных масс. Поэтому в местах обитания со сходными условиями большая продолжительность жизни отмечена на участках, подверженных волновому воздействию в меньшей степени (зал. Восток, ст. 1 - первые типы

возрастной и размерной структуры, зал. Владимира - вторые типы).

Анализ возрастного и размерного состава рудитапеса из разных местообитаний свидетельствует о том, что пополнение поселений этого вида молодь в северо-западной части Японского моря происходит ежегодно. Пополнение и выживаемость моллюсков в разные годы и в разных районах могут быть весьма различны, что отражается на характере размерного и возрастного состава особей в каждом поселении.

Максимальная продолжительность жизни рудитапеса в исследованных поселениях - 13 лет, наибольшая длина раковины - 65,0 мм.

Глава 5. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РУДИТАПЕСА

5.1. Половая структура поселений рудитапеса

в северо-западной части Японского моря

Рудитапес, обитающий в северо-западной части Японского моря, характеризуется значительными различиями в возрасте и размерах, при которых начинается формирование половых продуктов. В большинстве поселений половой зрелости моллюски достигают на 1 - 2 году жизни, при длине раковины 10 - 20 мм. В более северных районах (заливы Владимира, Ольги и б. Мелководная) наступление половой зрелости отмечено у более крупных особей (длина раковины 20 - 30 мм). Минимальные размеры половозрелых особей в исследованном регионе - 7,5 мм (самка), 8,0 мм (самец).

Завершение периода созревания всех особей в большинстве поселений происходит в двух - трехлетнем возрасте при достижении моллюсками размеров от 15 до 30 мм. В некоторых поселениях (зал. Ольги, зал. Восток - ст. 5, глубина 0 - 0,5 м) созревание рудитапеса завершается на четвертом году жизни, в зал. Владимира - на пятом. В этих поселениях и в б. Мелководной отмечены особи с длиной раковины от 30 до 65 мм, у которых половые клетки отсутство-

вс"и.

Анализ соотношения полов в разных возрастных и размерных классах свидетельствует о том, что в некоторых поселениях (зал. Восток - ст. 3, 4, зал. Посьета) от 75 до 100% особей в возрасте 1 год являются самцами. В последующие годы соотношение самцов и самок выравнивается. В старших возрастных классах в некоторых поселениях преобладают самки. Такие особенности половой структуры позволяют предположить, что этот вид по классификации Коу (Сое, 1943) является альтернативным гермафродитом.

В целом для большинства поселений рудитапеса в северо-западной части Японского моря характерно соотношение полов близкое 1 : 1. Лишь в трех поселениях в зал. Восток численность самок в 1,2 - 1,5 раза выше чем самцов. В поселениях рудитапеса в заливах Владивка и Восток обнаружены гермафродитные особи. Во всех поселениях, за исключением зал. Посьета, отмечено явление паразитарной кастрации.

5.2. Репродуктивный цикл

Описаны 5 сильно растянутых и перекрывающихся во времени стадий развития гонад.

Стадия роста и созревания. В начале стадии гонада развита слабо. В апреле наблюдается усиление гаметогенетической активности и разрастание системы ацинусов. Наряду с половыми клетками в ацинусах отмечены клетки крови и клетки резервной ткани или пузырьчатые клетки (Medhioub, Lubet, 1988). Стадия роста и созревания заканчивается в июне.

Преднерстовая стадия. На этой стадии происходит дозревание половых клеток. Основной клеточный состав гонады - зрелые ооциты диаметром 64 мкм и зрелые спермии, организованные в пряди. Стадия отмечена в мае - июне.

Нерест. Происходит со второй половины июня и продолжается до конца сентября. Начало нереста совпадает с прогревом воды до 15 - 16° С. Большинство особей нерестится в июле и августе.

Посленерестовая стадия. Характеризуется пустыми спавшимися яйцусеми, содержащими немногочисленные невыветанные гаметы. Особи в посленерестовом состоянии встречаются до ноября.

