

На правах рукописи

УДК: 584.587

БУЯНОВСКИЙ Алексей Ильич

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ
ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Специальность 03.00.18 - Гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Москва
2005 г.

Работа выполнена в Федеральном государственном унитарном предприятии
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и
океанографии (ВНИРО)»

Научный консультант доктор биологических наук, зав. лабораторией
Бритаев Темир Аланович,
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н.Северцова РАН, г. Москва

Официальные оппоненты доктор биологических наук, профессор
Нейман Анита Алексеевна,
Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

доктор биологических наук, главный научный сотрудник
Смирнов Николай Николаевич,
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н.Северцова РАН, г. Москва

доктор биологических наук, доцент
Азовский Андрей Игоревич,
Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова, г. Москва

Ведущая организация: Институт океанологии им. П.П.Ширшова РАН

Защита диссертации состоится 25 февраля 2005 г. в 11 часов утра на
заседании диссертационного Совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-
исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по
адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Отзывы на автореферат просьба присылать по адресу: 107140, г.
Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17, ВНИРО, ученому секретарю
диссертационного Совета Д 307.004.01, факс (095) 264-91-87, электронная
почта vniro@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО по адресу:
107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Автореферат разослан 25 января 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



Т.Б.Агафонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. При исследовании морских донных беспозвоночных под функциональной структурой популяции понимают закономерности размещения организмов в пространстве и времени, связанные с размножением, ростом, смертностью, миграциями (Виноградов, 1969; Родин, 1985; Клитнн, 2002; Пизяев, 2003). По сравнению с оценками, основанными на анализе «популяции в целом», понимание функциональной структуры позволяет более точно выявлять влияние факторов среды, моделировать динамику популяций и оптимизировать управление ими (Prince, Hilborn, 1998; Roa, Tapia, 2000).

Концепция функциональной структуры подразумевает наличие взаимодействующих пространственно обособленных группировок, которые обеспечивают существование популяции как системы (В. Беклемишев, 1960). Следовательно, для понимания функциональной структуры необходимо выявить эти группировки и установить взаимосвязь между ними.

Группировки можно выявлять по разным параметрам, из которых важнейшим является размерный состав. Данный показатель универсален, так как присущ любой популяции. Простота измерения морских беспозвоночных позволяет охватывать большой первичный материал. Без анализа размерного состава не обходится ни одно полное эколого-популяционное исследование. Для многих видов размерный состав является единственным способом определения возрастной структуры, без которой невозможна ни одна демографическая оценка. С размерами организмов наиболее тесно связаны все основные физиологические, репродуктивные, биоэнергетические показатели (Ebenmann, Persson, 1988), а также критические масштабы пространственной организации биоты (Азовский, 2003). От размерного состава зависит и влияние популяций на сообщества, и функционирование самих сообществ.

К настоящему времени накоплен ряд данных, показывающих сходство размерного состава в пределах внутривидовых группировок: для каждой такой группировки характерен определенный тип размерной структуры (Thayer, 1975; Л) капни и др., 1986; Savard et al., 1994). Тем не менее, не существует единой методики, объективно показывающей наличие типов в одних популяциях и отсутствие в других. Решение о числе выявляемых типов размерной структуры и о том, какие пробы следует включать в тот или иной тип, остается прерогативой исследователя. Не изучены особенности распределения типов размерной

структуры в пространстве и времени; неясно, как согласуется их выявление с различиями в размерном составе, регистрируемыми при сборе серии проб в одном районе. Не установлены общие закономерности изменчивости размерной структуры популяций разных видов морских донных беспозвоночных, в том числе гакоономически отдаленных. Вследствие отсутствия единого подхода к объяснению пространственно-временной изменчивости размерного состава функциональная структура многих, в том числе промысловых, популяций остается невыясненной, несмотря на обилие первичного материала.

Цель и задачи исследования. Таким образом, целью исследования явилось выяснение основных закономерностей функциональной структуры популяций морских донных беспозвоночных на основе пространственно-временной изменчивости их размерного состава.

Для достижения этой цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Найти способ объективного расчета числа типов размерной структуры в каждой популяции и оценки числа проб, входящих в каждый выявленный тип.
2. Исследовать основные особенности типов, связанные с их распределением в пространстве и времени.
3. Разработать единый подход к анализу пространственно-временной изменчивости размерного состава и применить его к установлению основных закономерностей функциональной структуры модельных популяций
4. Выявить основные типы пространственно-временной изменчивости размерного состава и классифицировать популяции в соответствии с ними.

В качестве модельных объектов было выбрано несколько хорошо обособленных популяций двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. Представители этих групп распространены на всех широтах и глубинах, селятся на любых типах грунта, чрезвычайно изменчивы по размерам, степени подвижности, способам питания, стратегиям размножения и развития, темпам роста, продолжительности жизни. Именно поэтому и\ популяции оказываются очень удобными для разработки единого, не зависящего от специфики условий обитания и образа жизни, подхода к пониманию функциональной структуры их популяций. Кроме того, эти трупы имеют наибольшее практическое значение, и результаты в дальнейшем \Ю\Ю\ быть использованы в прикладных исследованиях.

Научная новизна. Впервые предложена концепция типов размерной структуры как универсальной характеристики пространственно-временной изменчивости размерного состава популяции. Разработана единая методология их

выявления в разных популяциях на основе сопоставления размерного состава проб и последующего выделения повторяющихся групп. Показано, что пробы, относящиеся к типам, составляют большинство, но наряду с ними выявляются пробы, не соответствующие ни одному типу. С увеличением числа проб число типов вначале возрастает, а затем стабилизируется. Выявляемые типы агрегированы в пространстве, устойчивы во времени и повторяются в одних и тех же районах в разные годы.

Впервые предложен единый подход, позволяющий объяснить пространственно-временную изменчивость размерного состава популяций и включающий: выявление типов размерной структуры, анализ их распределения в пространстве и времени, установление исторической связи между ними. На основе данного подхода впервые предложены схемы функциональной структуры популяций промысловых видов: серого морского ежа и четырехугольного волосатого краба Западного Сахалина, гребенчатой креветки в Татарском проливе.

Впервые на основе анализа трансформаций типов размерной структуры выделено 3 основных типа пространственно-временной изменчивости размерного состава популяции в целом: синхронизированный, сегрегированный и фазовый. Каждый тип изменчивости отличает определенное, характерное только для него, сочетание наличия/отсутствия: возрастных миграций, пространственной локализации пополнения, его стабильности во времени, «накопления возрастов», пространственных различий в темпах роста.

Теоретическое и практическое значение работы Методика выявления типов размерной структуры, основанная на сопоставлении эмпирических данных, позволяет систематизировать большие массивы первичного материала. Приведение сотен первичных гистограмм к нескольким типам размерной структуры существенно облегчает последующую интерпретацию результатов. Отсутствие необходимости привлечения исходного первичного материала для сравнения результатов с данными других исследований делает методологию полностью открытой. Тем самым огромный материал, собранный в научно-промысловых рейсах и используемый крайне ограниченно, может стать источником новой информации, которую невозможно получить на основе стандартных учетных съемок.

Реконструкция функциональной структуры популяции на основе анализа изменчивости размерного состава позволяет выявить пути обмена особями между отдельными частями популяции и установить основные закономерности сезонных и многолетних изменений в соотношениях между животными разного возраста и

пола в разных районах. Она позволяет понять, какие из процессов (пополнение, рост, смертность, миграции) лежат в основе этих изменений. Тем самым классические представления о функциональной структуре получают дальнейшее развитие.

Данные по функциональной структуре популяций и, в особенности, по типам изменчивости размерного состава могут быть использованы при выработке стратегий управления биоресурсами. Так при фазовом типе изменчивости следует использовать ротационную стратегию, при синхронизированном - равномерное распределение промыслового усилия, при сегрегированном - долговременное разделение территории по степени промысловой нагрузки от полного запрета до безлимитного лова.

Знание распределения типов размерной структуры позволяет более рационально распределять станции при планировании съемок по учету запасов промысловых видов. Внутрипопуляционное районирование на основе распределения типов в пространстве и времени позволяет получать более точные, чем при использовании традиционных методов оценки размерной и возрастной структуры популяции в целом.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Методика выявления типов размерной структуры на основе сходства размерного состава отдельных проб и последующего выделения повторяющихся групп. От ранее использовавшихся методов ее отличает большая объективность, альтернативность, открытость.

2. Типы размерной структуры показывают пространственно-временные границы устойчивых внутрипопуляционных группировок, возникающих при взаимодействии особей одного вида.

3. На основе данных о числе типов размерной структуры, их распределении и взаимосвязи можно объяснить характер пространственно-временной изменчивости размерного состава любой популяции и установить ее функциональную структуру.

4. Выявлено 3 типа пространственно-временной изменчивости размерного состава популяций - синхронизированный, сегрегированный и фазовый. Типы изменчивости являются свойством системы популяционного уровня: в популяциях одного вида могут регистрироваться разные типы, в популяциях разных видов - одни и те же типы изменчивости.

Апробация работы. Основные положения работы были доложены на 28 Европейском симпозиуме по морской биологии (Ирландия), конференции по

креветкам-пандалидам (Галифакс, 1999), симпозиуме по крабам (Фэйрбэнкс, 2000), Международной конференции по прибрежному рыболовству (Южно-Сахалинск, 2001), морским ежам (Пуэрто-Монте, 2003), VII Всесоюзном совещании по моллюскам (Ленинград, 1987), на Отчетных Сессиях ВНИРО (1996-2002), научных коллоквиумах им. ИПЭЭ А.Н. Северцова РАН (1987, 1990-2003), ВНИРО, Института океанологии РАН.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 345 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, основных выводов, списка литературы, включающего 613 работ, из которых 428 на иностранных языках, и 12 приложений. Работа иллюстрирована 133 рисунками и 117 таблицами.

Публикации По теме диссертации опубликовано 45 статей и 2 монографии. 2 работы находятся в печати.

ГЛАВА 1. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА МОРСКИХ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Основные определения и терминология. Приводятся определения основных понятий, используемые в работе: популяция, субпопуляция, поселение, размерный состав, размерная структура, район, участок.

Основные процессы, влияющие на изменчивость размерного состава.

Пополнение. Существует несколько определений этого понятия (Booth, Brosnan, 1995; Botsford, 1995; Hunt, Scheibing, 1997). В данной работе под пополнением подразумевается численность самой младшей возрастной когорты в период от появления ювенильных особей до ожидаемого появления новой когорты.

Пополнение варьирует во времени и локализовано в пространстве. Локализация пополнения может проявляться в разном масштабе: от соседних участков, расположенных на расстоянии в несколько сантиметров до обширных акваторий, разделенными несколькими десятками километров. Локализации пополнения способствуют: агрегированность распределения убежищ, изменчивость гидродинамики и отрицательные внутривидовые взаимодействия. Последние проявляются в избегании личинками субстратов, занятых взрослыми особями или недавно осевшей молодью, каннибализме, пониженной выживаемости молоди вследствие ограничения доступа к ресурсам и/или загрязнения субстрата продуктами жизнедеятельности взрослых особей (Касьянов, 1989).

Рост. Вследствие ограниченности сроков пополнения на кривой распределения частот размерных классов формируются пики и депрессии, которые по мере роста особей смещаются вправо и тем самым обуславливают различия в размерном составе в разные сезоны и его сходство в одни те же сезоны.

Внутрипопуляционная пространственная изменчивость, вызываемая ростом, обусловлена различием его темпов в разных биотопах. Доминирование в разных районах разных генераций при локализованном пополнении иногда приводят к неверным выводам о различных темпах роста на исследуемых участках (Meidel, Scheibling, 1996).

У многих долгоживущих видов с возрастом темпы роста замедляются настолько, что средние размеры перестают зависеть от возраста. Вследствие такого «накопления возрастов» в правой части размерного ряда формируется пик, представленный особями разного возраста сходных размеров.

Миграции. Миграции влияют на пространственно-временную изменчивость размерного состава только в тех случаях, когда перемещается не вся популяция, а отдельные размерно-возрастные и/или размерно-половые группы.

Пространственная изменчивость размерного состава чаще всего возникает при возрастных миграциях. Можно выделить 4 группы таких миграций: эстуарно-прибрежные (большинство креветок сем. Penaeidae, крабы *Cancer magister*, *Callinectes sapidus* и др.); вдольбереговые против господствующих течений (крупные крабы, крабиды и лангусты); с глубины на мелководье (прибрежные виды морских ежей и глубоководные крабы); с мелководья на глубину (морские гребешки, брюхоногие моллюски, голотурии, часть прибрежных лангустов и шельфовых креветок сем. Pandalidae). Прочие виды возрастных миграций встречаются у сравнительно небольшого числа видов.

Смертность. Воздействие смертности на пространственно-временную изменчивость размерного состава проявляется только в тех случаях, когда она селективна в разных размерных группах, а фактор смертности (хищник, промысловое усилие) оказывает неодинаковое давление на популяцию в пространстве и/или во времени.

