

Зоологический институт Российской Академии Наук

На правах рукописи

**Максимович  
Николай Владимирович**

**О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ**

00.03.18 - Гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ**

2004 г.



2006-4  
4684

Зоологический институт Российской Академии Наук

На правах рукописи

**Максимович  
Николай Владимирович**

**О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ**

00.03.18 - Гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ**

2004 г.

2136442

2

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии  
Санкт-Петербургского государственного университета

Официальные  
оппоненты:

доктор биологических наук, В.Я. Бергер  
доктор биологических наук, Л.А. Кудерский  
доктор Биологических наук, В.М. Брызгин

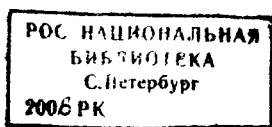
Ведущее учреждение: Московский государственный университет

Защита состоится "14" 04 2004 г в 14 часов на заседании  
Специализированного совета Д 002.223.02 по защите диссертаций на  
соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН  
по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического  
института РАН

Автореферат разослан "3" 03 2004 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета,  
кандидат биологических наук Т.Г. Лукина



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) широко распространены в Мировом океане. В верхних отделах бентали материковой отмели их массовые формы определяют условия биоседimentации и биологического самоочищения вод, кормовую базу рыб и, в целом, промысловую значимость акваторий. Немалая часть количественных гидробиологических исследований в 20-м веке была выполнена на примере естественных и искусственных популяций *Bivalvia*. Однако ни ширина фронта таких исследований, ни глубина изученности отдельных массовых и промысловых таксонов не привели к созданию целостных представлений о механизмах пространственно-временной организации их популяций. Проблема здесь не только в неоднозначности представлений о видовой популяции как о биологическом феномене и субъекте непосредственных практических экологических исследований (Алтухов, 1997), но и в том, что изучение отдельных сторон популяционной экологии моллюсков производится на методически очень разной базе и, следовательно, разными учеными. Синтетический подход к анализу экологических свойств двустворчатых моллюсков, достигнутый в ряде последних специальных монографий (см., например, Касьянов, 1989), недостаточен для построения модели жизненного цикла морских двустворчатых моллюсков в рамках конкретной популяции, как элемента макроструктуры вида - самоорганизующейся и самовоспроизводящейся системы. Именно такая биосистема в диссертации обозначена как популяция, и анализ ее свойств составляет главный предмет всего исследования. Видовые агрегации особей в типичных местообитаниях - объекты прямого изучения, определены как поселения.

Цель и задачи исследования Основная идея работы - реализация комплексного подхода в количественной оценке закономерностей воспроизводства популяций морских двустворчатых моллюсков, а ее цель можно определить как изучение механизмов гомеостаза популяций двустворчатых моллюсков. Как приоритетные направления работы следует выделить изучение:

1. Пространственно-временной неоднородности поселений двустворчатых моллюсков по показателям обилия, возрастной структуры, скорости роста и смертности особей в генерациях - как основы для создания представлений о механизмах организации субпопуляционных биосистем;

2. Параметров репродуктивного цикла массовых видов моллюсков в типичных поселениях - как основы для описания популяционных эффектов их нерестовой активности;

3. Структуры и динамики скоплений личинок моллюсков - как основы для анализа закономерностей пополнения поселений молодью;

4 Структуры ресурсов бентосных и пелагических гемипопуляций двустворчатых моллюсков губы Чупа (Белое море) - как основы для создания модельных представлений о количественных закономерностях воспроизводства их популяций

Таким, образом, основные элементы актуальности темы диссертации связаны с разработкой вопросов методологии изучения биоразнообразия в морской биологии и соотношения случайности и закономерности в организации популяций морского бентоса.

Новизна исследований. Новизна полученных результатов определена комплексностью подхода к изучению жизненных циклов массовых видов моллюсков и опорой на многолетние ряды наблюдений. Как основное ее достижение следует рассматривать вклад в решение фундаментальных вопросов экологии морских двустворчатых моллюсков. На основе результатов проведенных исследований, впервые:

1 - описана специфичность субпопуляционных групп бентоса и меропланктона как объектов прямых экологических исследований;

2 - создан метод статистического анализа различий поселений долгоживущих гидробионтов по характеру их роста;

3 - описаны основные механизмы организации поселений массовых видов морского бентоса;

4 - предложена система понятий для описания структуры видовых скоплений личинок моллюсков в акваториях;

5 - обоснованы различия в трактовках популяции (субвидового изолята) и поселения - субпопуляционной системы и объекта прямых исследований в экологии;

6 - предложена концепция репродуктивного цикла популяции для описания этапов воспроизводства популяций организмов морского бентоса, как самовоспроизводящихся систем;

7 - построены блок-схемы количественных закономерностей воспроизводства популяций *Mytilus edulis* L. и *Mya arenaria* L. в губе Чупа Белого моря.

- Положения, выносимые на защиту, можно сформулировать следующим образом.

1. Поселения (локальные популяции) организмов макробентоса относятся к специфичным водным биосистемам. Они не способны к самовоспроизводству и отличаются крайне высокой неоднородностью и динамичностью показателей структуры.

2. Популяции (элементы макроструктуры вида) и поселения (элементы в организации популяции) различаются по свойствам как биосистемы, и методологически - как объекты исследования.

3. Популяции морских двустворчатых моллюсков с пелагической стадией в онтогенезе модельно можно дифференцировать не только по

структуре бентосных гемипопуляций, но и по структуре планктонных гемипопуляций

4 Предложена концепция репродуктивного цикла популяции, как основа для создания статистических моделей количественного воспроизводства популяций долгоживущих видов морских *Bivalvia* с пелагической стадией в онтогенезе.

Практическое значение работы Результаты исследования важны для развития методологии популяционного анализа бентоса и меропланктона. Они могут быть использованы в целях марикультуры, биоиндикации и рационального использования популяций массовых и промысловых видов морских двустворчатых моллюсков. Представленные в работе методические решения и синтетические конструкции закономерностей организации популяций и поселений морских *Bivalvia* могут быть полезны в разработке практических и лекционных курсов в ВУЗах страны, на кафедрах которых есть специализации в области гидробиологии и зоологии. Материалы диссертации уже легли в основу специальных курсов на кафедре ихтиологии и гидробиологии: "Репродуктивная экология морского бентоса" и "Продукционный анализ бентос".