Стадия редукции. Гонада развита слабо. Наиболее сильно редукция выражена в ноябре и декабре.

Глава 6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РУДИТАПЕСА

Сезонная динамика численности популяции рудитапеса в северо-западной части Японского моря рассмотрена на примере поселения из зал. Восток.

6.1. Пространственное распределение и динамика личинок в планктоне

В зал. Восток в 1985 г. личинки рудитапеса (стадия великонки) отмечены в планктоне с первой декады июля по первую декаду сентября при температуре поверхностного слоя воды от 18 до 23° С. Соленость воды на горизонте 0-0,5 м в этот период времени изменялась от 2 до 33 ‰.

Наиболее раннее появление личинок отмечено в более закрытых бухтах (ст. 22 и 25). Очевидно, это связано с быстрым прогревом водных масс в мелководной кутовой части залива, который стимулирует более ранний нерест моллюсков.

В середине августа численность личинок рудитапеса в планктоне достигает максимума. Средняя плотность личинок в заливе в этот период составляет $13,9 \pm 7,0$ экз/м³. Во второй половине августа происходит резкое уменьшение плотности личинок в планктоне. В начале сентября они встречаются единично лишь в наиболее открытой части залива (ст. 21.). Отсутствие личинок в планктоне в районе

станций 24 и 25 в третьей декаде августа и несколько позже на станциях 22 и 23 свидетельствует о том, что нерест рудитапеса и развитие личинок в кутовой части залива заканчивается раньше, чем в поселениях открытых участков.

Присутствие незначительного количества личинок в сентябре в наиболее открытой части залива, позволяет предположить, что некоторое пополнение пула личинок в зал. Восток происходит за счет нереста рудитапеса в поселениях других районов, расположенных за пределами залива, но доля иммигрантов относительно невелика. Анализ пространственного распределения личинок в заливе свидетельствует о том, что наибольшее количество великох (около 60%) отмечено в кутовой части залива, и лишь 9 % - в более открытой.

6.2. Динамика пополнения поселения рудитапеса молодь

Молодь рудитапеса поселения зал. Восток в 1985 г. появляется в третьей декаде августа. Плотность сплва в этот период на глубине 0 - 0,5 м составляла $5,3 \pm 3,4$ экз/м², на глубине 0,5 - 1,0 м - $19,2 \pm 10,9$ экз/м². Максимальные значения плотности сеголеток ($640,0 \pm 84,2$ экз/м²) отмечены в конце октября на глубине 0 - 0,5 м. Интенсивность оседания моллюсков на нижнем горизонте была значительно ниже.

Используя полученные данные о динамике личинок в планктоне, сроках их оседания на грунт и скорость роста только что осевшей на дно молоди (Yoshida, 1935, цит. по: Onda, 1959), можно оценить продолжительность личиночного периода жизни рудитапеса. В зал. Восток продолжительность планктонного периода составляет приблизительно 1 месяц. Полученные результаты близки к оценкам пелагического личиночного периода этого вида у побережья Японии (Yoshida, 1935, цит. по: Noshio, Chew, 1972).

6.3. Сезонная динамика плотности поселения и биомассы рудитапеса

Плотность и биомасса рудитапеса в зал. Восток значительно изменяется на протяжении всего периода наблюдений. Несмотря на значительные колебания, существенные (статистически значимые) изменения этих параметров имеют сезонный характер, обусловленный цикличностью пополнения, смертностью и периодичностью роста.

Основную роль в динамике численности играют годовики и сеголетки (генерации 1983 - 1985 гг.). Основную часть биомассы формируют четырех-пятилетние особи (генерации 1980 и 1979 гг.), а с элиминацией моллюсков старших возрастных групп в осенне-зимний период возрастает доля генерации 1983 г.