Особенно отчетливо воздействие смертности на пространственную неоднородность проявляется при сравнении размерного состава на охраняемых и неохраняемых территориях. Оно может быть прямым, если исследуемый вид является объектом промысла, или опосредованным, если он связан с объектом промысла биологическими взаимодействиями (Weiss et al., 1999; Bertelsen, Cox, 2001; Lecchini et al., 2002; Rowe, 2002).

Классификации размерного состава. Приводится обзор основных методов классификации размерного состава: по визуальным признакам (Луканин и др., 1986; Селин, 1995; Пахневич, 2003); по значениям моментов распределения (Лебедев, 1946; Thayer, 1975; Смуров, Полищук, 1989); по степени близости на основе кластер-анализа (Hoggarth, 1993; Savard et al., 1994; Aschan, 2000), ординации (Bouchard et al., 1986; Labat, Noel, 1987) или их комбинации (Abello et al., 1997). Все анализируемые классификации основаны на особенностях размерного состава объекта исследования, ограничивающих их применение. Тем не менее, результаты, полученные разными авторами, являются предпосылками для разработки единой методики анализа пространственно-временной изменчивости размерного состава в популяциях морских донных беспозвоночных.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обработка литературных данных. Для выявления общих тенденций в изменчивости размерного состава поселений двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных было проанализировано около 1500 гистограмм и графиков, опубликованных в литературе (около 120 источников). Поскольку подавляющее большинство такого рода информации является результатом усреднения первичных данных, то разработанная для удобства анализа универсальная классификация базировалась на визуальных оценках. В ее основу легли принципы, использованные другими авторами (раздел 1.1) при исследовании отдельных видов и небольших таксономических групп. Она не противоречила ни одной из ранее существующих систем. Если в поселении численность всех возрастных классов была приблизительно одинакова, пополнение (глава I) считали стабильным; если численность пополнения была существенно ниже численности хотя бы одного из старших возрастных классов, его считали ослабленным; если численность пополнения существенно превышала численность одного из средних возрастных классов, его считали прерывистым.

Материал и методы исследования. Литературные данные, где каждая гистограмма, как правило, является результатом предварительного обобщения, не позволяют оценить сходство в размерном составе отдельных проб, на основе которого можно выявить типы размерной структуры. Поэтому дальнейшие исследования были связаны с обработкой оригинальных данных. Материалом послужили пробы, собранные в Лаборатории бентосных сообществ Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН в 1983-94 гг. и в Лаборатории прибрежных исследований ВНИРО в 1994-2002 гг. Часть материала

была любезно предоставлена сотрудниками СахНИРО и КамчатНИРО. Из всех объектов было выбрано 6 видов, данные по которым включали достаточное число репрезентативных выборок (табл. 1).

Пробы мидии и виласины отбирали в разные месяцы в диапазоне глубин 1-40 м рамками площадью от 0.01 до 1 м² с помощью легководолазной техники или на литорали. Все пробы серого (промежуточного шаровидного) морского ежа были собраны учетной рамкой площадью 1 м² в октябре 1992 и 1997 гг., июле 1998 г., сентябре 1999 г., июне и ноябре 2000 г. В зависимости от плотности поселения каждая проба включала от 1 до 20 рамок.

Берингоморского гребешка собирали в июне драгой, оснащенной сетчатым мешком с размером ячеек 50 мм; стандартное время драгировки составляло 15 мин. при скорости драгирования 3 узла.

Таблица 1. Объекты исследований и объем материала для анализа пространственно-временной изменчивости размерного состава популяций.

Группа	Объект	Годы	Районы работ	Обработано		Базовый параметр
				проб	экз.	
Bivalvia	Тихоокеанская мидия <i>Mytilus trossulus</i>	1983-1994	Вост. Камчатка, Сев. Курильские и Командорские о-ва	124	24624	длина раковины мм
		1997	Залив Шелихова	7	721	
	Берингоморский гребешок <i>Chlamys behringiana</i>	1997	Карагинский и Олюторский заливы Берингова моря	19	2208	высота раковины мм
	Виласина <i>Vilasina pseudovernicosa</i>	1985-86 1989 1991	Вост. Камчатка, Командорские о-ва	14	855	длина раковины мм
Echinoidea	Серый морской еж <i>Strongylocentrotus intermedius</i>	1997-2000	Зап. Сахалин	81	10114	диаметр панциря мм
Crustacea, Decapoda	Гребенчатая креветка <i>Pandalus hypsinotus</i>	1996-2002	Татарский пролив	2619	99605	длина карапакса (ДК), мм
	Волосатый краб <i>Erimacrus isenbeckii</i>	1994-2001	Татарский пролив, залив Анива, пролив Лаперуза	1351	75072	ширина карапакса (ШК), мм
	Камчатский краб <i>Paralithodes camtschaticus</i>	1994-2001	Зап. Камчатка и залив Шелихова	728	56681	
Всего				4943	269880	-

Пробы гребенчатой креветки были собраны в разные месяцы с 1996 по 2002 гг. в районе между 46°30' и 50°25' с.ш. Креветок собирали коническими ловушками с двумя боковыми входами, обтянутыми полипропиленовой сетью со средним расстоянием от узла до узла в 16 мм. Ловушки были собраны в порядки -

группы ловушек, последовательно прикрепленных к общему канату. Каждая проба включала улов из 5-20 ловушек с одного порядка. Обработку материала выполняли по стандартной методике (Иванов, Столяренко, 1990).

Пробы волосатого краба были собраны в 1994-1999 гг. в Татарском проливе, а в 2000 г. - в заливе Анива и проливе Лаперуза. Основная часть материала была собрана крабовыми ловушками конической формы, обтянутыми сетью со средним расстоянием от узла до узла 60 мм (далее - БК-60) и собранными в порядке (см. выше). Обработку материала выполняли по стандартной методике («Руководство ...», 1979).

Пробы камчатского краба были собраны с 1995 по 2001 гг. различными орудиями лова: донными тралами, снюрреводами, ловушками (одиночными или собранными в порядке различной величины). В донных тралах, оборудованных специальной вставкой, размер сетевой ячеи (расстояние от узла до узла) составлял 10 мм, а в ловушках и снюрреводах - 60 мм. Обработку материала осуществляли так же, как и при исследовании волосатого краба.

При последующей обработке первичных данных ширину классового промежутка - размерный шаг - рассчитывали по формуле Стерджеса, связывающей размах варьирования размерного ряда с объемом выборки. Чтобы данные были максимально открытыми для сравнения, при близости расчетных и традиционно используемых значений выбирали последние. При половом диморфизме размерный шаг для самцов и самок определяли раздельно.

Определение возраста базировалось на модальном анализе размерных рядов (MacDonaid, Pitcher, 1979; Pauly, David 1981; Иванов, Соколов, 1997). Для верификации результатов использовали прямые наблюдения за смещением мод, анализ регистрирующих структур (слои роста) и литературные данные.

Выявление типов размерной структуры выполняли по единой методике, близкой к способу выделения повторяющихся (рекуррентных) групп, которым пользуются в фаунистике и биоценологии (Fager, 1957; Крылов, 1969, 1971; Venrick, 1971, 1999; Kihara, 1990; Davis et al., 2002). Вначале рассчитывают сопряженность между объектами (видами, размерно-половыми группами, станциями), затем строят матрицу и на основе правил Фенджера (Fager, 1957) выделяют из нее искомые группы.

Для сопоставления размерного состава использовали критерий согласия Колмогорова-Смирнова (KS-критерия) (Hunt, Scheibling, 1998; Comtet, Desbruyers, 1998; Park et al., 2000). Пробы считали сходными (на рис. 1 обозначены цифрой 1), если различия в их размерном составе были недостоверны ($KS < 1.36, p > 0.05$).

Матрицу значений *KS-критерия* строили после его расчета для каждой пары проб. При выделении из матрицы рекуррентных групп, содержащих сходные пробы, следовали принципу, что проба может быть отнесена к группе, если она сходна с *большинством* (свыше 50%) других проб, входящих в эту же группу. В этом заключалось одно из отличий от метода Фейджера, где *все* пробы, входящие в группу, должны быть сопряжены друг с другом.

Если минимальный объем рекуррентной группы установить равным 2, то при сходстве пробы 1 с пробами 2-3 и несходстве проб 2-между собой, группа может состоять как из проб 1-2, так и из проб 1-3. Согласно методике Фейджера следует выбирать ту пару видов, которая присутствует в большем числе проб. Поскольку к размерному составу, где сравниваются сами пробы, данный принцип не может быть приложен, то было принято, что минимальный объем группы должен быть равным 3 пробам.

Пробы, сходные с 2 и более группами, выделяли в самостоятельную категорию. Как правило, при их сравнении с другими пробами малый объем выборки не позволял зафиксировать статистически достоверных отличий.

Алгоритм выявления рекуррентных групп был основан на последовательном перемещении строк и столбцов исходной матрицы (Буяновский, 2004). После преобразования (рис. 1) выявлялось 3 категории проб: (1) пробы, входящие в рекуррентные группы (рис.1: группы 1-3); (2) пробы, которые могут быть отнесены к 2 и более группам (рис.1: П); (3) пробы, которые не могут быть отнесены ни к одной из групп (**рис.1: Б₁; НГ**). *Размерный состав каждой пробы, входящей в рекуррентную группу, был сходен с размерным составом большинства проб, входящих в эту же группу.*

Для дальнейшего сравнительного анализа размерный состав всех проб, входящих в группу, приводили к процентному соотношению, усредняли, приводили в соответствие со средним объемом выборки, и рассчитанные частоты округляли до целочисленных значений (рис. 1А-Ж). Полученное распределение частот размерных классов характеризует *тип размерной структуры* (рис. 1Ж).

Если информация ограничена одной, первоначальной, совокупностью проб (как на рис. 1), то размерная структура типа остается неизменной. Если же впоследствии добываются новые данные, они анализируются аналогичным образом, и размерная структура нового типа сопоставляется с размерной структурой типов, выделенных ранее. При их сходстве (*KS-критерий* < 1.36)

¹ В В Крылов (1969; 1971) также включает в состав групп виды (или станции), которые сопряжены не менее чем с половиной видов (станций), входящих в «ядра», где сопряженность 100%

следует считать, что обе совокупности принадлежат к одному)') типу, размерная структура которого корректируется с учетом вхождения новой группы.

	2	3	4	7	17	6	14	12	13	15	16	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	1	8	9	10	11	28	5	
2	1	1	1	1	1	1																1			1			1	
3	1	1	1	1	1	1																	1			1			1
4	1	1	1	1	1	1																	1			1			1
7	1	1	1	1	1	1																	1			1			1
17	1	1	1	1	1	1																	1			1			1
6	1	1	1	1	1	1																	1	1		1			1
14						1	1	1	1	1	1	1																	1
12						1	1	1	1	1	1	1																	1
13						1	1	1	1	1	1	1																	1
15						1	1	1	1	1	1	1														1	1		1
16						1	1	1	1	1	1	1														1	1		1
18						1	1	1	1	1	1	1														1	1		1
19													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
20													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
21													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
22													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
23													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
24													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
25													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
26													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
27													1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							1
1	1																						1						1
8			1	1	1	1																	1						1
9			1	1	1	1																	1						1
10			1	1	1	1																	1						1
11																								1					1
28																								1					1
5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
n	25	97	24	85	49	44	48	308	117	59	610	125	59	238	60	48	50	200	130	61	188	37	45	120	96	165	8		
	Группа 1				Группа 2								Группа 3								b ₁		III		II				

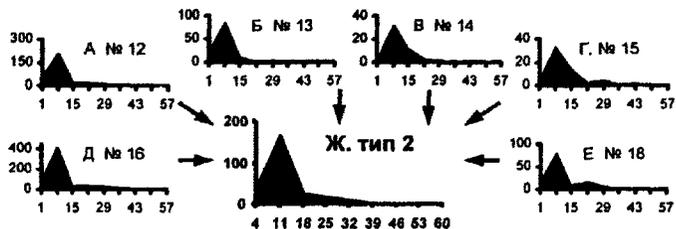


Рис. 1. Выявление типов размерной структуры на примере популяции тихоокеанской мидии в лагуне Гладковская. В верхней части - матрица сходства размерного состава. В заголовках строк и столбцов указаны номера проб; в ячейках таблицы цифрой 1 обозначены пары проб, сходных по размерному составу (KS-критерий < 1.36). n - объем выборки, экз. Нижняя строка: группы 1-3 - группы проб со сходным размерным составом (рекуррентные); Б₁ - пробы, не вошедшие в рекуррентные группы, но сходные с размерной структурой типа I; НГ - пробы, не вошедшие ни в один тип; П - пробы, размерный состав которых сходен с размерным составом 2-х групп.

В нижней части - размерный состав проб (А-Е) и размерная структура типа (Ж), который они формируют. По оси абсцисс - длина раковины, мм; по ординат - объем выборки, экз.