Апробация работы Результаты диссертации и ее основные положения были представлены на: Региональном совещании "Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря" Апатиты, 1973; "1-м Съезде Советских океанологов". Москва, 1977; Конференции "Теоретические и методологические основы комплексного изучения и освоения шельфов". Л., 1978, Международной конференции «Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов» Л., 1978; I, IV и XIV Всесоюзных совещаниях по изучению моллюсков. Л., 1979, 1987, 2000 гг; Совещании "Промысловые моллюски мидии и их роль в экосистемах Л., 1979, Совещании "Морфология, систематика, филогенез и экогенез двустворчатых моллюсков". М., 1984, Всесоюзной конференции по рациональному использованию биологических ресурсов окраинных и внутренних морей СССР М., 1989, Конференции "Научно-технические проблемы марикультуры в стране" Владивосток, 1989; Конференции "Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы" Мурманск, 1990; 28th European marine Biology Symposium "The biology and ecology of shallow coastal waters". Greece, 1993; "Russian-Norwegian Workshop" St.-Petersburg, 1995; "4th international Symposium on model estuaries" IFREMER Nantes, 1995, Совещании "Long-term changes in Mar. ecosyst France Arcachon, 1995; "25th annual symposium of the Estuarine and Coastal Sciences Association. Dublin (Ireland), 1995, "BMB 15 and ECSA 27 Symp. Mariehamn, Aland (Finland), 1997; Международной конференции "Экологические исследования беломорских организмов". МБС (ЗИН РАН), 1997; "7-й и 8-й ежегодных научных конференциях СПбГУ "21 век: Молодежь, образование, экология, ноосфера" СПб, 2000, 2001; I – VII

Региональных конференциях "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (1985 -1998), Конференции "Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986; Конференции "Экология популяций". Свердловск, 1988, 31 Европейском симпозиуме по морской биологии Санкт-Петербург, 1996; I - V научных сессиях Морской биологической станции СПбГУ СПб, 2000 - 2004 гг.; научных семинарах лабораторий морских исследований (1980, 2001 г), Морская биологическая станция (2000, 2001 гг) и пресноводной и экспериментальной гидробиологии (2001 г.) ЗИН РАН

Структура и объем диссертации. Рукопись объемом 436 стр состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и списка цитированной литературы. Содержание работы изложено на 270 стр машинописного текста. Исходные данные и результаты их обобщения иллюстрированы 82 рисунками и 49 таблицами. Список цитированной литературы включает 379 наименований, 176 из которых - на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в акваториях Белого, Баренцева, Балтийского, Восточно-Сибирского и Японского морей в ходе наблюдений за 300 бентосными поселениями моллюсков, относящихся в общей сложности к 23 широко распространенным видам морских двустворчатых моллюсков. Большая часть исследований, в том числе модельные построения и экспериментальные работы, проведены в Кандалахском заливе Белого моря. В частности, сезонные и многолетние исследования осуществлены в акваториях Керетского архипелага на примере 13 поселений 9 массовых в Белом море видов *Bivalvia* [(*Macoma balthica* L., *Mytilus edulis* L., *Mya arenaria* L., *Macoma calcarea* (Chemnitz), *Arctica islandica* L., *Musculus niger* (Gray), *Serpipes gröenlandicus* Brigiuiere, *Yoldia amygdalea hyperborea* Torell, *Portlandia arctica* (Gray)].

В основу диссертации положены результаты гидробиологических исследований, выполненных как автором, или при его участии, так и сборы экспедиций лаборатории морских исследований Зоологического института РАН и лаборатории динамики морских экосистем Института биологии моря ДВО РАН<sup>\*\*\*</sup>. Комплексность исследований, необходимая для решения задач диссертации, достигнута при изучении нескольких широко распространенных

---

<sup>\*\*\*</sup> Автор благодарен проф. А.Н. Голикову, д.б.н. А.И. Кафанову и д.б.н. В.С. Левину за предоставление возможности участвовать в работе и использовать материалы 7 экспедиций (1967-1987 гг.) в акваториях Белого, Баренцева, Восточно-Сибирского и Японского морей, а также сотрудников и студентов СПбГУ за помощь в сборе и обработке материалов беломорских экспедиций кафедры ихтиологии и гидробиологии



видов беломорских *Bivalvia* с пелагической личинкой в онтогенезе Изучение их жизненных циклов проведено на основе анализа: показателей возрастной структуры поселений (Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; 1992; 1993; Максимович и др., 1993; Герасимова, Максимович, 2000), годового репродуктивного цикла и индивидуальной плодовитости особей (Максимович 1978а, 1985а, 1985б; Максимович, Герасимова, 1997; Максимович, Загородняя, 2000), линейного роста моллюсков в разных условиях (Максимович, 1989б, Максимович, Лысенко 1986, Голиков и др., 1988; Алимов и др., 1990, Максимович, Герасимова, Кунина, 1992; Максимович, 1995, Гагаев и др., 1994, Antsulevich et al., 1999; Vuorinen et al., 2002), структуры скоплений их планктонных личинок (Максимович, Ведерников, 1986; Кулаковский и др., 1988, Максимович, Шилин, 1990, 1991; 1997)

При сборе и обработке планктонных и бентосных материалов использованы классические процедуры количественных исследований в гидробиологии и стандартные подходы к анализу популяционных показателей моллюсков Возраст моллюсков определен по меткам сезонной остановки роста Верификация цены годового кольца у особей произведена по данным долговременных наблюдений за возрастной структурой поселений, а у *M. edulis* и *M. balthica*, также экспериментально (Максимович, Чемоданов, 1986; Максимович и др., 1991; Сухотин, Кулаковский, Максимович, 1992; Sukhotin, Maximovich, 1993) Для сравнительного анализа поселений моллюсков по скорости роста особей предложен метод статистического сравнения кривых линейного роста (Максимович, 1989а; 1990) В остальном статистическая обработка данных проведена по общепринятым алгоритмам (Elliott, 1977; Лакин, 1986; Методы изучения двустворчатых моллюсков, 1990; Максимович Погребов, 1986)

## ГЛАВА II РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Популяции организмов морского бентоса топически дифференцированы очень по-разному У видов *Bivalvia* с пелагической стадией в онтогенезе они явным образом распадаются на гемипопуляции (Беклемишев, 1964) - бентосные и пелагические макросистемы На практике именно бентосные гемипопуляции обычно и рассматриваются как собственно популяции Необходимо еще раз подчеркнуть, что в рамках данной работы принято, что популяции занимают относительно большие пространства и не могут быть объектами прямых наблюдений Как таковое обозначено поселение - скопление особей изучаемого вида в пределах характерного местообитания с относительно высокими показателями обилия В данном случае имеется в виду величина плотности поселения вида, допускающая проведение надежного учета моллюсков выборочным методом У массовых видов морских двустворчатых моллюсков такие поселения, как правило, отграничены друг от друга по показателям гидрологических условий и

геоморфологии бентали местообитания и (или) по резкому изменению плотности поселения изучаемого вида.