6.4. Сезонные изменения плотности поселения и биомассы рудитапеса на разных горизонтах

В поселении рудитапеса в зал. Восток в летние месяцы 1984 г. на глубине 0 - 0,5 м по биомассе и плотности преобладали моллюски, осевшие в 1983 г., на горизонте 0,5 - 1,0 м - шести- и пятилетние особи (генерации 1978 и 1979 гг.).

В осенне-зимний период в результате высокой смертности моллюсков старших возрастных классов наблюдается значительное снижение плотности и биомассы на горизонте 0,5 - 1,0 м. На верхнем горизонте в этот период значимых изменений плотности поселения и биомассы рудитапеса не установлено, хотя воздействие ледовых полей оказывает существенное влияние на величину смертности моллюсков.

Весной, по-видимому, происходит миграция личинок с верхнего горизонта на нижний, о чем свидетельствует увеличение плотности рудитапеса в поселении на глубине 0,5 - 1,0 м. В основном, очевидно, мигрируют двулетние особи, что подтверждается изменением

их плотности на обследованных горизонтах - увеличением их доли в возрастном составе поселения на горизонте 0,5 - 1,0 м и уменьшением на горизонте 0 - 0,5 м.

На протяжении летних месяцев второго года наблюдений величины плотности и биомассы моллюска на этих горизонтах изменяются незначительно. Существенное увеличение плотности поселения начинается в сентябре и заканчивается в октябре. Более мощное оседание молодежи на горизонте 0 - 0,5 м отражается в существенном увеличении плотности поселения рудитапеса на этом горизонте. На нижнем горизонте, где величины пополнения значительно ниже, существенного влияния оседание молодежи в 1985 г. не оказало.

Средняя плотность за весь период наблюдений на горизонте 0 - 0,5 м была равной $724,2 \pm 30,6$ экз/м², на горизонте 0,5 - 1,0 м - $734,6 \pm 24,5$ экз/м², средние биомассы на этих горизонтах, соответственно, - $1112,8 \pm 95,1$ и $6823,5 \pm 312,2$ г/м².

Глава 7. РОСТ И ПРОДУКЦИЯ РУДИТАПЕСА

7.1. Линейный рост

Возрастные изменения линейных размеров рудитапеса в северо-западной части Японского моря, в отличие от других районов обитания моллюсков этого вида, имеют S-образный характер. Темпы линейного роста увеличиваются до 2 - 3-летнего возраста. Наибольшие величины средних годовых приростов раковины могут достигать в отдельных районах $16,5 \pm 0,9$ и $17,5 \pm 4,6$ мм на втором и третьем году жизни, соответственно. В последующие годы жизни темпы линейного роста постепенно снижаются и у особей старше 7 лет средние величины относительных приростов не превышают 7%.

В большинстве поселений рудитапес достигает промысловых размеров (длина раковины 30 мм) на третьем - четвертом году жизни. Наиболее крупные размеры раковин ($61,9 \pm 1,3$ мм) отмечены у десяти-

тилетних моллюсков, обитающих на горизонте 2,0 м в зал. Владимира. Наиболее низкие темпы линейного роста характерны для рудитапеса из поселения б. Мелководной (горизонт 0 - 0,5 м).

Наибольшее влияние на особенности роста моллюсков этого вида в южном Приморье, по-видимому, оказывает температура окружающей среды, т.к. известно (Ohba, 1959; Menesguen et al., 1984; Fortes, 1984; Раков, 1984, 1988), что при низких зимних температурах рост рудитапеса замедляется. В зал. Восток линейный рост годовиков начинается в апреле - мае при среднемесячной температуре воды $8,3 \pm 0,3^\circ \text{C}$, а сеголеток - в июне при температуре $13,0 \pm 0,4^\circ \text{C}$. Рост моллюсков этих возрастных групп продолжается до второй половины октября, когда среднемесячная температура понижается до $11,7 \pm 0,4^\circ \text{C}$. Полученные температуры роста близки к имеющимся в литературе данным (Лисая, 1978). Отмеченное раннее резкое снижение темпов роста моллюсков этого вида при температуре выше 19°C (Maitre-Allain, 1982), не наблюдалось у годовиков. Это свидетельствует о более широком диапазоне роста молоди рудитапеса и согласуется с данными, полученными изотопно - кислородным методом по температурам роста гребешка Свифта *Swiftopecten swifti*, приморского гребешка *Ratinopecten yessoensis* и мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Садыхова и др., 1971; Игнатьев и др., 1976; Zhitomirsky et al., 1977; Краснов, 1979).