Пробы, не вошедшие в рекуррентные группы, но сходные с размерной структурой типа (рис. 1: B_1), также включаются в его состав. Структура типа при этом не корректируется.

В результате обработки модельных массивов (совокупностей проб) методом выделения рекуррентных групп и иерархическим кластер-анализом было установлено, что различия в составе рекуррентных групп и кластеров были незначительными, но внутригрупповая однородность в первом случае была выше. Дисперсионный анализ показал, что в рекуррентных группах среднее отношение расчетного и табличного критериев Фишера было меньше 1, в то время как в кластерах оно было больше 1. По результатам обработки данных методом рекуррентных групп и анализом соответствий противоречий не было выявлено.

Базируясь на статистическом анализе, предлагаемая методика формализации первичных данных более объективна, чем визуальные классификации. По сравнению с классификациями, основанными на математическом распределении, она не подгоняет типы размерной структуры под заранее заданные шаблоны, а выявляет их на основе «естественного» распределения размеров. Она позволяет отсекалть малые выборки (пробы, сходные с 2 и более рекуррентными группами), которые при использовании иерархического кластер-анализа, основанного на попарном объединении проб, попадая в кластеры, искажают результаты.

В отличие визуальной классификации, иерархического кластер-анализа и анализа соответствий, при использовании которых группы с близким размерным составом выделяются *всегда*, предлагаемая методика выделения типов альтернативна, так как включает возможность их полного отсутствия. Например, если все пробы по размерному составу достоверно отличаются, типы размерной структуры не могут быть выявлены. С помощью данной методики можно объективно оценить, какая часть проб относится к типам размерной структуры (см. Главу 4).

Предлагаемая методика открыта, так как размерная структура типа может использоваться для дальнейшего сравнительного анализа без привлечения исходного первичного материала. По сравнению с другими методами, при одной и той же степени внутригрупповой однородности размерного состава, она обеспечивает выявление минимального количества групп и тем самым облегчает дальнейшую интерпретацию данных.

ГЛАВА 3. ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА ПОСЕЛЕНИЙ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (ОБРАБОТКА ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)

Развитие поселения начинается с заселения участка молодью. Если представители данной когорты препятствует появлению новых особей, пополнение прекращается. Если этого не происходит, в поселении обнаруживаются новые когорты. Поскольку появление новых когорт регистрируется чаще, чем их отсутствие (38 и 7 случаев соответственно), можно предположить, что на ранних этапах развития поселений, присутствующие особи, как правило, не оказывают отрицательного влияния на успех пополнения.

Дальнейшее развитие поселений во многом зависит от размеров организмов. У животных, обладающих малыми дефинитивными размерами, пополнение остается стабильным. С увеличением дефинитивных размеров доля стабильно пополняемых поселений уменьшается, отражая снижение вероятности совместной встречаемости молоди и взрослых животных. У крупных неподвижных двустворчатых моллюсков молодь или оседает за границами поселений взрослых особей, или исчезает после оседания. У крупных подвижных животных (морские ежи и десятиногие ракообразные) взрослые особи уходят в районы, где молодь или отсутствует, или не развивается.

Важнейшими процессами, обуславливающими пространственно-временную изменчивость размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных, являются возрастные миграции, пространственная локализация пополнения, «накопление возрастов» и пространственная изменчивость темпов роста. Возрастные миграции являются основой для длительного существования в одном и том же районе одной и той же возрастной группы. С «накоплением возрастов» связано сходство размерного состава поселений с разным возрастным составом. Локализация пополнения в пространстве приводит к доминированию в разных районах разных возрастных групп несмотря на стабильность пополнения популяции в целом. При нестабильном пополнении популяции и пространственных отличиях в темпах роста пространственно-временная изменчивость размерного состава усиливается. Другие процессы (сезонность роста, сезонные миграции, смертность) воздействуют преимущественно на изменчивость размерного состава во времени и мало влияют на ее пространственную составляющую.

ГЛАВА 4. ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ТИПОВ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ

Зависимость числа типов размерной структуры от числа проб. В каждой из исследованных популяций было выявлено несколько типов размерной структуры (табл. 2). Число типов было в 4-23 раза меньше числа проб. Доля проб, вошедших в типы, от их общего числа варьировала от 56 до 86 %. Следовательно, размерный состав большинства поселений, входящих в популяцию, относится к тому или иному типу размерной структуры.

Таблица 2. Встречаемость типов размерной структуры в исследованных популяциях.

Вид	Число типов	Число проб	Число проб в типах	Число проб / число типов	Число проб в типах / число проб	Район
<i>Chlamys behringiana</i>	2	19	14	7	0.75	Карагинский и Олоторский заливы
<i>Erimacrus isenbeckii</i>	12	390*	306	23	0.78	западный Сахалин зал Анива, пролив Лаперуза
	7	98*	61	9	0.56	
<i>Mytilus trossulus</i>	8	70	41	5	0.59	Авачинская губа лагуна Гладковская
	3	28	24	8	0.83	
<i>Pandalus hypsinotus</i>	13	427*	287	22	0.67	Татарский пролив
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	11	165*	145	15	0.76	западная Камчатка и залив Шелихова
<i>Strongylocentrotus intermedius</i>	10	81	58	6	0.72	западный Сахалин
<i>Vilasma pseudovernicosa</i>	3	14	11	4	0.86	о. Беринга

* При обработке данных все пробы, собранные одним и тем же орудием в течение 1 календарного месяца объединяли в пределах прямоугольников, площадью 0.1 % от территории, занимаемой популяцией, и рассматривали как одну, объединенную, пробу. Для камчатского краба стороны прямоугольника были равны 10' по широте и 20' по долготе, волосатого краба - Г и 2', гребенчатой креветки - 5' и 5'.

Наблюдения за популяциями гребенчатой креветки и волосатого краба показали, что в начале исследований (рис.2: менее 150-200 проб) при регистрации наиболее часто встречаемых типов, число типов увеличивалось пропорционально числу проб. Далее, по мере обследования ранее не изученных участков (или сезонов) и регистрации более редких типов, темпы прирастания их числа снижались. После полного обследования акватории (рис.2: более 300 проб) новые типы не регистрировали. Таким образом, при сборе проб по единой методике в пределах определенного района (в том числе - в границах акватории, занятой популяцией) регистрируется предельное число типов размерной структуры.

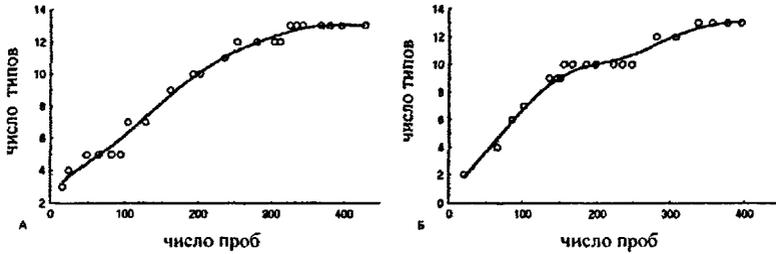


Рис. 2. Зависимость числа типов размерной структуры от числа проб при исследованиях популяций гребенчатой креветки (А) и волосатого краба (Б).

Предельное значение числа типов определяется ограниченностью набора вариантов, количественно характеризующих зависимость между численностью отдельных размерных групп на определенных участках. Чаще всего, такая зависимость является следствием пространственной локализации пополнения (и последующего роста доминирующей группы) и/или возрастных миграций, которые в разных районах и/или в разное время обуславливают высокую численность одних и низкую других размерно-возрастных групп (см. рис. 1,4-8).

Пространственное размещение типов размерной структуры. Большинство обнаруженных типов размерной структуры демонстрировали компактное размещение в пространстве, занимая определенные районы - пятна, между которым располагались зоны их совместной встречаемости. Размеры пятен варьировали от нескольких десятков квадратных метров (мидия) до нескольких десятков квадратных километров (камчатский краб).

Наиболее отчетливо *компактность* пространственного размещения проб, относящихся к тому или иному типу, выявляется при кратковременных съемках. При картировании данных, полученных за длительное время, она может маскироваться из-за сезонных и многолетних изменений, происходящих в размерном составе во время наблюдений. Для выявления пятен в исследуемом районе необходимо собрать большое число проб, расположенных случайным образом, и учетные съемки вдоль геометрически правильных разрезов, расположенных на большом расстоянии друг от друга для этой цели не вполне пригодны (Лебедев, 1946).

Компактный характер размещения позволяет «привязать» тип размерной структуры к конкретному биотопу и, сопоставив его распределение с

распределением факторов среды, можно выявить те из них, которые играют ключевую роль в формировании того или типа.

Распределение типов размерной структуры во времени. Оценка устойчивости типов размерной структуры во времени требует относительно длительной серии наблюдений в одном, сравнительно небольшом, районе. В противном случае наблюдаемая изменчивость может быть связана с пространственными факторами. Исследования, выполненные на ряде контрольных полигонов, показали, что компактность распределения типов размерной структуры характерна не только для пространства, но и для времени.

Так, на контрольном полигоне, занимающем 0.2% от площади территории, занятой популяцией гребенчатой креветки, был выделен один тип размерной структуры, в который вошло большинство (21 из 22) проб, собранных в мае - начале июня с интервалом в 1-2 дня. Таким образом, в течение почти месяца, несмотря на 5-кратное снижение уловов (со 100 до 20 экз./10 ловушек), соотношение между особями разных размеров оставалось постоянным.

При более длительных наблюдениях была зарегистрирована смена типов размерной структуры. Так при исследовании волосатого краба на контрольном полигоне у юго-западного Сахалина в 2001 г. один тип существовал до начала июня, а с середины июля его сменил второй тип, который сохранялся до конца наблюдений в середине сентября. Замещение было обусловлено увеличением модальных размеров крабов вследствие роста.

Типы размерной структуры демонстрируют не только *апабшность* в определенном временном интервале, но и восстановление после исчезновения - *повторяемость*. Так при исследовании волосатого краба у юго-западного Сахалина в 1997 г тип, единолично существовавший в октябре-ноябре, исчез в конце ноября и вновь появился в начале декабря. Его исчезновение было связано с подходом самок, нарушивших характерную для данного типа половую структуру. После того как самки оставили исследуемый район, соотношение размеров и полов между оставшимися крабами восстановилось.

Для исследования повторяемости в долгосрочной перспективе при изучении популяции гребенчатой креветки была выбрана серия контрольных полигонов (размером 5' по широте и 5' по долготе). На каждом полигоне пробы собирали с интервалом от 1 до 12 месяцев (рис. 3А). По мере увеличения разницы в сроках сбора, относительная доля пар проб со сходным размерным составом вначале уменьшалась, вплоть до 8-9 месяцев, а затем - снова увеличивалась.

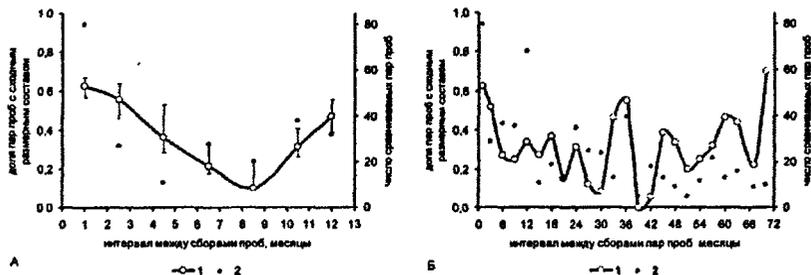


Рис. 3. Зависимость относительной доли пар проб со сходным размерным составом, взятых в одних и тех же координатах, от разницы в сроках сбора проб гребенчатой креветки в Татарском проливе в течение (А) 1 года и (Б) 6 лет. Каждую пару проб брали с одного полигона; для каждого временного отрезка число пар соответствует числу полигонов. 1 - доля пар проб со сходным размерным составом, 2 - общее число сравниваемых пар. На рис. А. планки погрешностей обозначают доверительные интервалы для доли.

Очевидно, что снижение и последующее увеличение доли пар проб со сходным размерным составом было связано с сезонной цикличностью (обусловленной пополнением, смертностью, миграциями), вследствие которой за 8-9 месяцев происходит практически полное замещение существующих типов размерной структуры и их последующее восстановление. Наряду с сезонными, существуют и многолетние циклы, особенно заметные при сравнении размерного состава в одних и тех районах на протяжении ряда лет (рис. 3Б).

Трансформации типов размерной структуры. Повторяемость типов размерной структуры была отмечена для всех исследованных популяций (см. главу 5). Она показывает, что вследствие пополнения, миграций, смертности и роста, типы размерной структуры могут преобразовываться и переходить друг в друга. На основе этих преобразований (*трансформаций*), можно установить историческую связь между разными типами.

В зависимости от влияния пространства и времени все трансформации можно разделить на 3 группы: временные, пространственно-временные и пространственные.