Для достижения корректности в описании свойств популяции по данным полевых наблюдений необходимо решить вопрос: насколько структура поселений показательна для формирования представлений о структуре популяций? Для этого следует определить степень неоднородности поселений вида по характеристикам обилия, возрастной структуры и важного для понимания механизмов формирования ее показателей - режима пополнения поселений молодью, а также скорости роста и динамики численности особей

#### Неоднородность структуры поселений моллюсков

Поселения разных видов моллюсков очевидным образом дифференцированы по показателям структуры. Причем наибольшее варьирование величин обилия моллюсков одного вида в разных местообитаниях характерно для предпочитаемых ими глубинных зон (=термогалинных условий) (Голиков и др., 1985; Голиков, Максимович, Сиренко, 1988; Максимович, 1985б; Гагаев и др., 1994) (рис. 1). Наряду с показателями плотности и биомассы в типичных местообитаниях моллюсков существенным образом меняются также размерная структура, и возрастной состав поселений (Матвеева, Максимович, 1977; Луканин, Ошурков, 1981, Голиков и др., 1985, Голиков, Максимович, Сиренко, 1988; Луканин и др., 1990; Максимович и др., 1991, 1992, 1993; Гагаев и др., 1994, Герасимова, Максимович, 2000). Очевидно, что значительную вариацию возрастного состава изученных поселений (Табл. 1) следует рассматривать как одно из неизбежных (точнее исходных) условий формирования неоднородности показателей обилия видов в местообитаниях.

Особенности формирования возрастной структуры поселений моллюсков были изучены в акваториях Керетского архипелага (Белое море) в ходе долговременного мониторинга. При этом для литоральных видов были получены ряды, соизмеримые по длине с длительностью жизненных циклов моллюсков: от 7 - 8 лет у *M. balthica* до 10 - 17 лет у *M. edulis* и *M. arenaria*. Наблюдения в сублиторали охватывают более краткие промежутки времени (4 - 6 лет для большинства видов, 13 лет для *A. islandica*), однако составляющие не менее половины продолжительности их жизни, от 8 лет (*P. arctica*) до 17 лет (*A. islandica*).

Как характерную черту динамики поселений большинства из изученных видов следует выделить выраженное отсутствие стабильности показателей возрастной структуры поселений. Это проявляется, прежде всего, в значительности межгодовых колебаний плотности сеголеток в поселениях моллюсков: в местообитаниях на протяжении нескольких лет доминируют особи 1 - 3 возрастных групп (*M. edulis*, *S. gr enlandicus*, *Y. a. hyperborea*, *M. calcarea*, *M. balthica*, *M. arenaria*), а появление в поселениях значительного количества сеголеток часто сочетается с элиминацией особей прежде

Рис 1 Превышение величин обилия моллюсков в типичных поселениях относительно средних показателей

Организмы	n	N, экз./м кв.		B, экз./м кв.	
		N ср. (100%)	→	B ср. (100%)	→
<i>N pernula</i>	17	21		6	
<i>P. arctica</i>	3	100		20	
<i>M edulis</i>	115	1480		356	
<i>M discors</i>	18	33		20	
<i>M laevigatus</i>	12	150		45	
<i>H.squamula</i>	7	20		2	
<i>T borealis</i>	18	30		30	
<i>E elliptica</i>	16	36		9	
<i>N montagu</i>	11	15		5	
<i>H arctica</i>	12	18		10	
<i>C ciliatum</i>	8	23		5	
<i>M balthica</i>	24	88		24	

Примечания: n - число поселений, N ср - средняя плотность и B ср - средняя биомасса поселений

Характер варьирования величин обилия бентосных поселений широкораспространенных видов *Bivalvia* в толерантном для них диапазоне термо-галинных условий (глубин) соответствует примерно такой схеме

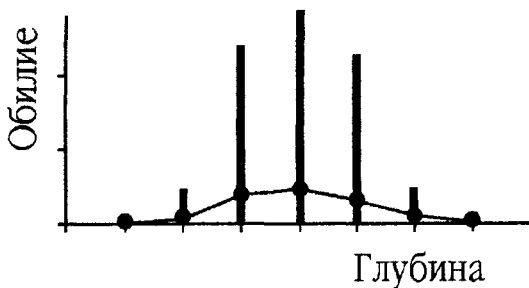


Табл. 1 Показатели возрастной структуры типичных поселений двусторчатых моллюсков в акваториях Керетского Архипелага (Белое море) в разные даты наблюдений в пределах одного местообитания

Организмы	Показатели						
	n	L <sub>max</sub>	T <sub>max</sub>	T1	T2	Tn	R
<i>Y.a. hyperborea</i>	4	34	8+	6-8	1-3	-	4-5
<i>P. arctica</i>	5	16	6+	6-7	1	2	-
<i>M. edulis</i>	4	56	12+	8-12	1-2	1	5-6
<i>M. edulis</i> (аквакультура)	346	93	9+	1-6	3-4	12	-
<i>M. niger</i>	4	37	10+	8-10	1-2	2	-
<i>S. gröenlandicus</i>	5	46	9+	4-6	1-6	-	4-5
<i>M. balthica.</i>	36	14-19	6+-8+	3-7	1-5	10	4-5
<i>M. calcarea</i>	16	29	7+	2-8	1-5	8	2-3
<i>M. arenaria</i>	31	49-79	17+	1-13	3-10	-	16-17
<i>A. islandica</i>	8	40-53	13+	10-11	1-6	3	-

Примечания: n - количество наблюдений; T<sub>max</sub> - наибольший отмеченный возраст; T1 - число одновременно представленных в поселении генераций; Tn - число наблюдений с полным возрастным рядом; R - ритмичность повторяемости возрастной структуры. T2 - число отсутствующих генераций.

доминирующих генераций (*M edulis*, *M arenaria*, *S gröenlandicus*, *Y a hyperborea*) Наименее выраженная межгодовая вариация показателей структуры отмечена в поселениях *M balthica*, *P arctica* и *M niger* Однако только в поселениях первых двух видов сеголетки по плотности всегда преобладали над численностью остальных генераций, а в поселении *M niger* в каждый момент наблюдений отдельные генерации представлены практически в равной степени Относительно низкая вариация показателей размерной структуры характерна и для поселений некоторых видов с постоянно низкой представленностью сеголеток (*A. islandica* и *M calcarea*)