Индивидуальный линейный рост рудитапеса характеризуется значительной изменчивостью. Размах варьирования длины раковины у одновозрастных особей составляет 35 - 45% от предельных для поселения размеров. По-видимому, индивидуальная изменчивость темпов линейного роста объясняется как генетической неоднородностью моллюсков в поселениях, формирующихся из огромного пула пассивно распространяющихся личинок, так и особенностями индивидуального

развития и роста, формирующимися на ювенильных стадиях (Kinne, 1962; Kinne, Kinne, 1962; Галковская, Суцены, 1978) из-за растянутости нерестового периода в широком диапазоне условий окружающей среды.

Для определения влияния факторов среды на рост моллюсков были произведены сопоставления количественных характеристик роста рудитапеса из поселений, различающихся по одному из параметров, - грунту, степени прибойности, глубине обитания. Для выявления степени их влияния на рост разных возрастных стадий проводили попарное сравнение средних размеров моллюсков одинакового возраста из поселений также различающихся только по одному из исследуемых параметров. Влияние плотности на рост рудитапеса производили в экспериментальных условиях.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что различия в темпах линейного роста моллюсков из разных поселений носят случайный характер, что говорит о высокой пластичности этого вида, позволяющей моллюскам нормально расти и развиваться в довольно широком диапазоне экологических условий.

7.2. Возрастные изменения массы

Возрастные изменения массы тела рудитапеса, как и у большинства моллюсков, имеют S-образный характер. Увеличение приростов в большинстве поселений происходит до 3 - 4-летнего возраста, а в отдельных районах в некоторые годы (зал. Владимира - горизонт 2,0 м, зал. Восток - ст. 4, горизонт 0,5 - 1,0 м, 1965 г.) даже до шестилетнего возраста. Рост массы тела рудитапеса сильно различается в различных местообитаниях. Отмечены межгодовые отличия в темпах роста массы моллюсков.

Минимальной товарной массы (10 г) в большинстве поселений рудитапес достигает в 4 - 5-летнем возрасте. В 3-летнем возрасте

эту величину имели лишь моллюски из зал. Восток (ст. 4, горизонт 0,5 - 1,0 м, 1986 г.). Различия в темпах роста массы тела моллюсков обусловлены условиями местообитаний и межгодовыми климатическими отличиями (Lucas, 1978; Perodou, 1984).

У рудитапеса наблюдается явление компенсационного роста, отмеченное ранее у животных разной систематической принадлежности (см. обзор: Мина, Клевезаль, 1976). В поселениях с относительно низкой скоростью роста моллюсков в первые годы жизни особи старших возрастных групп имеют наиболее высокие приросты массы. В поселениях с относительно высокой скоростью роста молоди у моллюсков старших возрастных классов приросты массы тела минимальные. Такие особенности роста рудитапеса, по-видимому, связаны со "стремлением" моллюсков к достижению определенного, генетически закрепленного для вида, диапазона размеров (массы) тела, т. е. и эквивиальности.

7.3. Продукция

Годовая продукция поселений рудитапеса в северо-западной части Японского моря различается более чем в 60 раз и достигает в наиболее продуктивных районах почти 4 кг/м^2 , что в несколько раз превышает подобные величины, полученные для многих двустворчатых моллюсков.