Трансформации во времени регистрируются при наблюдениях на одном и том же участке и характерны для животных, не совершающих миграций. На основании временных трансформаций можно судить об относительном вкладе пополнения, роста и смертности в изменение размерной структуры.

В тех случаях, когда переход одного типа размерной структуры в другой обусловлен ростом животных и сопровождается сменой места их обитания, происходят пространственно-временные трансформации. Они свойственны только тем животным, которые совершают возрастные миграции. На основе данных о пространственно-временных трансформациях можно судить о направлениях многолетних миграций и прогнозировать тип размерной структуры в том или ином районе.

Основой пространственных трансформаций являются краткосрочные миграции животных, при которых не происходит изменений их размерного состава вследствие роста и пополнения новыми когортами. Они оказываются следствием объединения особей разных размеров (полов), их разъединения или одновременного действия обоих процессов. Пространственные трансформации наблюдаются у подвижных животных чаще всего в процессе сезонных миграций. На основе данных о пространственных трансформациях можно выявлять сроки и направления сезонных миграций, особенно в тех случаях, когда методы применения методов прямого учета (подводные наблюдения, массовое мечение) оказывается малоэффективным.

Итак, сравнительно небольшое (по отношению к числу проб) предельное число типов размерной структуры свидетельствует, что распределение размерных групп не случайно, а взаимообусловлено. Это подтверждает и компактность размещения типов в пространстве, показывающая, что каждый вариант количественной зависимости между размерными группами реализуется в конкретных условиях занимаемого биотопа. Стабильность существования типов во времени указывает, что соотношение между особями разных размеров резистентно в определенном диапазоне изменчивости внешних условий, а повторяемость - на его способность к восстановлению. Все эти свойства характеризуют устойчивые системы, и, следовательно, каждый тип размерной структуры отражает существование такой системы субпопуляционного уровня и маркирует ее границы в пространстве и времени. В основе существования этих систем, внутривидовых группировок, лежат взаимодействия между особями разных размеров, как положительные, так и отрицательные. Положительные взаимодействия, основанные на агрегирующем поведении личинок при оседании (Касьянов, 1989), обеспечивают совместное присутствие особей одной размерной группы. В свою очередь агрегация личинок связана с факторами, обуславливающими синхронизацию размножения и пятнистость

распределения в планктоне. Отрицательные взаимодействия, приводящие к исключению с территории отдельных возрастных групп, могут быть связаны с внутривидовой конкуренцией и/или каннибализмом. Кроме того, исключение осуществляется через сезонные и возрастные миграции (глава 1). Сочетание этих взаимодействий приводит к формированию наиболее характерного признака типа размерной структуры - доминированию определенной размерной группы в определенном районе и/или сезоне.

Поскольку типы размерной структуры охватывают большинство поселений популяции (см. табл. 2), их можно рассматривать как элементарные единицы изменчивости размерного состава. Перейдя от огромного разнообразия первичных гистограмм к сравнительно небольшому числу типов, и, установив, на основе исследования трансформаций взаимосвязь между разными типами, можно реконструировать функциональную структуру популяции в целом.

ГЛАВА 5. ВЫЯСНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ НА ОСНОВЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА

Методика выявления и основные свойства типов, размерной структуры, описанные в предыдущих главах, позволяют выработать единый подход к анализу пространственно-временной изменчивости размерного состава разных популяций. Вначале, по результатам сопоставления размерного состава отдельных проб выявляются типы размерной структуры. Затем устанавливаются возрастные группы, которые доминируют в каждом выявленном типе. При наличии полового диморфизма для каждого типа выясняется соотношение полов. Далее выполняется анализ распределения типов в пространстве и времени, устанавливаются факторы, с которыми связано наблюдаемое распределение, и выясняются наиболее вероятные процессы (пополнение, рост, миграции, смертность), обуславливающие трансформации типов. По этим данным реконструируется функциональная структура популяции.

С учетом данного подхода весь материал был разбит на 3 группы. В первую группу вошли популяции, функциональная структура которых уже изучена. К ним относятся популяции тихоокеанской мидии Авачинской губы и острова Медный (Буяновский, 1994) и западнокамчатская популяция камчатского краба (обзор работ см. Левин, 2001). При их исследовании основная задача заключалась в сопоставлении результатов, полученных на основе выявления типов размерной структуры, с существующими представлениями о функциональной структуре данных популяций. Отсутствие противоречий при сопоставлении позволяет

считать, что подход с использованием типов размерной структуры может быть применен к другим популяциям.

Во вторую группу вошли популяции, функциональная структура которых изучена слабо, но по размерному составу накоплен большой материал. К ним относятся популяции гребенчатой креветки Татарского пролива, четырехугольного волосатого краба западного Сахалина и серого морского ежа западного Сахалина (см. табл. 1). При исследовании данных популяций основная задача заключалась в выяснении их функциональной структуры.

К третьей группе были отнесены популяции берингоморского гребешка западной части Берингова моря и двустворчатого моллюска - виласины острова Беринга. Их функциональная структура неизвестна, материал по размерному составу ограничен (см. табл. 1). При исследовании данных популяций основная задача заключалась в выяснении наиболее вероятных сценариев их функционирования.

Тихоокеанская мидия *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae)

Взрослые особи ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь биссусом к субстрату. Особи раздельнополые, половой диморфизм отсутствует. Личинки пребывают в планктоне в течение нескольких недель. Поселения могут пополняться как за счет оседания личинок из планктона, так и за счет иммиграции осевшей молоди, открепляющейся от первоначально занятого субстрата (Ваупе, 1964). Чрезвычайно изменчивые темпы роста (Буяновский, 1990) зависят в большей степени от биотопа, занимаемого поселением, чем от его географического положения (Seed, 1976).

Горизонтальное распределение моллюсков пятнистое. Размеры пятен и их иерархическая организация варьируют в зависимости от площади и единицы масштаба. Вертикальное распределение ограничивается в верхней части длительностью осушения, а в нижней - или характером субстрата, или хищниками (Буяновский, 1991). Как правило, скопления не распространяются глубже 25 м, хотя одиночные особи, обрастающие, например, камчатского краба, могут быть обнаружены на глубинах до 200 и более метров.

Популяция о. Медный (Командорские острова). Наиболее плотные поселения расположены в северной части острова, в лагуне Гладковская, соединенной с морем узкой протокой. Они пополняются исключительно собственной молодью и, скорее всего, снабжают ею поселения, расположенные на

выходных мысах открытого побережья. В 1987-88 и 1990 г. было выполнено 3 съемки на одних и тех же разрезах.

Сопоставление размерного состава 28 проб позволило выявить 3 типа размерной структуры². Тип 1л (индекс «л» присвоен, чтобы не путать типы, характерные для лагуны, с типами Авачинской губы) был зарегистрирован в 1987 г., 2л - в 1988 г., 3л - в 1990 г. Возрастная структура типов 2л и 3л была сходной: в обоих типах доминировали моллюски возраста 0+ (рис. 4А).

Пространственная изменчивость размерного состава практически отсутствовала: одновременно на всей акватории регистрировали один тип, и их смена происходила только во времени. Осенью нечетного года, после оседания личинок, здесь формируются поселения с бимодальным размерным составом (рис. 4А). Ранней весной в период резкого снижения концентрации кислорода расположенные внутри друз взрослые особи гибнут. Оставшаяся молодь летом формирует тип 1л, который за счет роста моллюсков переходит в тип 2л. Следующей весной, когда поселения представлены подростом молодь, дефицит кислорода не приводит к массовой гибели моллюсков, и летом формируется тип 3л, где доминируют половозрелые мидии, продуцирующие личинок. Таким образом, для лагунной популяции характерна двухлетняя цикличность, подтверждающаяся многолетней динамикой личинок в планктоне и литературными данными по бентосу за 1983-90 гг. (Буяновский, 1992в). В данном водоеме дефицит кислорода действует как лимитирующий фактор только при одновременном наличии молоди и взрослых моллюсков.

Популяция восточной Камчатки. Наиболее плотные поселения расположены в Авачинской губе. Вероятно, они снабжают личинками прилегающие акватории, и тем самым способствуют развитию всей популяции в целом (Ошурков, Буяновский, 1986).

Сопоставление размерного состава 70 проб позволило выявить 8 типов размерной структуры (рис. 4 Б-В). Их распределение не зависело ни от района, ни от года сбора проб. Типы 3-4 и 7-8 были отмечены преимущественно (90% встречаемости) в обрастании, а типы 2 и 5-6 - в бентали (89%); тип 1 встречался с одинаковой частотой в обоих биотопах.

В типах 1-2 доминировала молодь в возрасте около 1 года. В типах 3-4 доминировали 2 первых возрастных класса, а различия заключались в их количественном соотношении и в размерах молоди. Типы 5-6 характеризовались

² См рис 1: тип 1л соответствует группам 1 и Б.; типы 2л и 3л - группам 2 и 3 соответственно

низкой долей молодежи и доминированием мидий в возрасте около 2 лет. В типах 7-8 присутствовало 3 и более возрастных класса; они различались, главным образом, численностью молодежи.

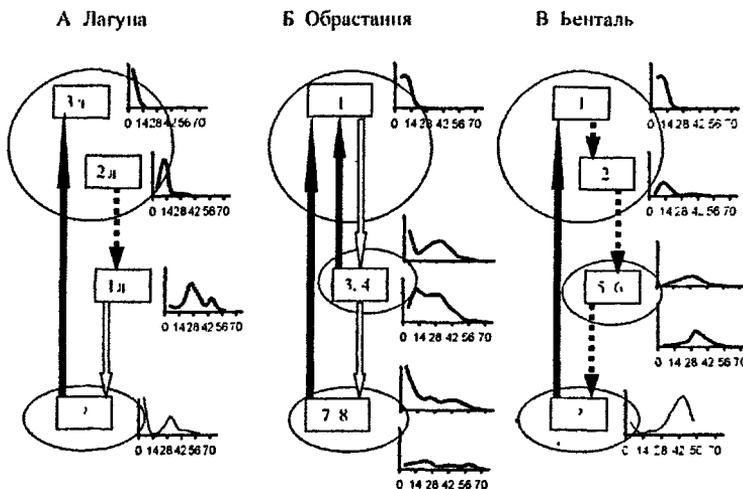


Рис. 4. Динамика размерной структуры поселений тихоокеанской мидии из 3 биотопов: А - лагуна Гладковская, Б-В - Авачинская губа. Овалы объединяют типы размерной структуры с одинаковым возрастным составом, цифры в прямоугольниках - номера типов, знаки вопроса — потенциально возможные типы. Белые стрелки обозначают переходы, обусловленные пополнением, пунктирные - ростом без пополнения, черные - элиминацией.

Общая схема динамики размерного состава хорошо согласуется с результатами, полученными без специального выявления типов размерной структуры (Ошурков и др., 1989; Буяновский, 1987).

В обрастании, где условия оптимальные (Буяновский, 1991), поселения пополняются ежегодно, и по мере роста моллюсков формируются тип 3 или 4, а затем - тип 7 или 8 (рис. 4Б). Первоначальный избыток субстрата впоследствии приводит к переуплотнению, и друзы, разрастаясь, периодически отпадают субстрата, а освободившиеся участки вновь заселяется молодеью (Буяновский, 1996а). Отпадение может происходить, начиная со второго года жизни, и его следствием является возврат к типу 1.

В бентали (рис. 4В) накопление детрита и самозаиление (Луканин и др., 1986) обуславливают дефицит субстрата, пригодного для оседания. В этих

условиях отчетливо проявляются отрицательные внутривидовые взаимодействия (раздел 1.2), обуславливающие блокирование пополнения. Раисе осевшая когорта по мере роста формирует типы 2, 5 или 6. На таком участке молодь появляется только после отмирания взрослых особей вследствие старения или хищничества.

И в обрастании, и в бентали описанные циклы могут прерываться на разных этапах, и на разных участках в одно время разные типы могут соседствовать.

Описанные закономерности соответствуют сценариям, выявленным для популяции беломорской мидии (Луканин и др., 1986). Так лагунный цикл соответствует переходам I (Зл) - II (2л) - III (1л) - IV (не идентифицированный тип) - I, где римские цифры обозначают типы поселений, выделенные В.В.Луканиным с соавторами на основе визуальных оценок. Динамика размерной структуры бентали Авачинской губы соответствует переходам I (1) - II (2) - III (5 или 6) - I. Цикл в обрастании не имеет аналогов, поскольку классификация многолетних поселений мидии Белого моря была выполнена только для бентали.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Crustacea, Decapoda, Lithodidae)

Ведет подвижный образ жизни. Самки и самцы различаются по максимальным размерам и форме абдомена. Пелагический период личинки длится около 2 месяцев.