Явление неоднородности структуры популяций организмов морского бентоса хорошо известно Это связывают с разными причинами, но, главным образом, с режимом пополнения молодью (Пианка, 1981; Жаков, Меншуткин, 1982; Касьянов, 1989, Markl, 1984, Holland, 1985) и эффектами конкуренции как межвидовой (Seegerstrale, 1961; 1962; Brock, 1980; Commito, 1982; Bachelet, 1986), так и внутривидовой (Woodin, 1976; Williams, 1980; Griffiths, 1981; Moller Rosenberg, 1983; Moller, 1986; Josefson, 1982; Максимович, 1989а Olafsson, 1989) Возникающие в результате колебаний в уровне ежегодного пополнения молодью могут приводить к выраженной периодичности в изменении характеристик структуры поселений гидробионтов (Садыхова, 1982; Луканин и др., 1986а, Селин, 1995, Glude, 1954; Beukema, 1982, Goshima, 1982) Для бентосных беспозвоночных описаны 6 - 7 летние и 10 - 11 летние циклы развития поселений (Селин, 1995; Gray, 1977, Gray, Hartvig, 1983; Powell, Hays, 1985) По нашим данным продолжительность перерывов (или периодов с низким уровнем пополнения молодью) составила 2 - 3 года в поселении *M. calcarea*, 3 - 4 года в поселениях *M edulis* и *M calcarea*, 4 - 5 лет в поселениях *Y hyperborea*, *M balthica* и *S gröenlandicus* (Табл 1) Крайний вариант нестационарности возрастной структуры характерен для поселений *M arenaria*, представленных на протяжении многих лет практически особями только одной генерации. Похоже, что поселениям *M arenaria* в Белом море вообще не свойственна разновозрастная структура (Герасимова, Максимович, 2002), и наиболее подходящая для них модель это модель динамики развития генерации В этой связи важно подчеркнуть, что личинки *M edulis*, *M arenaria* и *M. balthica* были отмечены в планктоне в значительном количестве во все годы наблюдений (Максимович, Шилин, 1987; 1991, 1993; 1997) В динамике численности в Белом море поселений этих трех видов как наиболее надежное свидетельство успеха пополнения их молодью следует воспринимать плотность поселения ювенилов - особей генерации прошлого репродуктивного сезона Именно они наиболее адекватно отражают режим собственно пополнения поселений Эффекты оседания личинок и формирования спата гораздо менее показательны в этом смысле, поскольку наибольшая (иногда тотальная) смертность ювенилов происходит именно в первую зиму (Максимович, 1985, Максимович и др., 1993; Максимович,

Сухотин, 2001) Получается, что в Белом море важным обстоятельством в успехе формирования молодой генерации литоральных видов двустворчатых моллюсков является гидрологический режим зимы. В частности речь может идти о ледовом режиме, играющем важную роль в жизни литоральных *Bivalvia* (Kühl, 1951).

Отмеченные случаи относительно высокой стабильности возрастной структуры поселений в течении ряда лет, могут быть определены как эффекты очевидно ежегодного пополнения молодью (*M. balthica*, *P. arctica* и *M. niger*), или возможным пополнением поселений ювенилами из "детских садов" (*A. islandica*, *M. calcarea*). Однако специальные исследования в мелководной части биотопов не привели к ожидаемым находкам большого числа ювенилов. Как предположение о причинах выявления при этом устойчивости показателей размерной структуры в динамике поселений можно выделить фиксацию размерных показателей модальной группы особей нескольких старших возрастов. При низкой скорости роста и смертности таких особей в течение ряда лет эффекты смещения модального размера особей были определены только по результатам выборок полученных с особой тщательностью (*M. balthica*, *A. islandica*). Интересно, что *M. balthica* и *M. calcarea* в разных демотопах образуют поселения с разным характером пополнения молодью. В этой связи можно отметить также, что и *M. edulis* в Белом море способны образовывать поселения разных типов: от стабильных литоральных банок до сублиторальных поселений со сложным циклическим развитием (Луканин и др., 1986, 1990). Получается, что отмеченные нами проявления цикличности в развитии поселений не строго видоспецифичны.

По репродуктивным адаптациям видов все изученные нами поселения занимают разное положение в континууме г- и К-отбора. Следовало ожидать, что наиболее значительная вариация возрастной структуры будет характерна (и по праву) видам оппортунистам (г-стратегам), а межгодовые вариации в возрастной структуре поселений видов, не имеющих пелагической стадии в онтогенезе, не будут превышать ошибок учета особей в возрастных группах. Оказалось, что это не совсем так. Поселения некоторых из г-стратегов (*M. balthica*, *M. edulis*) демонстрируют заметные черты стабильности, а в развитии одного из поселений *M. calcarea* обнаруживается ритмичность. В целом динамика всех изученных поселений не однозначна по характеру и может быть описана в континууме представлений о цикличности развития и о стационарности возрастной структуры. Основная причина появления эффектов цикличности в развитии поселений - ритмичность (иногда спорадичность) пополнения их молодью, возникающая в условиях межвидовой и внутривидовой конкуренции организмов и как прямой отклик на условия выживания сеголетков в первую зиму. Черты многолетней стабильности структуры оказались характерны только для поселений с относительным постоянством ежегодного

пополнения молодью и при постоянно высокой численности сеголетков в поселении (модель стационарной популяции)

В отмеченном разнообразии показателей биомассы, плотности и возрастной структуры поселений с одной стороны явным образом сказывается модифицирующее влияние среды, а с другой - очевидны эффекты их самоорганизации. Механизмы самоорганизации поселений естественно связать не только с особенностями их пополнения молодью, но и с вариациями в скорости роста и смертности особей отдельных поколений, определенных спецификой организации поселений (Максимович и др 1993)

#### *Смертность особей в возрастных группах.*

Прямых исследований естественной элиминации моллюсков в поселениях очень немного, а для большинства изученных видов и представителей класса *Bivalvia* вообще, даже косвенные сведения о характеристиках данного процесса практически отсутствуют. Тем не менее характер выживаемости моллюсков в возрастных группах следует учитывать как важное обстоятельство, определяющее структуру их поселений.

В данной работе при анализе характера динамики численности моллюсков в поселениях было принято, что иммиграция и миграция особей наиболее вероятна только на ранних этапах их онтогенеза, то есть при формировании поколений. Следовательно, характер динамики численности в поселениях гидробионтов развивается как отражение, в основном, двух процессов: пополнения молодью и смертности особей в возрастных группах. После образования поколения в ней возможна только убыль особей. Процесс снижения численности поколений с возрастом составляющих ее особей мы и попытаемся описать в рамках понятия смертность. Строго говоря, только в поселениях *M. arenaria* взрослые особи выпадают из состава поколений единственно по причине очевидной естественной элиминации, поскольку песчаные ракушки закапываются глубоко, не могут перемещаться, и малодоступны для хищников. Во всех других случаях влияние хищничества на структуру поселений моллюсков весьма вероятно. Однако в проведенном анализе пресс хищников на поселения моллюсков принят неизменным в разные годы, и его эффекты включены в смертность.

Оценка скорости смертности моллюсков проведена как сопоставление итогов разнесенных на год наблюдений, что предполагает относительно высокий уровень надежности в оценке сравниваемых выборочных характеристик обилия особей разного возраста. С точностью достаточной для проведения такого анализа удалось проследить динамику численности отдельных наиболее представительных поколений в контрольных поселениях моллюсков. Для этого был использован коэффициент смертности  $\mu$  (год<sup>-1</sup>) (Жаков, Меншуткин, 1982). Описание характера снижения численности особей в поколениях проведено исходя из двух предположений (Табл. 2):

Табл 2 Величины коэффициента смертности ( $\mu$ ) в экспоненциальной зависимости численности особей в поколениях ( $N_t$  в долях от  $N$  начальной) от возраста ( $t$ ) - [ $N_t = A e^{(-\mu t)}$ ] (I), и по интервальным (через год) оценкам изменений численности особей в возрастных группах - ( $\mu = \ln N_t - \ln N_{t+1}$ ) (II)