На протяжении годового цикла наибольшая часть продукции (до 50%) создается в августе - сентябре. В большинстве поселений основную долю органической массы (от 40 до 80%) производят 2 - 3-летние особи, реже (зал. Владимира, горизонт 2,0 м и зал. Ольга) - четырехлетние моллюски.

Величины R/B -коэффициентов, характеризующие скорость продуцирования органического вещества, в разных поселениях северо-западной части Японского моря варьируют от 0,312 до 2,863. Наиболее

высокий R/B-коэффициент отмечен в районе с наименьшей величиной продукции. Удельная продукция моллюсков (C_t) связана с продолжительностью жизни (t) особей в поселении обратной степенной зависимостью:

$$C_t = 0,0081 \cdot t^{-0,7399} \pm 0,2132.$$

Аналогичный характер зависимости известен для других видов моллюсков (Зайка, 1972; Golikov, Menshutkin, 1973; Алимов, 1981).

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. В северо-западной части Японского моря рудитапес образует устойчивые поселения, существующие на протяжении длительного периода времени. Моллюск заселяет верхний горизонт сублиторали, где по численности и биомассе часто доминирует среди других двустворчатых моллюсков. Наибольшую плотность поселений (до 1218 экз/м²) рудитапес образует на глубине 0 - 0,5 м, наибольшую биомассу (до 11,7 кг/м²) - на глубине 0,5 - 1,0 м. Распределение моллюска в поселениях имеет агрегированный характер.

2. Характер распределения рудитапеса в северо-западной части Японского моря обусловлен динамикой водных масс (степенью защищенности берега от прямого действия волн) и стабильностью донных осадков. Верхняя граница распространения этого вида ограничивается низкой зимней температурой и наличием ледового покрова.

3. Продолжительность жизни рудитапеса в значительной степени зависит от стабильности субстрата. Наиболее многовозрастные поселения моллюсков характерны для грубообломочных осадков (гравийно-галечные, галечные и мелковалунные). Поселения моллюсков рыхлых грунтов в районах с высокой гидродинамической активностью характеризуются преобладанием молодежи и отсутствием старших возрастных (размерных) групп. На мелководных хорошо защищенных от волнового воздействия участках большое влияние на характер возрастного и

размерного состава моллюсков в поселении оказывает ледовый режим.

4. Рудитапес филиппинский из поселений северо-западной части Японского моря относится к полициклическим видам с одним гамето-генетическим циклом в течение года. Репродуктивный цикл моллюсков этого вида характеризуется сильной растянутостью и взаимным перекрыванием основных этапов. Нерест моллюсков происходит с июня по октябрь при температуре воды выше 15°C .

5. В зависимости от условий обитания моллюски начинают формирование зрелых половых продуктов на первом - втором году жизни при минимальной длине раковины 7 - 8 мм.

6. В некоторых поселениях северо-западной части Японского моря рудитапес является альтернативным гермафродитом с первоначально мужской фазой (протандрия). Соотношение полов в большинстве поселений близко 1 : 1.

7. Динамика численности рудитапеса в зал. Восток имеет сезонный характер, обусловленный циклическостью пополнения донного поселения молодью. Пополнение популяции в зал. Восток, в основном, осуществляется за счет местных поселений моллюска и происходит в летне - осенний период при высоких значениях температуры. Некоторая часть личинок завозится в залив извне, что свидетельствует об обмене генами между локальными популяциями.

8. Продолжительность личиночного периода жизни рудитапеса составляет приблизительно один месяц при температуре воды $18 - 23^{\circ}\text{C}$. Оседание личинок наиболее интенсивно происходит в биотопах с относительно низкой численностью взрослых особей.

9. Пополнение поселений рудитапеса в северо-западной части Японского моря личинками из планктона происходит регулярно с существенными межгодовыми вариациями в количестве оседающей молоди.