У западной Камчатки крабы встречаются от залива Шелпхова (60°с.ш.) до м.Лопатка (51°с.ш.); северокурильская группировка также может быть частью западнокамчатской суперпопуляции (Виноградов, 1969; Родин, 1985; Клитин, 2002). Северное направление господствующего западнокамчатского течения обуславливает вынос личинок с шельфа Западной Камчатки в залив Шелихова, где происходит их оседание и метаморфоз. В жизненном цикле присутствуют сезонные и многолетние миграции. Сезонные миграции совершаются поперек изобат к берегу весной и от берега осенью. Самцы отходят от берега на 2-3 месяца раньше самок (Виноградов, 1941; Буяновский и др., 1999). Многолетние миграции осуществляются с севера на юг в летний период.

В первые годы крабы линяют чаще 1 раза в год, а после 4 лет - 1 раз в год (Powell, 1967) и реже; ежегодный прирост составляет около 10 мм. и к 20 годам ширина карапакса самцов достигает 22-23 см (Виноградов, 1941; Буяновский, 2004). Поскольку по достижении ширины в 130 мм частота линек снижается (Лысенко, 2001), реальный возраст особей может быть существенно выше

рассчитанного по размерному составу. Рост самок прекращается после 13 лет; далее неясно, линяют они без увеличения размеров или погибают.

Сопоставление размерного состава 165 объединенных (см. табл. 2) проб позволило выявить 11 типов размерной структуры (рис. 5). В типах I-IX доминировали (67-100 %) самцы, а в типах X-XI - самки (60-95 %).

Особенности функциональной структуры популяции (рис. 5: левая часть), описанные ранее (Виноградов, 1969; Родин, 1985), подтверждаются распределением типов размерной структуры (рис. 5: правая часть). При локализации пополнения в заливе Шелихова и последующих возрастных миграциях на юг модальные размеры (ширина карапакса) крабов должны увеличиваться. У самцов и самок они увеличивались соответственно от 85 и 73 мм в заливе Шелихова (рис.5: тип I) до 165 и 113 мм в южных субпопуляциях (рис. 5: типы IX и XI), обуславливая формирование разных типов размерной структуры.

Поскольку часть крабов, влившись в одну из субпопуляций, прекращает движение на юг и переходит к сезонным миграциям поперек изобат (рис. 5: слева), в северных субпопуляциях молодые и старые крабы могут обитать совместно. Это подтверждается преимущественной регистрацией типов размерной структуры с приблизительно равным соотношением между крупными и мелкими крабами к северу от 56° с.ш. (рис.5: типы H, VI). Если особи средних размеров (105-135 мм) держатся отдельно от молодежи, они формируют самостоятельные группировки, которые в северных и южных субпопуляциях оказываются одними и теми же (рис. 5: типы IV, V).

Во время сезонных миграций происходит перераспределение размерно-половых групп. В начале лета, когда самцы и самки держатся вместе, соотношение полов должно быть близким к равному, а во второй половине лета - начале осени, когда от берега отходят только самцы (самки отходят во второй половине осени) в разных районах должны доминировать или самцы, или самки. Действительно, типы, где соотношение полов было близким к равному (рис. 5: типы VI, X), регистрировали преимущественно в июне-июле, в то время как типы представленные почти исключительно самцами (рис. 5: типы IV, V, VII), регистрировали в августе-октябре (Буяновский, 2004). Если скорость движения крабов зависит не только от пола (обзор см.: Левин, 2001), но и от размеров животных, то одновременная регистрация в разных районах (но в пределах одной субпопуляции) типов, где доминируют самцы разных размеров (рис. 5: типы IV, V, VII на севере; типы V, VIII на юге), вполне закономерна.

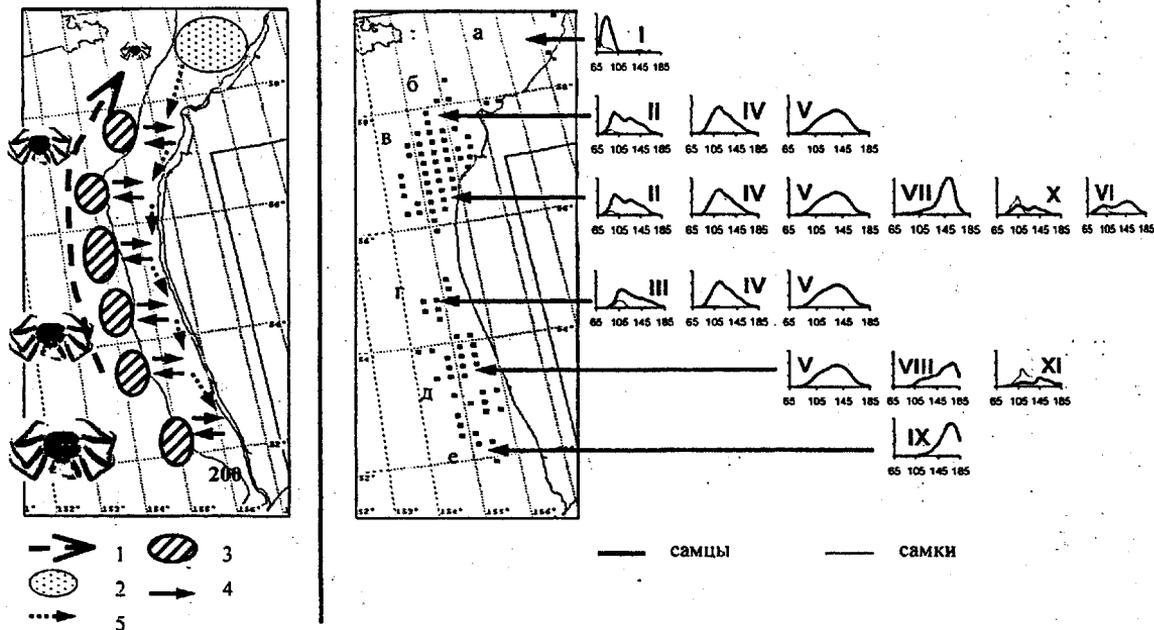


Рис. 5. Функциональная структура западнокамчатской популяции камчатского краба. Слева — общепринятая схема (по: Родин, 1985). 1 - перенос личинок течением; 2 - район развития молоди до 7 лет; 3 - основные субпопуляции; 4 - сезонные миграции; 5 - возрастные миграции. Справа - распределение типов размерной структуры (римские цифры). По оси абсцисс -;ШК. по ординат - %. Признаки выделяемых районов: а - есть только тип 1; б - нет типов III,VI-XI; в - нет типов I, III. VIII. IX; г - есть тип III. нет типов ML VIII-X;д-есть тип VIII, нет типов I-IV.IX-X; е-есть тип IX, нет типов I-V, VIII, X.

Пороговый размер крабов, при котором вероятность их линьки (доля крабов, перелинявших в текущем году) равна 50%, увеличивается с севера на юг: в самой северной (Хайрюзовской) субпопуляции он равен 155 мм, а в самой южной (Озерновской) - свыше 200 мм (Лысенко, 2001). Следовательно, зависимое от вероятности линьки «накопление возрастов» должно начинаться раньше, и модальные размеры самой старшей возрастной группы должны быть меньше на севере, чем на юге. Отражением данной закономерности являются разные типы размерной структуры, сформированные наиболее крупными (для данной субпопуляции) особями: к северу от 56° с.ш. наибольшие модальные размеры отмечены для типа VII, а к югу от 54° с.ш. - для типов VIII-IX (рис. 5).

Границы распространения некоторых типов хорошо согласуются с районированием популяции. Так тип I отчетливо маркирует зону «стерильного выселения молоди» (Родин, 1985) в заливе Шелихова. Южные границы распространения типов VII и X совпадают с южной границей субпопуляции Северного Запретного района (56°20' с.ш.), южные границы распространения типов II и IV - с южными границами Ичинской и Колпаковской субпопуляций (55 и 54 ° с.ш. соответственно), а северная граница распространения типа VIII - с северной границей Озерновской субпопуляции (53°с.ш.). Следовательно, при изучении пространственной структуры популяции типы размерной структуры могут быть использованы в качестве «маркеров» для установления и корректировки границ субпопуляций и других внутривидовых объединений.

Итак, так же как и для мидии, данные, полученные на основании анализа распределения типов размерной структуры, не противоречат традиционным представлениям о функциональной структуре западнокамчатской популяции камчатского краба. Следовательно, подход с использованием типов размерной структуры может быть применен к другим популяциям, биология которых изучена в меньшей степени.

Четырехугольный волосатый краб *Erimacrus isenbeckii* (Crustacea, Decapoda, Atelecyclidae)

Ведет подвижный образ жизни. Самки и самцы различаются по максимальным размерам и форме абдомена. Пелагический период личинки занимает около 3 месяцев (Ueda et al., 1999)

У побережья Западного Сахалина волосатый краб обтает на акватории от м. Крильон до м. Ламанон (45°54' - 48°47' с.ш.). В 1994-2000 гг. наиболее плотные скопления располагались к югу от 47°00' с.ш. на глубинах 10-150 м. Сезонные миграции происходят в диапазоне глубин от 20 до 60 м. К востоку от м. Крильон волосатый краб обитает вдоль почти всего побережья залива Лнива, у скалы Камень Опасности, в проливе Лаперуза и у юго-восточного Сахалина.

За 4 года ширина карапакса самцов и самок достигает в среднем 62 и 57, а за 11 лет - 109 и 91 мм соответственно (Sasaki, Kuwahara, 1999; Буяновский, 2004). Линька, предшествующая росту, происходит в летний период. Пропуск линек происходит не более, чем у 15 % особей, и можно считать, что расчетный (по числу мод) возраст соответствует фактическому.

Сопоставление размерного состава 498 объединенных (см. табл. 2) проб позволило выявить 16 типов размерной структуры, из которых 13 было зарегистрировано на западном Сахалине, и 9 - в заливе Анива и проливе Лаперуза.

В период исследований южная мелководная часть западного Сахалина была занята типами I-II и IV-V, а северная и южная глубоководная части - типами VII-VIII (рис. 6). Тип VI занимал пограничное положение, и его южная граница совпадала с северной границей распространения типа I. В распределении типов IX, XI-XII, где основную роль играли самки, также прослеживался широтный градиент. Все это указывает, что по мере роста крабы продвигаются на север.

Низкие уловы самцов шириной карапакса < 70 мм не были связаны с размером ячеи, так как уловы самок этих размеров (рис. 6: тип IX) были высокими. Минимальный возраст самцов и самок, попадающих в ловушки, был одинаков и равен 6 годам. Следовательно, младшие возрастные группы держатся отдельно, что подтверждают данные подводных наблюдений (Переладов, 1999а).

Более высокая, по сравнению с самцами 6+, плотность самцов возраста 7+ (27 и 48 экз./лов. соответственно) может достигаться только за счет пополнения западносахалинской субпопуляции из залива Анива, в то время как численность самок, скорее всего, обеспечивается за счет собственного воспроизводства (Буяновский, 2004).

Появляющиеся личинки подхватываются поверхностным течением, которое и у западного Сахалина (рис. 6), и в западной части залива Анива направлено к югу (Арзамасцев и др., 2002), и выносятся в прибрежные районы около м. Крильон. Здесь они оседают, проходят метаморфоз и обитают в течение первых 6 лет жизни отдельно от взрослых особей.

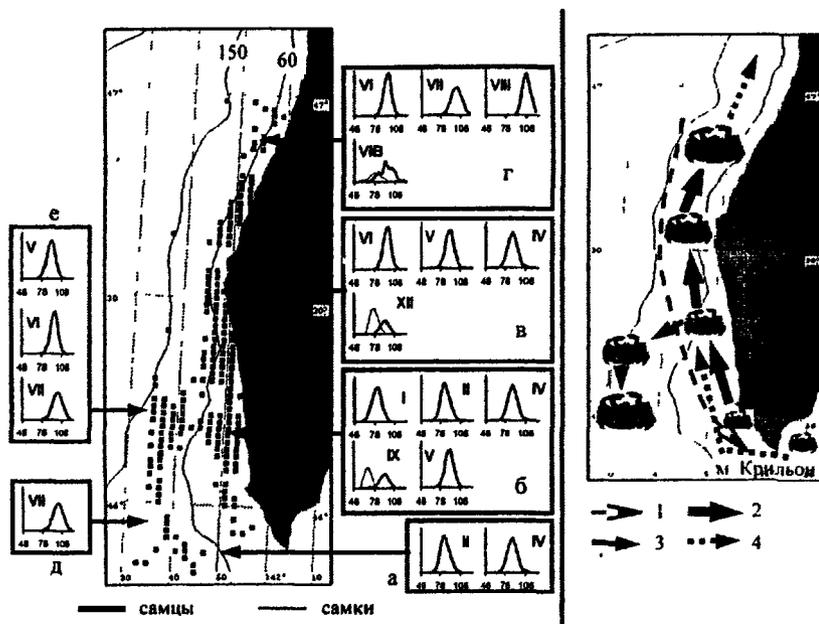


Рис. 6. Функциональная структура западносахалинской с(б)популяции вoppersкого краба. Слева - распределение типов размерной структуры (римские цифры), по оси абсцисс - ШК (мм), по ординат - встречаемость, %. Признаки выделяемых районов: а - нет типов I и IX; б - есть типы I и IX; в - нет типов I, IX, VIB, VII; г - есть типы VIB, VII, д - есть только тип VII; е - отсутствуют типы I-II, IX, XII,

Справа - функциональная структура (по: Буяновский, 2004), 1 - перенос личинок течением; 2 - возрастные миграции самцов и самок на север, 3 - возрастные миграции самцов в глубоководные районы, 4 - предполагаемые миграции.