Организмы	S	Н	I				II			
			A	$\mu$	$m_\mu$	$R^2$	n	$\Delta\mu$	$\mu_2$	m
<i>M balthica</i>	1	СГЛ	1,12	<b>1,40</b>	0,16	0,78	10	0,22-1,67	<b>0,77</b>	0,16
		НГЛ	1,03	<b>1,06</b>	0,17	0,62	8	0,19-1,95	<b>0,76</b>	0,17
	2	СГЛ	0,91	<b>0,72</b>	0,16	0,54	9	0,25-1,99	<b>0,83</b>	0,16
		НГЛ	0,96	<b>0,54</b>	0,11	0,56	4	0,11-0,92	<b>0,88</b>	0,11
		ВС	0,88	<b>0,46</b>	0,13	0,59	6	0,39-1,18	<b>1,44</b>	0,13
<i>M arenaria</i>	1	НГЛ	1,09	<b>0,31</b>	0,03	0,91	13	0,01-0,90	<b>0,40</b>	0,03
	2	СГЛ	0,58	<b>0,37</b>	0,11	0,62	7	0,004-0,90	<b>0,54</b>	0,03
<i>M. edulis</i>	1	НГЛ	1,12	<b>0,64</b>	0,10	0,62	16	0,24-1,48	<b>0,59</b>	0,11
<i>A islandica</i>	1	10-15	1,31	<b>0,98</b>	0,18	0,86	9	0,01-1,68	<b>0,77</b>	0,11
<i>S groenlandicus</i>	1	3-5	1,06	<b>0,55</b>	0,14	0,68	6	0,03-1,57	<b>0,58</b>	0,10
<i>M niger</i>	1	5-9	0,99	<b>0,43</b>	0,08	0,62	9	0,24-1,55	<b>0,62</b>	0,18
<i>M calcarea</i>	1	8-10	1,12	<b>0,73</b>	0,20	0,58	8	0,06-1,06	<b>0,67</b>	0,14
	2	10-15	1,00	<b>0,40</b>	0,08	0,52	8	0,13-1,39	<b>0,58</b>	0,08
	3	40	1,19	<b>1,14</b>	0,11	0,94	3	0,13-1,75	<b>0,84</b>	0,20
<i>Y a. hyperborea</i>	1	40	1,13	<b>0,55</b>	0,06	0,92	7	0,33-1,70	<b>0,52</b>	0,08
<i>P. arctica</i>	1	15-20	1,00	<b>0,46</b>	0,09	0,73	5	0,06-1,10	<b>0,83</b>	0,11

Примечания S – местообитание, Н – глубина (м) (НГЛ - нижняя и СГЛ - средняя литораль, ВС - верхняя сублитораль); А - свободный член,  $\mu$  - коэффициент смертности,  $m_\mu$  - ошибка коэффициента смертности,  $R^2$  - коэффициент детерминации, n - число измерений,  $\Delta\mu$  - размах колебаний  $\mu$ , рассчитанных по межгодовым смещениям численности особей в возрастных группах;  $\mu_2$  - их среднее значение, m - ошибка средней



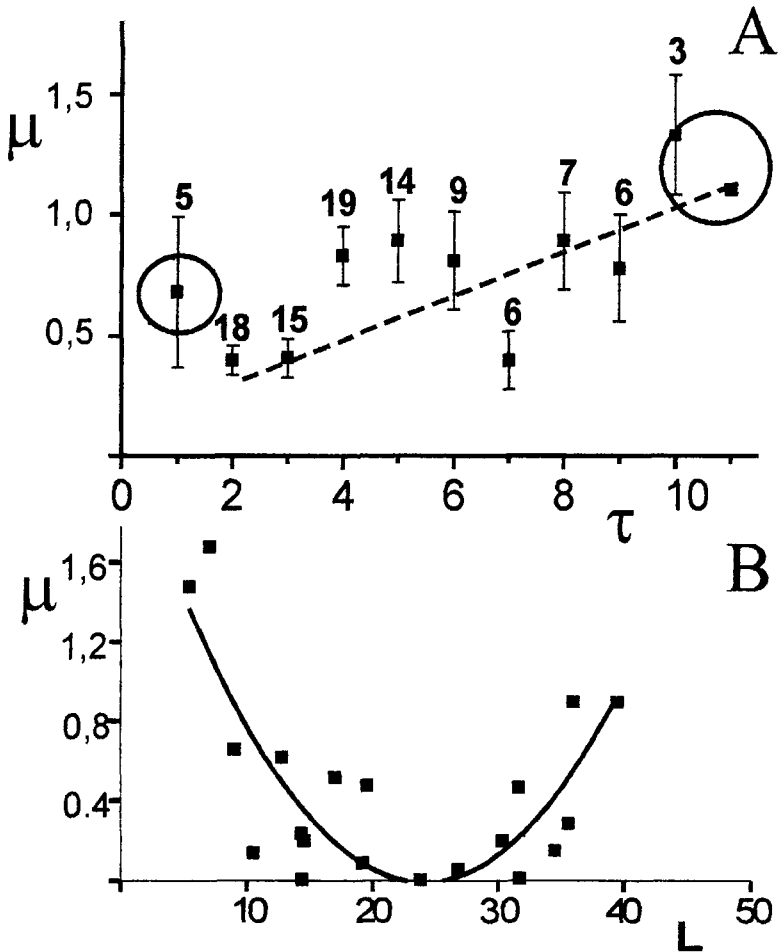
1 - представление о постоянстве скорости смертности особей в генерациях с возрастом (Smith 1972, Gruffydd, 1974 Максимович, Погребов, 1986), и

2 - представление об интервальной оценке величины коэффициента смертности как единичной реализации случайно варьирующей величины (Максимович, 1989б) В изученных местообитаниях отмечены существенные колебания таких значений  $\mu$  в отдельных генерациях моллюсков. Общий размах варьирования индивидуальных величин составил 0,11 - 1,99 год<sup>-1</sup>.

Коэффициент смертности как средняя из годовых оценок для каждой генерации, и как среднегодовая константа в определенный период развития генерации при интегральных оценках у разных видов и в разных поселениях колеблется не синхронно, но в пределах одного интервала от 0,4 год<sup>-1</sup> до 1,4 год<sup>-1</sup>. В таблице 2 можно найти виды как с относительно близким соответствием обеих оценок, так и виды с существенным (в разы) их расхождением. Виды с пелагической стадией в онтогенезе и без таковой не имеют заметных различий по показателю смертности особей в возрастных группах. Как примечательную черту полученных данных интересно отметить существенность различий величин коэффициента смертности в генерациях *M. arenaria*, *M. calcareo* и *M. balthica*, относящихся к разным поселениям каждого из видов.