10. Возрастные изменения размеров и массы тела рудитапеса в

северо-западной части Японского моря имеют S-образный характер. У моллюсков из большинства обследованных поселений темп линейного роста возрастает в первые два-три года жизни, а затем снижаются. Интенсивный прирост массы тела происходит до 3 - 4-летнего возраста.

11. Рост рудитапеса имеет сезонный характер и начинается в апреле - мае при среднемесячной температуре воды $8,3^{\circ}\text{C}$, а заканчивается во второй половине октября при понижении среднемесячной температуры до $11,7^{\circ}\text{C}$.

12. Различия в темпах роста рудитапеса в северо-западной части Японского моря носят случайный характер. Определенной зависимости скорости роста от исследованных факторов среды и районов обитания не установлено, что свидетельствует о высокой пластичности этого вида и значительной роли механизмов компенсационного роста.

13. Рудитапес является высокопродуктивным видом. В местах обитания с наиболее благоприятными условиями существования годовая продукция этого моллюска достигает почти 4 кг/м^2 . Небольшая часть продукции производится в летне-осенний период. Основную долю органического вещества создают 2 - 3-летние особи. Зависимость удельной продукции от возраста имеет обратный степенной характер.

14. Полученные результаты позволяют рекомендовать рудитапеса филиппинского в качестве объекта для культивирования в северо-западной части Японского моря. Наиболее благоприятными для воспроизводства этого вида будут защищенные от волнового воздействия участки заливов и бухт с гравийно-галечным грунтом на глубине 0 - 1,0 м.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Понуровский С.К. Структура популяции и сезонные изменения плотности поселения двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* в заливе Восток Японского моря // IV Всесоюз. конф. по промышленным беспозвоночным, Севастополь, апрель 1986 г.: Тез. докл. М., 1986. - Ч. 2. - С. 278 - 279.
2. Селин Н.И., Понуровский С.К., Черняев М.Ж. Влияние хищной гастроподы *Sturtonatica jantostoma* на структуру поселения двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* // Биол. моря. 1986. - № 5. - С. 72 - 74.
3. Понуровский С.К. Изменчивость формы раковины двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Восьмое всесоюз. совещ. по изучению моллюсков, Ленинград, апрель 1987 г.: Автореф. докл. - Л.: Наука, 1987. - С. 205 - 206.
4. Понуровский С.К. Пространственная и возрастная структура поселений рудитанеса филиппинского в прибрежных водах южного Приморья // III Всесоюз. конф. по морской биологии, Севастополь, 18-20 окт. 1988 г.: Тез. докл. - Киев, 1988. - Ч. 1. - С. 241.
5. Понуровский С.К., Селин Н.И. Распределение, структура поселения и рост двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. - 1988. - № 1. - С. 14 - 18.
6. Понуровский С.К., Яковлев В.М. Годовой репродуктивный цикл двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* // Сырьев. ресурсы и биол. основы рационального использования промысл. беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Владивосток, 22 - 24 нояб. 1988 г. - Владивосток, 1988. - С. 57 - 58.
7. Понуровский С.К., Колотухина Н.К. Динамика численности

- |1 1 !

//

: , 1990. - . 25 - 29.

3. O.K.

1

Rudltapes pMllpplnarum (Adams at Reeve, 184)

// VI

. - , - 11 . 1991 .:

, 1991.- . 1. - . 73 - 74, 224 (, .I),

Rudltapes pMllpplnarum

(Blyalvla : Venerldae)

, 1991. - . 96 - 101.

10. O.K.

Eudltapes phllipplnarum

// IX

.- .: , 1991 ().

11. Fonm-ovsky S.K., Yakovlev Yu.H. The reproductive biology of Riidltapes pMllpplnarum (Blvalvla : Venerldae) // J. Molluscan Stud. (In press).

28. .92 . 60x8VI6.

. . , 1,4. .- . . 1,1. 100 .

III,

6S0032, , 7