Весной, на 7-м году жизни молодь выходит в места обитания взрослых крабов в районе $46^{\circ}15'$ с.ш. и, объединившись с ними, формирует типы I и IX. В течение следующего года в возрасте 7+ крабы обитают к югу от $46^{\circ}30'$ с.ш., расширяя занимаемую территорию; сюда же подходят и самцы из залива Анива. Одна часть самцов держится отдельно от других генераций, формируя тип II, а другая часть объединяется с последующей генерацией, участвуя в формировании типа I. После следующей линьки в возрасте 8+ самцы, продолжая расширять занимаемую территорию, формируют типы IV и V: последний возникает на тех участках, где данная генерация обитает совместно с предыдущей. В этом же возрасте они начинают оставлять прибрежные участки южных районов: основная

часть самцов поднимается на север, а небольшая часть уходит на юго-запад, на глубины свыше 70 м. В последующие годы крабы возраста 9+ формируют тип VI, а крабы возраста 10+ вместе с предыдущей генерацией участвуют в формировании типов VII-VIII. В возрасте 11+ они входят в состав этих же типов, объединяясь с последующей генерацией. В это же время и основная часть самок поднимается на север, последовательно формируя типы IB, XI-XII и VIB. В дальнейшем крабы возраста 12+ или уходят на север, рассеиваясь на обширной акватории залива ДеЛангля, или отмирают.

Данные по заливу Анива следует рассматривать как предварительные. Можно предположить, что после линьки в возрасте 6 лет часть крабов уходит в пролив Лаперуза, где пополняет местные группировки; другая часть остается в районе и по мере роста поднимается к северу. Еще одна часть самцов уходит в Татарский пролив, где в возрасте 7 лет объединяется с резидентами (см. выше). В восточной части залива личинки оседают вокруг м. Анива, куда их приносит течение, идущее вдоль восточного Сахалина. Так же как и в западной части в течение первых 6 лет молодь обитает отдельно, а затем объединяется с взрослыми особями и движется на север. В заливе Анива, в отличие от западного Сахалина, крабы старше 10 лет не формируют самостоятельных типов размерной структуры. Скорее всего, это связано с меньшей протяженностью акватории с севера на юг, которая препятствует отделению крабов старшего возраста от более многочисленных представителей средних и младших генераций.

Таким образом, будучи пополняемыми из одного центра, расположенного вокруг мыса Крильон, пространственные группировки волосатого краба западного Сахалина, западной части залива Анива и прилегающей к юго-западному Сахалину части пролива Лаперуза формируют функциональный комплекс субпопуляций (К. Беклемишев, 1969), в котором две последние группировки являются независимыми субпопуляциями, не снабжаемыми взрослыми особями из других районов. В Татарском проливе к югу от мыса Лопатина (46°30' с.ш.) существует полузависимая субпопуляция, которая имеет собственное воспроизводство, но частично пополняется самцами из западной части залива Амина. Группировки, обитающие к северу от 46°30" с.ш., похожи на псевдопопуляцию крупных особей, но наличие здесь еще одного, небольшого, центра воспроизводства (Буяновский, 2004) дает основания считать их зависимой субпопуляцией. Типичные псевдопопуляции, скорее всего, существуют на глубинах свыше 50 м и, возможно, к северу от 47°00' с.ш.

Гребенчатая креветка *Pandalus hypsinotus* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae)

Ведет подвижный образ жизни. Реализация пола протандрическая (Berkely, 1929). Формирование женских гонад начинается раньше окончательного развития вторичных половых признаков, и в популяции существуют переходные особи (интерсексы), с женской половой системой и мужскими вторичными половыми признаками. Личинки пребывают в планктоне около 2 месяцев (Kurata, 1981).

В Татарском проливе гребенчатая креветка обитает вдоль обоих побережий. Взрослые особи отмечены на глубинах 70-500 м на илисто-песчаных и илистых, реже гравийно-галечных грунтах. Молодь обнаружена в прибрежной зоне на глубинах 0.2-55 м (Соколов, 2000). К югу от м. Ламанон (48°45' с.ш. на побережье Сахалина) поселения западной и восточной части пролива разобщены. В западной части они распространяются на юг до м. Золотой (47°25' с.ш.), в восточной - до пролива между островами Сахалин и Монерон (46°30' с.ш.). К северу от м. Ламанон, где максимальные глубины становятся меньше 500 м, западные и восточные поселения формируют единую группировку, распространяющуюся на север до 51°00' с.ш. (Букин, 2001). Районы наиболее плотных скоплений ежегодно варьируют и занимают глубины от 80 до 260 м. Сезонные миграции не выявлены.

Анализ размерного состава позволил выделить 6 возрастных групп с модальной длиной карапакса (в разных выборках) 18, 23-24, 28-29, 36, 40-41 и 45 мм (Буяновский, 2001б; 2004). Первые 3 группы были представлены самцами; в 4-ой группе осенью доминировали переходные особи, а весной - самки с наружной икрой; 5-ая и 6-ая группы были представлены самками с развивающимися гонадами (осенью) и самками с наружной икрой (весной и осенью). Учитывая, что за 2 года средняя длина карапакса креветок увеличивается до 22-24 мм (Соколов, 2000; Букин, 2001), возраст 3 первых групп, определили равным 1+, 2+ и 3+ соответственно. Поскольку вынашивание икры на плеоподах, во время которого самки не растут, длится около 1.5 лет (Букин, 2001; Буяновский, 2004), то 4-ая размерная группа состоит из 2 возрастных классов (4+ и 5+). причем весной оба класса находятся на одной стадии (самки с наружной икрой). Соответственно, в состав 5-ой размерной группы входят возрастные классы 6+ и 7+. Последняя, шестая группа представлена несколькими классами вплоть до 10+ (Букин, 2001).

После выклева личинок в апреле-июне (Табунков, 1982) следует массовая линька, завершающаяся в сентябре (Букин, 2001). Линька самцов младших возрастных групп и отметавших икру самок сопровождается ростом, а линька

самцов старшей возрастной группы - ростом и сменой пола. В этот же период активизируется гаметогенез у самок и переходных особей; максимального объема гонады (внутренняя икра) достигают в ноябре-декабре. Спаривание, вероятно, происходит в зимний период, и после него, в январе-феврале (Буяновский, 2001а), следует нерест- самки откладывают оплодотворенные яйца (икру) на плеоподы.

Сопоставление размерного состава 428 объединенных (см. табл. 2) проб позволило выявить 13 типов размерной структуры. Типы 1, III и V отсутствовали к северу, а типы VIII, IX, X, XI - к югу от 49°00' с.ш. за исключением небольшого района у юго-восточной границы популяции (рис. 7). Тип II был зарегистрирован на севере в 1 пробе (за все время здесь была проанализирована 341 "объединенная" проба). Тип IV был отмечен на севере только весной 1997 г.; тип VI - в разные годы, преимущественно в декабре.

Ни в одном из 3 районов (рис. 7) ни один тип не регистрировали постоянно, и даже в одни и те же сезоны в разные годы они могли не повторяться. В северном (к северу от 49°00') районе в осенне-зимний период в 1996 г. доминировал тип VII, в 1997-98 и 2001 гг. - тип IX, в 1999-2000 и 2002 гг. - тип XI.

Личинки, продуцируемые в начале лета, подхватываются течениями и вовлекаются в существующие круговороты (рис. 7). Молодь оседает в конце лета в прибрежной части пролива (Соколов, 2000).

Судя по полному отсутствию сеголеток и годовиков в уловах, где регистрировали креветок других видов таких же малых размеров, весной-осенью они обитают отдельно от взрослых особей. Скорее всего, они сохраняются на глубинах до 100 м. К декабрю годовики опускаются на глубины около 200 м и вместе с 2-летками участвуют в формировании структуры II шла. Районы их концентрации располагаются к югу от 49°00' с.ш.; здесь креветки сохраняются в течение следующего года, проходят летнюю линьку и вместе с предшествующими поколениями формируют структуру типов III, IV. Начиная с декабря, часть из них отселяется в район 49°00' - 50°00' с.ш., а другая часть остается и уходит в следующем году.

В пользу отселения свидетельствуют: данные мечения, показывающие способность гребенчатой креветки к миграциям (Шмигирилов, Новомодный, 2001); почти полное отсутствие самцов возраста 1+ (тип II) к северу от 49°00'; регистрация иммиграции на контрольных полигонах и виде увеличения численности особей малых размеров. Успешному переносу самцов с юго-востока способствует течение, направленное у островного берега к северу. У материкового

берега оно направлено к югу, но в течение года оно может отклоняться от общей схемы и использоваться креветками для движения на север. В пользу миграций на север вдоль обоих берегов свидетельствует сходство размерного состава креветок в данных районах в одни и те же сезоны (Буяновский и др., 2001)

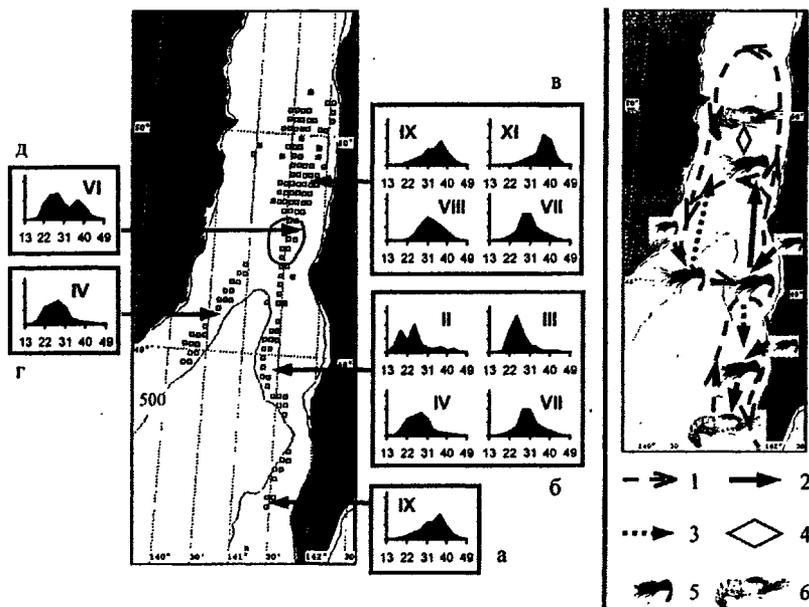


Рис. 7. Функциональная структура популяции гребенчатой креветки в Татарском проливе. Слева - распределение типов размерной структуры (римские цифры); по оси абсцисс - ДК (мм), по ординат - встречаемость, %. Признаки выделяемых районов: а - есть только тип IX; б, г - нет типов VIII-IX, XI, районы б и г разделены естественной преградой; в - нет типов VIII-IX, XI; д - район, где в ноябре-декабре регистрировали трансформацию типа IX в тип VI.

Справа - функциональная структура (по: Буяновский, 2004); 1 - перенос личинок течением; 2 - возрастные миграции; 3 - вероятные возрастные миграции; 4 - рост без миграций; 5 - молодь и самцы; 6 - переходные особи и самки.

В районе между $49^{\circ}00'$ и $50^{\circ}00'$ с.ш. самцы превращаются в самок, не совершая возрастных миграций. Межгодовые колебания численности иммигрантов и их неравномерное распределение по участкам обуславливают формирование разных типов размерной структуры в разные годы. Судя по постепенному замещению типа VII (1996 г.) на тип XI (2002 г.), в последние годы

иммиграция ослабла, что может быть косвенным результатом чрезмерно интенсивного промысла.

В юго-восточной части, к югу от 47° 10' с.ш., существует собственное воспроизводство, и по мере роста креветки смещаются к югу, ближе к о. Монерон. Таким образом, данную группировку можно рассматривать как независимую субпопуляцию. Пополнение поселений, расположенных между 47° 10' и 49° 00' с т. вдоль обоих склонов, может зависеть от личинок, значительная часть которых продуцируется к северу от 49° 00' с.ш. Поселения, расположенные к северу от 49° 00' с.ш., не могут существовать без иммиграции самцов с юга. Следовательно, все эти группировки представляют собой зависимые или полузависимые субпопуляции.