Учитывая значительность размаха значений единичных интервальных определений скорости смертности, для описания закономерностей в их варьировании в поселениях отдельных видов логично использовать представление о годовой оценке  $\mu$  как случайно варьирующей величине. При анализе варианты соответствующих статистических комплексов удалось выявить существенность корреляции с величиной коэффициента смертности особей в генерациях отдельных видов таких обстоятельств как средний размер (возраст) особей генерации, численность генерации и общая плотность поселения. У всех исследованных видов вариацию величин коэффициента смертности можно однозначно связать с возрастом (размером) особей и, с меньшим весом, с показателями обилия. Естественно, что наибольшие потери генерации должны испытывать в первый год жизни, но начальный период формирования генераций нами не рассмотрен. На графике как общую тенденцию можно отметить положительное влияние на величину коэффициента смертности среднего размера (возраста) особей генерации начиная с возраста 1 - 2 года (Рис. 2А), Только на примере 2-х поселений *M. arenaria* удалось наблюдать u-образное изменение коэффициента смертности по мере увеличения возраста особей генераций (Рис. 2В). Похожие тенденции описаны для других популяций морских двустворчатых моллюсков (Smidt, 1951, Freeman, Dickie, 1979; Ankar, 1980; Josefson, 1982, Green, 1973, Brousseau, 1978, Freeman, Commito, 1982, Appeldoorn, 1990, McGroty, Clarke, 1990). Очевидно,

Рис 2 Характер вариации скорости смертности моллюсков в поселениях губы Чупа по мере увеличения реального возраста особей (длины раковины) возрастных групп А - в целом для всех видов, В - генерация *M. arenaria* 1988 г. На графике А цифры над точками указывают число измерений, а кружки выделяют слабопредставленные в комплексе показатели



По оси ординат - коэффициент смертности,  $\mu$ , год<sup>-1</sup>, по оси абсцисс - возраст как порядковый номер возрастной группы (график А) и средняя длина раковины особей *M. arenaria* в возрастной группе (L, мм) на графике В. Вертикальные линии на графике А ограничивают размах ошибок средних.

что скорость смертности не может рассматриваться как постоянная величина на протяжении жизненного цикла изученных видов. Скорость смертности особей генерации меняется на всех этапах ее развития и может коррелировать также с показателями обилия моллюсков в местообитаниях.

### *Линейный рост*

Первое, что бросается в глаза при определении возрастного состава выборки, полученных из одного местообитания - значительная вариация особей одного возраста по длине раковины. В этом варьировании интересно выделить закономерные групповые эффекты, отражающие тенденции, характерные для особей данного поселения. В ходе анализа величин остаточных величин варианты относительно кривых линейного роста моллюсков было показано, что в поселениях изученных видов могут быть выделены группы как тугорослых, так и наиболее активно растущих особей (Табл. 3). Причем в группы попадают особи из разных генераций, поскольку различия между индивидуальными возрастными рядами особей в пределах генерации больше, чем расстояния между возрастными рядами групп особей генераций разных лет.

Основные итоги анализа неоднородности поселений двустворчатых моллюсков по характеру группового роста можно сформулировать следующим образом.

1 Показана возможность использования индекса  $F/F_{кр.}$  как количественной меры расстояния между возрастными рядами особей и групп особей (Максимович, 1989а, 1990, 1995, Sukchotin, Maximovich, 1993, Гагаев и др., 1994, Antsulevich, Vuorinen, Maximovich, 1999; Максимович, Сухотин, 2000, Vuorinen, Antsulevich, Maximovich, 2002). С его помощью удалось описать интервалы градиентов условий среды, приводящие к статистически достоверным эффектам в вариации скорости линейного роста моллюсков в поселениях.

2 Значительность вариации скорости роста моллюсков одного вида в местообитаниях наиболее отчетливо проявляется у эврибионтных форм. При этом степень различий по характеру роста особей внутри поселений может оказаться выше, чем различия средне-групповых кривых роста разных поселений.

Можно выделить четыре основных источника такой вариации (Sukchotin, Maximovich, 1993) фоновые характеристики гидрологического режима акватории (Семенова, 1970, 1983, Swan, 1952; Segerstrale, 1960, Gilbert, 1973; Green, 1973, Theisen, 1973, Bergh, 1974, Dare, 1976, Beukema et al., 1978; 1985; Bachelet, 1980; Beukema, Meehan, 1985; Beukema et al., 1985, Wenne, Klusek, 1985, Appeldoorn, 1990), межвидовые отношения в сообществе, (Rasmussen, 1973, Максимович, Морозова, 2000, Максимович, Мартынова, 2003, Халаман, 1998, 2001), свойства местообитания и показатели обилия самого поселения (Brown, 1988; Thompson & Nickols, 1988); Broom, 1972; Petersen & Beal, 1989; Harger, 1970; Солдатова, 1986;

Табл. 3. Показатели линейного роста двустворчатых моллюсков в контрольных поселениях г.Чула.

Организмы	S	H	L <sub>max</sub>	t <sub>max</sub>	V	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>
<i>M.balthica</i>	1	СГЛ	16,0	8	2,0	0	0
		НГЛ	15,0	7	2,1	0	0
	2	СГЛ	14,0	7	2,0	2	2
		НГЛ	16,7	8	2,1	4	2
		ВСЛ	19,0	6	3,2	2	2
<i>M.arenaria</i>	1	СГЛ	74,0	14	5,3	5	3
		НГЛ	79,1	17	4,7	3	3
	2	СГЛ	75,0	13	5,8	3	0
		НГЛ	49,0	7	7,0	0	0
<i>M.edulis</i> ***	1	НГЛ	56,0	10	5,6	2	4
<i>A.islandica</i>	1	10-15	47,0	14	3,4	2	2
<i>S.gröenlandicus</i>	1	3-5	46,0	10	4,6	0	0
<i>M.niger</i>	1	5-9	37,0	11	3,4	2	3
<i>M.calcareea</i>	1	8-10	28,5	8	3,6	0	0
	2	10-15	18,4	6	3,1	0	0
	3	40	18,0	7	2,6	0	0
<i>Y.amygdalea</i>	1	40	34,0	9	3,8	3	1
<i>P.arctica</i>	1	15-20	16,0	7	2,3	2	1

Примечания L<sub>max</sub> – максимальная длина раковины моллюсков, t<sub>max</sub> – максимальный отмеченный возраст, V – средняя скорость роста ( $V=L_{max}/t_{max}$ ), n<sub>1</sub> – число выделенных подгрупп по средней скорости роста моллюсков 3-4-х старших возрастов, n<sub>2</sub> – число выделенных подгрупп по средней скорости роста моллюсков (равноразмерные возрастные ряды) Остальные обозначения как в табл. 2

\*\*\* Кроме этого рассмотрены 75 поселений *M. edulis* Белого и Балтийского морей и *M. trossulus* Восточно-Сибирского моря. Для них показатель n<sub>1</sub> колеблется от 2 до 7, n<sub>2</sub> – от 2 до 5.

Grizzle & Morin, 1989; Савилов, 1953, Baird, 1966, Seed, 1969; Dare, 1976) и индивидуальные ростовые потенции особей (Голиков, 1971, Мина, Клевезаль, 1973, Алимов, 1981, Freeman, Dickie, 1979, Gosling, Wilkins, 1985; Mallet et al, 1987) Все вместе эти обстоятельства характеризуют своеобразие развития каждой особи в поселении Однако если принять, что фоновые гидрологические характеристики условий роста и межвидовые конкурентные отношения в значительной степени одинаковы для всех моллюсков в данном местообитании, то причины широкой вариации скорости их роста в пределах поселения следует искать в индивидуальности свойств каждого моноцена Как же формируется положение особи в конкурентном пространстве демоцена? Как обстоятельства формирования различий особей одной генерации по скорости роста следует иметь в виду и эффекты компенсаторного роста (Мина, Клевезаль, 1976) и неоднозначность начальных условий роста моллюсков разных генераций в связи с особенностями периода формирования спата

Действительно, большинство изученных видов моллюсков (кроме *M. arenaria*, *M. niger*, *H. arctica*) относятся к вагильным формам или могут менять свое положение в пределах поселения (*M. edulis*) Здесь вполне уместно ожидать проявления эффектов компенсаторного роста, очевидных при экспериментальных исследованиях с *M. edulis* (Сухотин и др., 1992). и как результат выздоровления особей *M. edulis* и *E. elliptica* от поражения тканей краевого участка мантии зелеными водорослями (Максимович, Чемоданов, 1986, Максимович, 1985в, 1986) Однако, судя по характеру индивидуальных кривых роста, ни тугорослые, ни быстро растущие особи поселения в течение онтогенеза принципиально не меняют скорость роста Таким образом, если эффекты компенсаторного роста и имеют место в онтогенезе отдельных особей естественных местообитаний, то, во всяком случае, они много меньше размаха варьирования величин средней скорости роста особей в поселениях или теряются при усреднении, т.е. несут существенны при описании группового роста моллюсков.

С другой стороны при анализе возрастного состава моллюсков в поселениях, всегда можно отметить, что величина ежегодного прироста особи одного возраста скоррелирована с размером их раковины к началу сезона роста Это обстоятельство было отмечено в специальных исследованиях по росту *M. edulis* (Савилов, 1953; Seed, 1969; Samtleben, 1980; Sukhotin, Maximovich, 1993) Оказалось, что это положение можно развить следующим образом: абсолютная величина годового прироста особи в среднем зависит от ее размера к концу первого сезона роста. Это было показано на примере *M. balthica* в заливе Сан-Франциско (Cloern, Nickols, 1978), *M. incongrua* в Японском море (Максимович, Лысенко, 1986), *M. trossulus* Чаунской губы Восточно-Сибирского моря (Гагаев и др., 1994), *M. edulis* Белого моря в естественных поселениях (Голиков, Сиренко,

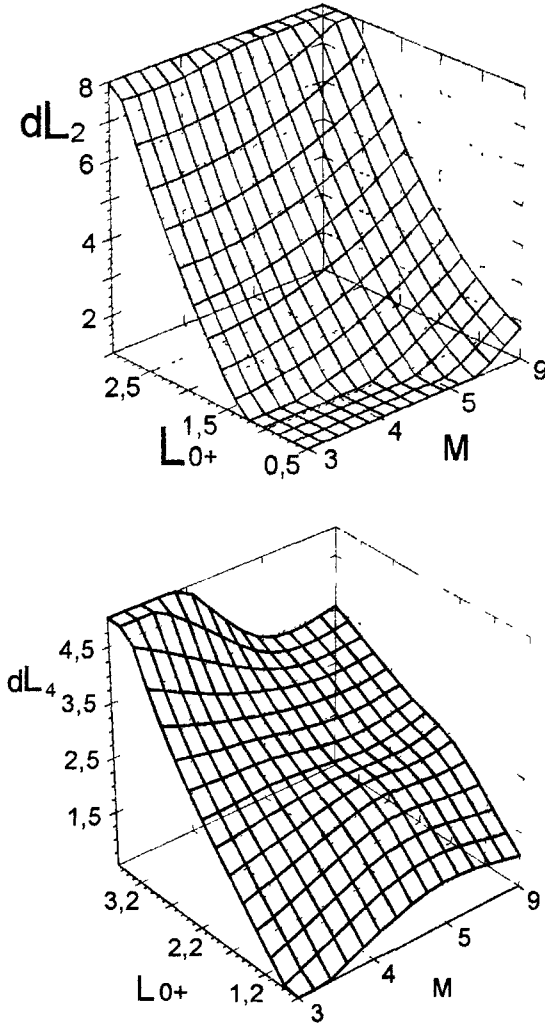
Максимович 1988) и в условиях марикультуры (Максимович и др 1993), а также на примере мидий Финского залива (Antsulevich, Vuorinen; Maximovich et al, 1999) (Рис 3) На графиках видно, что изменение скорости роста мидий Моря Архипелага по рангу удаленности положения поселения от берега, оказывается много меньше эффекта корреляции со скоростью роста особей размера их раковины к первой зимней остановке роста Здесь возможна следующая интерпретация: в силу растянутости периода размножения, пополнение поселений моллюсков молодью происходит в течение относительно длинного периода Особи, занявшие субстраты раньше остальных, успевают достичь больших размеров до наступления зимы и, следовательно, отличаются в среднем более быстрым ростом в течение последующей жизни Отмеченное явление, естественно, не единственный, но очевидно значимый источник увеличения трансгрессии размеров особей в возрастных группах с возрастом

#### Механизмы формирования структуры поселений

Выделение закономерных черт в неоднородности поселений важный этап исследований организмов морского бентоса и, особенно, при проведении популяционного мониторинга, поскольку возможности внутривидовой дифференциации особей по отклику на условия обитания определяют и выбор объектов, и режим пробоотбора. При столь высоком уровне неоднородности поселений по показателям структуры, смертности и скорости линейного роста особей в генерациях механизмы их формирования можно рассмотреть только по материалам долговременных наблюдений, проведенных нами в губе Чупа В разнообразии структуры поселений моллюсков в губе Чупа представляется логичным выделить эффекты изменений во времени, и эффекты пространственной неоднородности

Очевидно, что главным обстоятельством динамики поселений изученных видов следует признать специфику режима пополнения молодью В таком случае межгодовую вариабельность плотности сеголеток в исследованных поселениях *Bivalvia* представляется логичным рассматривать, в значительной части, как проявление эффектов самоорганизации поселений в динамичной биотической среде Это и отражение внутривидовых конкурентных отношений, и обусловленность динамики каждого поселения характеристиками его собственной структуры Возникающие при этом естественные ритмы в развитии поселений двустворчатых моллюсков происходят не на фоне глобальных для изученной акватории смещений гидрологического режима Поэтому они, скорее, имеют специфический для каждого поселения характер Следовательно, уже только это обстоятельство должно привести к широкой вариации структуры видовых поселений в типичных демотопах Более того, пространственную неоднородность поселений одной акватории формируют не только неоднозначность режима пополнения поселений молодью, но и различия таких процессов развития отдельных генераций как смертность и

Рис 3 Зависимость величины годового прироста *M edulis* в разных местообитаниях (Финский залив, море Архипелага) от размера первого ростового кольца



По осям ординат - годовой прирост ( $dL_2$  - за второй и  $dL_4$  - за четвертый сезоны роста), мм; по осям абсцисс - размер первого ростового кольца, мм; по осям аппликат - станции (удаленность местообитаний от материка).