Серый (промежуточный шаровидный) морской еж *Strongylocentrolus intermedius* (Echinodermata, Echinoidea, Strongylocentrotidae)

Взрослые особи и осевшая молодь ведут малоподвижный образ жизни. Особи раздельнополы, половой диморфизм отсутствует. Личинки пребывают в планктоне в течение нескольких недель. На юго-западном побережье Сахалина взрослые ежи отмечены селятся от 46° 25' до 49° 10' с.ш. п вокруг о. Монерон. Обитают на скалах и камнях среди макрофитов и на «голом» грунте, покрытым тонким слоем эпифитов. Горизонтальное распределение пятнистое, поскольку скалы и бенчи, где обитают ежи, прерываются песчаными пляжами и устьевыми участками рек с песчаными и мягкими грунтами. К 1017 от 47° с.ш. морские ежи обитают от верхней сублиторали до глубин 15-25 м, к северу - на глубинах 1-9 м.

Средняя продолжительность жизни морских ежей к югу от 47° с.ш. составляет около 9 лет, а к северу - 10-11 лет. За год они, в среднем, дорастают до 11 мм, а за 9 лет - до 62 мм (Буяновский, 2004). Пространств ценных различий в темпах роста не отмечено.

Сопоставление размерного состава 81 пробы (см. табл. 2) позволило выявить 10 типов размерной структуры (рис. 8). В каждом типе доминировало не менее 2 возрастных классов. Модальный возраст варьировал от 2-3 лет в типе 1 до 9 и более лет в типе 10. В типах 3-4 и 5-6 доминировали одни и те же возрастные классы (4+-5+ и 5+-6+ соответственно); отличия были обусловлены количественным соотношением между ними.

С увеличением средних размеров плотность снижалась. Средняя глубина обитания была минимальной для типов 7-8 (рис. 8). Группировки,

сформированные самыми мелкими особями (тип 1), в разные годы регистрировали в разных районах на глубинах 4-7 м

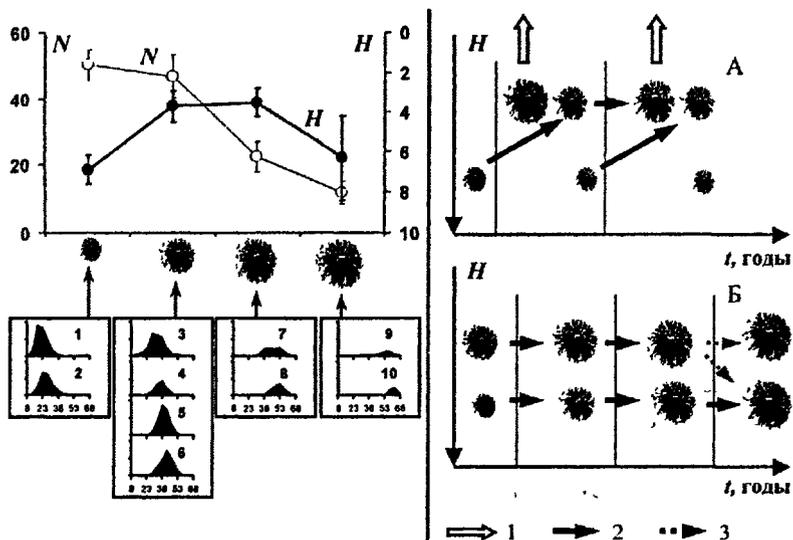


Рис. 8. Функциональная структура популяции серого морского ежа западного Сахалина (по: Буяновский, 2004). Слева - плотность поселения ($N \pm SE$, экз./м²) и глубина обитания ($H \pm SE$, м) типов размерной структуры (указаны цифры на гистограммах), по оси абсцисс - диаметр панциря (мм), по ординат - плотность. Справа - адаптированная схема функциональной структуры. А - при промысле молодь по мере роста поднимается на мелководье. Б - при отсутствии промысла крупные особи занимают весь диапазон глубин и ограничивают пополнение. 1 - промысловое изъятие; 2 - рост; 3 - прекращение роста с возрастом и перемещение на большие глубины.

В 1992 г. при отсутствии промысла морского ежа на западном Сахалине группировка, сформированная крупными особями (тип 9), была отмечена в широком диапазоне глубин от 4 до 15 м. В 1999-2000 г., когда промысел шел уже несколько лет (с 1995 г.), она отсутствовала.

Личинки оседают во второй половине лета. В течение 2 лет молодь населяет укрытия, оставаясь недоступной для водолазной съемки. В начале 3-го года жизни она покидает укрытия и, объединившись с особями возраста 3+, концентрируется на глубинах 5-9 м, формируя поселения типа 1 (рис. 8).

До 4 лет морские ежи обитают глубже 5 м. Их подъему на мелководье может мешать волновое воздействие (Agatsuma, Kawai, 1997) и крупные особи,

концентрирующиеся вблизи ламинарий (Scheibling et al., 1998 и др.). Часть ежей вместе с особями возраста 4+ формирует тип 2, другая часть вместе с особями возраста 2+ формирует тип 1.

В возрасте 4 лет морские ежи начинают подъем на мелководье (глубины 0-3 м), не смешиваясь со старшими генерациями. По мере роста и в зависимости от плотности здесь формируются типы 3-8 (рис. 8). При промысле крупные ежи постоянно изымаются, освобождая участки для новых генераций. В этих условиях типы 9 и 10, представленные наиболее крупными особями, не успевают сформироваться (рис. 8А). Благодаря подъему новых генераций на мелководье, биотопы на глубинах 5-9 м освобождаются, и пополнение происходит регулярно.

При отсутствии промысла все участки на мелководье занимают крупные особи. В этих условиях подъем новых генераций на мелководье прекращается, биотопы на глубинах 5-9 м также оказываются занятыми, и пополнение резко ограничивается (рис. 8Б). Генерации, оставшиеся на глубинах 5-9 м. начинают расти без миграций. Увеличение размеров сопровождается снижением плотности (рис. 8 слева). Вследствие действия этих процессов в широком диапазоне глубин формируется поселения типа 9-10, представленные наиболее крупными особями. Благодаря высокой продолжительности жизни стабильность размерного состава поддерживается за счет относительно небольшого пополнения, как это наблюдали в 1992 г., когда промысел еще не начался.

В зависимости от интенсивности изъятия крупных ежей доля мелких особей, поднимающихся на мелководье, варьирует, вследствие чего в разных районах в одни и те же годы могут доминировать разные размерные группы (регистрироваться разные типы размерной структуры).

Таким образом, функциональную структуру популяции серого морского ежа западного Сахалина в настоящее время определяет промысел. Флуктуации течений (Ebert, Russel, 1988; Morgan et al., 2000a) не оказывают заметного влияния на стабильность пополнения. Промысловое изъятие крупных особей способствует постоянному высвобождению части биотопов, которые заселяются новыми генерациями, и тем самым создаются условия для регулярного пополнения.

Виласина *Vilasina pseudovernicosa* (Bivalvia, Mytilidae)

Взрослые особи ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь биссусом к различным субстратам, преимущественно ризоидам макрофитов. Раздельнополые, половой диморфизм отсутствует. Молодь, вероятно, развивается и кладке, пелагическая стадия короткая или отсутствует (Матвеева,

1979). В ряде районов, особенно на островах, данный вид играет заметную роль в донных сообществах твердых грунтов прибрежной зоны.

На о. Беринга, где было собрано большинство проб, моллюсков отмечали на глубинах 1-30 м. Наиболее высокая плотность зарегистрирована в юго-восточной части острова на скалах, покрытых корковой водорослью *Clathromorphum nereostratum*. В ряде районов моллюски присутствовали в 1986 и отсутствовали в 1991 г. Средняя продолжительность жизни 3-4 года, единично встречаются особи 5-летнего возраста (Буяновски. 2002)

Сопоставление размерного состава 14 проб позволило выявить 3 типа размерной структуры. В типе I доминировали моллюски возраста 1+ и 2+, типе 2 -2+, в типе 3- 1+ и 3+.

Распределение типов не зависело ни от географического положения района, ни от глубины обитания. Зависимость от года проявлялась только как отсутствие типов 2-3 в 1991 г. При отсутствии возрастных миграций, «накопления возрастов» и пространственных различий в темпах роста подобное распределение типов возможно только при локализации пополнения в пределах отдельных участков.

В годы с хорошим пополнением молодь (возраста около 1 года) появляется на большинстве участков, где на следующий год формируется структура типа 1. В годы с плохим пополнением молодь появляется только на сравнительно малом числе участков, где на следующий год формируются типы 1 и 3; на большинстве других участков вследствие отсутствия молоди формируется тип 1.

Вероятно, локализации пополнения способствует приуроченность моллюсков к макрофитам. С одной стороны, ризоиды макрофита имеют ограниченную поверхность, и при наличии моллюсков их заселение новыми генерациями оказывается затрудненным. С другой стороны, макрофиты периодически выбрасываются на берег, и выросшие на их месте новые водоросли заселяются, главным образом, молодь. Таким образом, в одних и тех же биотопах могут сосуществовать разные типы размерной структуры, отличающиеся средним возрастом моллюсков, который, в свою очередь, определяется возрастом макрофита.

ГЛАВА 6. ТИПЫ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ В ЦЕЛОМ

Для характеристики изменчивости размерного состава популяции в целом необходимы сведения о числе типов размерной структуры, доле относящихся к

ним проб (см. табл. 2), распределении типов в пространстве и времени и их трансформациях (глава 4).

При отсутствии пространственной изменчивости размерный состав разных поселений синхронно меняется во времени. В наибольшей степени такому типу изменчивости, *синхронизированному* (рис. 9А), соответствует популяция мидии в лагуне Гладковская.



Рис. 9 Основные типы пространственно-временной изменчивости размерного состава в популяциях морских беспозвоночных. 1 - поселения, размерный состав которых принадлежит к одному из 3 типов; 2 - прочие поселения. Пропущенные ячейки означают отсутствие проб. По оси абсцисс - районы, по ординат - сезоны (или годы).

В популяциях, где в одних и тех же районах в разное время сохраняется один и тот же тип размерной структуры, существует устойчивая пространственная сегрегация между определенными размерными группами (рис. 9Б). В наибольшей степени данному типу изменчивости, *сегрегированному*, соответствуют популяции камчатского и волосатого крабов.

Во многих популяциях одновременно на разных участках и в разное время на одних и тех же участках выявляются разные типы размерной структуры (рис. 9 В), отражая определенные этапы (фазы) развития исследуемых поселений. В наибольшей степени данному типу изменчивости, *фазовому*, соответствует популяция *V. pseudovernicosa*.

Для популяций донных беспозвоночных, где типы размерной структуры или не выявляются, или к ним относится менее половины проб, характерен *хаотический* тип пространственно-временной изменчивости размерного состава. Среди исследованных популяций он не был обнаружен (см. табл. 2), но теоретически его существование возможно.

В природных популяциях на фоне сочетания разных типов изменчивости всегда существует приоритетный, от которого в наибольшей степени зависит

пространственно-временная изменчивость размерного состава, и который можно идентифицировать по ряду признаков (табл. 3). Так для популяций мидии Лвачинской губы, гребенчатой креветки и серого морского ежа, несмотря на элементы сегрегации, приоритетной является фазовость, поскольку нет ни одного типа размерной структуры, который бы постоянно присутствовал в том или ином районе.

Таблица 3. Идентификация основных типов пространственно-временной изменчивости размерного состава популяций морских беспозвоночных

Отношение числа проб, входящих в типы, к общему числу проб	Число типов в популяции в период съемки	Присутствие определенного типа в одном и том же районе	Тип изменчивости размерного состава
До 50%	любое	любое	Хаотический
Свыше 50%	1	любое	Синхронизированный
Свыше 50%	>1	постоянное	Сегрегированный
Свыше 50%	>1	временное	Фазовый

По литературным данным (главы 1, 3) для многих популяций можно предположить существование того или иного типа изменчивости размерного состава. По для доказательства этих предположений необходима первичная информация, которая не содержится в публикуемых гистограммах и графиках.

Знание типов пространственно-временной изменчивости размерного состава имеет большое значение при эксплуатации популяции промысловых видов, так как позволяет выбрать оптимальную модель распределения промыслового усилия и охранных мер. При синхронизированном типе изменчивости объем прогнозируемого изъятия должен быть равномерно распределен по всей территории. При фазовом типе изменчивости следует применять ротацию, когда в разные годы или сезоны эксплуатируемые районы меняются. При сегрегированном типе изменчивости в разных районах должен быть установлен разный режим долговременной эксплуатации - в районах обитания молодежи промысел следует полностью запретить, в то время как в районах обитания взрослых особей его можно усилить; если эти районы населены псевдопопуляцией, в них можно разрешить неограниченный вылов.

Пространственно-временная изменчивость размерного состава популяции зависит, главным образом, от наличия/отсутствия возрастных миграций, локализации главн. пополнения в пространстве, его регулярности во времени, «накопления возрастов», пространственной изменчивости темпов роста (главы 1, 3,5). Результаты моделирования их влияния на размерный состав, литературные и оригинальные данные (Буяновский, 2004) показали (рис. 10), что, во-первых, одни

и те же процессы могут обуславливать формирование разных типов изменчивости, во-вторых, противоположные процессы (наличие/отсутствие) могут обуславливать формирование одних и тех же типов изменчивости, и, в-третьих, сочетания процессов для каждого типа специфичны. Следовательно, определив тип изменчивости по данным о размерном составе и располагая информацией о некоторых процессах, можно реконструировать остальные. Например, согласно таблице 3, изменчивость размерного состава популяции мидии лагуны Гладковская (о. Медный) соответствует синхронизированному типу. Размерный состав отдельных проб показывает отсутствие пространственной локализации пополнения, и, следовательно, согласно рис. 10, пространственная изменчивость темпов роста для данной популяции не характерна.

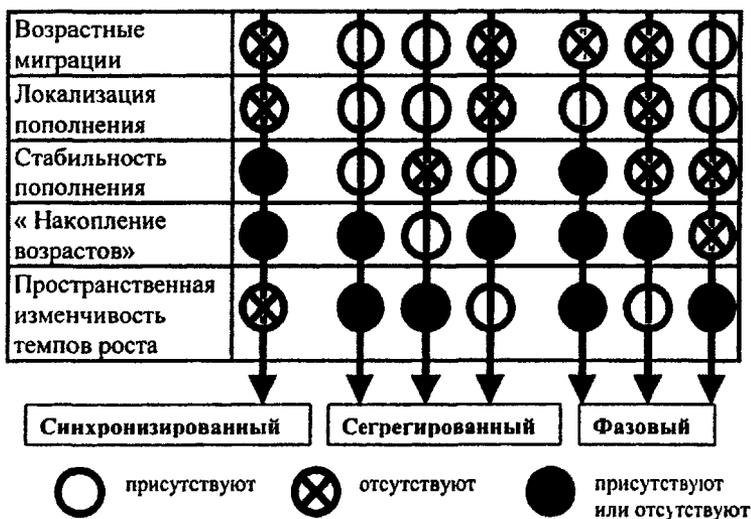


Рис. 10. Основные процессы, определяющие типы пространственно-временной изменчивости размерного состава популяции. При прочих сочетаниях формируется хаотический тип изменчивости

Во всех исследованных популяциях (кроме мидии с о. Медный) изменчивость размерного состава была связана с пространственной локализацией пополнения, проявляющейся или как зональная сегрегация, или как мозаичная флуктуация. Зональная сегрегация, когда районы пополнения из года в год остаются одними и теми же, свойственна только подвижным животным; она определяется наличием устойчивых течений. Мозаичная флуктуация, когда

районы пополнения ежегодно меняются, не зависит от подвижности животных и определяется отрицательными взаимодействиями между взрослыми особями и молодью. И мозаичная флуктуация, и зональная сегрегация участвуют в обеспечении стабильности пополнения популяции, снижают остроту внутривидовой конкуренции и, вероятно, их можно рассматривать как механизмы устойчивости популяции в целом.

Предложенный в данной работе единый подход к анализу изменчивости размерного состава морских донных беспозвоночных основан на естественном членении популяции и последующем изучении взаимодействия между выделенными частями. Типы размерной структуры, маркирующие границы районов и сезонов, выявляются как результат прямого обобщения эмпирических данных без их предварительной подгонки под заранее заданные схемы (математические функции, диапазоны изменчивости факторов, заранее очерченные районы и т.д.). И поскольку природная популяция всегда сложнее схем, данный подход позволяет объяснить многие явления, которые в эти схемы не укладываются: достоверные различия в размерном составе проб при близких параметрах математических функций (внешнем сходстве гистограмм); ограниченное в пространстве и (или) времени влияние на размерный состав того или иного фактора среды; различия в размерном составе проб с одного участка и (или) его сходство в пробах их разных районов. Путем сведения множества первичных гистограмм к ограниченному числу типов размерной структуры, подход позволяет преодолеть сложность интерпретации результатов, возрастающую вместе с увеличением количества данных. Тем самым, огромный материал, накопленный с середины 1990-х гг., и используемый весьма ограниченно, может быть вовлечен в популяционные исследования.

ВЫВОДЫ

1. Для популяций двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных разработана единая методика выявления типов размерной структуры на основе сравнения размерного состава проб и выделения повторяющихся групп. Размерный состав большинства проб относится к одному из типов размерной структуры. При единых методах сбора число типов конечно и значительно меньше числа проб, по которым оно выявляется.

2. Типы размерной структуры характеризуются компактным распределением в пространстве, относительной стабильностью во времени и новгоряемостью на одних и тех же участках после исчезновения. Каждый тип

характеризует устойчивую пространственно обособленную внутрипопуляционную группировку, в основе существования которой лежат положительные и отрицательные взаимодействия между особями разных размеров.

3. На основе единого подхода к анализу пространственно-временной изменчивости размерного состава установлена функциональная структура ранее не исследованных промысловых популяций. Структура западносахалинской субпопуляции четырехугольного волосатого краба определяется возрастными миграциями, которые у самцов направлены на север и запад, у самок - на север. Структура популяции гребенчатой креветки Татарского пролива определяется иммиграцией самцов из южных районов на север. Структура западносахалинской популяции серого морского ежа определяется возрастными миграциями поперек изобат на мелководье и пространственной локализацией пополнения, которая зависит от интенсивности промыслового изъятия.

4. В исследованных популяциях выявлено 3 типа изменчивости размерного состава: синхронизированный (мидия о. Медный), сегрегированный (камчатский и волосатый крабы) и фазовый (мидия Авачинской губы; гребенчатая креветка, серый морской еж, виласина). Типы изменчивости являются свойством системы популяционного уровня: в популяциях одного вида могут регистрироваться разные типы, в популяциях разных видов - одни и те же типы изменчивости. Каждый тип изменчивости отличает определенное, характерное только для него, сочетание наличия/отсутствия: возрастных миграций, пространственной локализации пополнения, его стабильности во времени, «накопления возрастов», пространственных различий в темпах роста.

5. Пространственная локализация пополнения реализуется или как мозаичная флуктуация, или как зональная сегрегация. Зональная сегрегация свойственна только подвижным животным; она определяется наличием устойчивых течений. Мозаичная флуктуация не зависит от подвижности животных и определяется отрицательными взаимодействиями между взрослыми особями и молодью.

6. На ранних этапах развития поселения пополнение, как правило, стабильное. В дальнейшем уровень стабильности пополнения зависит от дефинитивных размеров животных и снижается с их увеличением. Это связано с отрицательными взаимодействиями между взрослыми особями и молодью (конкуренцией, каннибализмом) или с их пространственной сегрегацией.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Монографии:

Буяновский А.И. 1994. Морские двусторчатые моллюски Камчатки и перспективы их использования. М.: ВМИРО. 99 с.

Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двусторчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М.: ВНИРО. 306 с.

Статьи:

Ошурков В.В., Буяновский А.И. 1986. Распределение и экология съедобной мидии на шельфе юго-восточной Камчатки // Биология моря. (4). С. 21-29.

Буяновский А.И. 1987а. Особенности размножения и роста мидии *Mytilus edulis* L. юго-восточной Камчатки // Биология объектов марикультуры: Экология и культивирование беспозвоночных и водорослей. М.: Ин-т океанологии АН СССР. С.25-32.

Ошурков В.В., Буяновский А.И. 1987. Распространение и экология двусторчатых моллюсков сем. Mytilidae на мелководье юго-восточной Камчатки // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. Л.: Наука. С. 125-126.

Ошурков В.В., Блинов С.В., Буяновский А.И., Кашин И.А., Комиссаренко О.Г., Балагурова Н.К., Масленников С.И. 1989. Структуры поселений, распределение и запасы съедобной мидии в Авачинской губе // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 15-29.

Буяновский А.И. 1989. Изменение аллометрических соотношений у мидии *Mytilus edulis* в Авачинской губе // Там же. С. 30-38.

Буяновский А.И. 1990а. Экология личинок и оседание молоди тихоокеанской мидии в Авачинской губе (Восточная Камчатка) // Биология моря. (4). С. 16-22.

Буяновский А.И. 1990б. Возрастная структура поселений и рост тихоокеанской мидии у юго-восточной Камчатки и Северных Курильских островов // Биология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 53-59.

Буяновский А.И. 1991. Основные типы мидиевых поселений на побережье Восточной Камчатки и Командорских островов // Доклады АН СССР. 318 (2). С. 496-499.

Переладов М.В., Сидоров К.С., Буяновский А.И., Черенкова Н.Л. 1991. Динамика донных биоценозов лагуны Гладковская // Природные ресурсы Командорских островов (чапасы, состояние, вопросы охраны и использования). М.: МГУ. С. 185-199.

Буяновский А.И. 1992а. Экология брюхоногого моллюска *Nucella freycinetii* (Prosobranchia, Thaididae) в связи с его питанием мидией на литорали острова Атласова (Северные Курильские острова) // Зоологический ж. 71 (2). - С. 17-22.

Буяновский А.И. 1992б. Экология мидии *Mytilus irossuhts* (Bivalvia, Mytilidae) в связи с ее выеданием нуцеллой *Nucella freycinetii* (Gastropoda, Prosobranchia) на литорали о-ва Атласова (Северные Курильские о-ва) // Зоологический ж. 71 (3). С. 132-135.

Буяновский А.И. 1992в. Двухлетний цикл мидиевого поселения в лагуне Гладковская (Командорские острова, остров Медный) // Зоологический ж. 71(11). С. 5-11.

Буяновский А.И. 1992г. Морфологическая изменчивость раковины мидии *Mytilus irossulus* (Gould) в зависимости от условий обитания // Ruthenica. 2 (2), 105-110.

Буяновский А.И. 1996а. Структура и динамика поселений мидии *Afytin trossulus* (Bivalvia, Mytilidae) в обрастании Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоологический ж. 75(1). С. 28-34.

Буяновский А.И. 1996. Бимодальное и асимметричное распределение в размерной структуре однолетних поселений мидии *Mytilus trossus* (*Bivalvia*, *Mytilidae*) // Зоологический ж. 75 (7). С. 978-984.

Буяновский А.И. 1999а. Динамика плотности, размерная структура и рост личинок двусторчатых моллюсков в лагуне Гладковская (о. Медный. Командорские острова) // *Ruihcnica*. 9(2). С. 155-162.

Переладов М.В., Буяновский А.И., Милютин Д.М., Огурцов А.Ю., Мельников А.А. 1999. Некоторые аспекты распределения и биологии камчатского и волосатого крабов в прибрежной зоне Юго-Западного Сахалина // Прибрежные гидробиологические исследования (сборник научных трудов). - М: ВНПРО. - С. 75-108.

Буяновский А.П., Сергеева З.М., Милютин Д.М., Садыхова И.А., Тальберг Н.Б., Зубаревич В.Л. 1999. Распределение и биология гребенчаюна креветки в Татарском проливе в 1996-97 п. // Там же. С. 109-125.

Буяновский А.П., Вагин А.В., Полонский В.Е., Сидоров Л.К. 1999. О некоторых особенностях экологии камчатского и синего крабов в районе северо-западной Камчатки // Там же. С. 126-142.

Буяновский А.И. 1999б. К экологии морского гребешка в западной части Берингова моря // Там же. С. 184-190.

Буяновский А.П. 2001а. К сезонным изменениям в популяции гребенчатой креветки, *Pandalus hypsinolus* (*Decapoda*, *Pandalidae*) в Татарском проливе (Японское море) // Зоологический ж. 80 (2). С. 165-169.

Буяновский А.И. 2001б. К оценке возрастной структуры популяции гребенчатой креветки, *Pandalus hypsinotus* (*Decapoda*, *Pandalidae*) в Татарском проливе (Японское море) // Зоологический ж. 80 (4). С. 398-402.

Буяновский А.И., Новомодный Г.В., Шмигирилов А.П. 2001. К пространственной структуре популяции гребенчатой креветки *Pandalus hypsinolus* Brandt в Татарском проливе // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: ВНИРО. С. 216-226.

Буяновский А.И. 2002. Структура поселений и распределение моллюсков родов *Musculina* и *Hasina* (*Bivalvia*, *Mytilidae*) в прибрежной зоне Восточной Камчатки и прилежащих островов // Зоологический ж. 81 (8). С. 917-925.

Буяновский А.И. 2005. Пространственно-временная изменчивость размерного состава и особенности эксплуатации популяций промысловых беспозвоночных прибрежной зоны // Труды ВНИРО. 144 (в печати)

Бажин А.Г., Буяновский А.П. 2005. К пространственной структуре поселений бершиономорского гребешка *Chikima behringiana* (*Bivalvia*, *Pectinidae*) в западной части Берингова моря // Труды ВНИРО. 144 (в печати).

А.И. Буяновский

Подп. в печать 18.01.05 Объем 2,75 п.л. Тираж 150 экз. Заказ 5

ВНИРО. 107140, Москва, В. Красносельская, 17

16 FEB 2005



1723