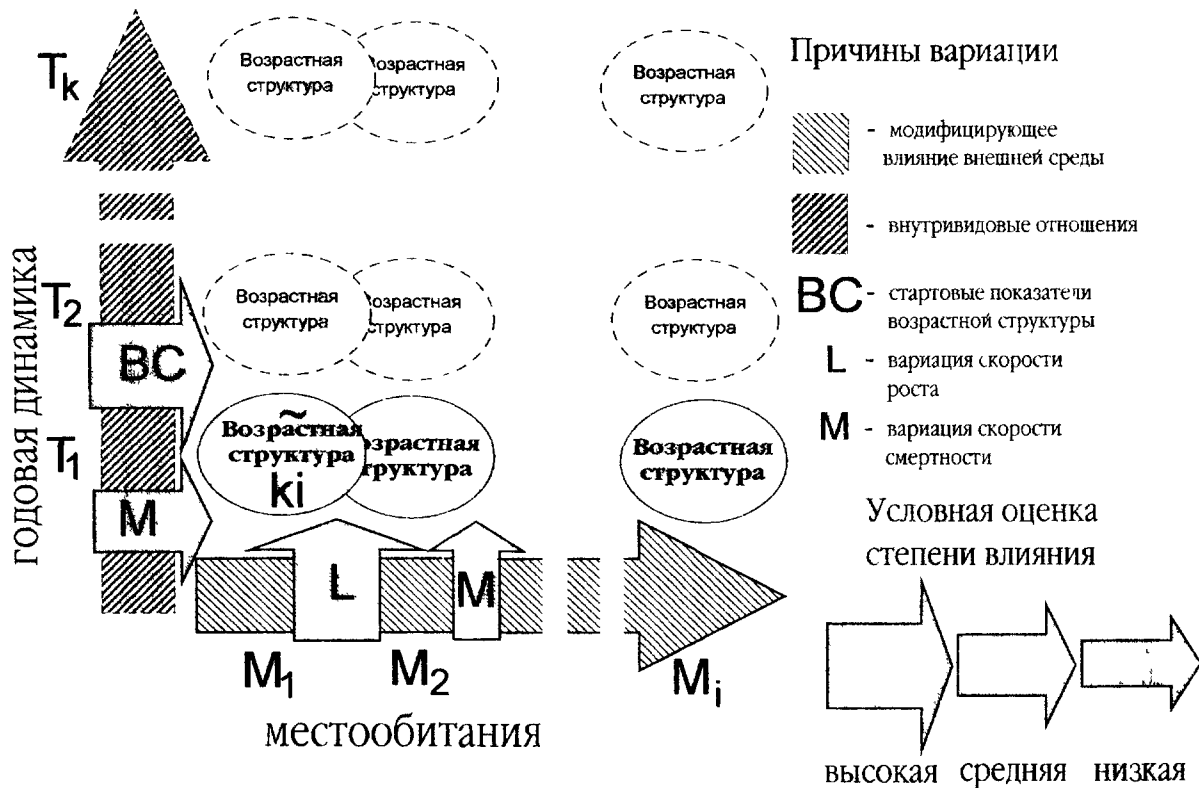
рост особей. В вариации именно этих характеристик в наибольшей степени проявляются эффекты самоорганизации поселений моллюсков. В частности годовая убыль особей из генераций, помимо внешних относительно каждого поселения причин, определена комплексом условий ее развития: скорость смертности меняется в процессе развития генерации и может зависеть от плотности поселения особей. Как совокупный итог, в динамике поселений можно наблюдать даже флуктуации численности (Луканин и др., 1986а; Максимович, 1989а; Селин, 1995; Glude, 1954; Goshima, 1982).

Модифицирующее влияние среды наиболее очевидным образом определяет средние показатели скорости роста особей в поселениях (Seed, 1972; Голиков и др., 1988; Гагаев и др., 1994; Максимович и др., 1992; Antsulevich et al., 1999; Vuorinen et al., 2002). В результате, у эврибионтных форм моллюсков на поздних этапах онтогенеза величины средней длины раковины особей в возрастных группах разных поселений могут отличаться в несколько раз. При этом внутренняя (для поселения) неоднородность особей по скорости роста может оказаться шире, чем расстояния между поселениями по характеру роста средних особей. Все эти обстоятельства существенно усиливают дифференциацию поселений двустворчатых моллюсков по показателям возрастной структуры, и они демонстрируют существенное разнообразие величин обилия. Для описания развития таких биосистем очень трудно, а подчас и невозможно, составить один общий алгоритм. Хотя динамику ряда из изученных нами поселений можно приближенно описать с учетом ритмичности их развития, такой подход нельзя рекомендовать как надежный. Схематично такую вариацию можно описать как сложный отклик структуры поселений на состояние абиотической и биотической среды и на показатели их собственной структуры (рис. 4). В выделенной на рисунке пространственной неоднородности возрастной структуры поселений логично видеть, в первую очередь, модифицирующее влияние абиотической среды и особенности межвидовых отношений в сообществах. Они определяют широту вариации скорости роста моллюсков и выживание особей в возрастных группах. В тоже время возрастная структура каждого поселения, как правило, весьма динамична, и развивается индивидуально, в основном, на фоне жестких внутривидовых отношений моллюсков. В Белом море для описания динамики литоральных видов моллюсков сюда следует добавить еще одно трудно формализуемое обстоятельство - выживание спата в первую зиму.

В этой связи интересно рассмотреть понятие стационарная популяция как модели организации поселений двустворчатых моллюсков. Динамика генерации, по определению, должна характеризоваться снижением численности особей с возрастом. Следовательно, в популяциях долгоживущих видов моллюсков в отсутствии межгодовых смещений условий их роста, размножения и режима смертности в возрастных группах, следует ожидать примерно равновесные плотности особей одного возраста.



Рис. 4. Принципиальные условия формирования пространственно-временной неоднородности возрастной структуры поселений морских *Bivalvia* с пелагической стадией в онтогенезе. Пояснения в тексте.



в моменты наблюдений, разнесенные на год (Голиков, 1976) Это и есть модель стационарной популяции Такая модель вполне пригодна для описания динамики популяции (как генетически замкнутой системы) в стабильных условиях, но объекты популяционного мониторинга - поселения отличаются значительной неоднородностью возрастной структуры Эффекты флуктуаций численности и различий в скорости роста моллюсков в них настолько велики, что не позволяет рассматривать изученные поселения как стационарные

Таким образом, отмеченные черты разнообразия поселений двустворчатых моллюсков нельзя воспринимать только как простой эффект топической неоднородности местообитаний. Далекое не все разнообразие величин биомассы, плотности и возрастной структуры поселений может быть описано только по состоянию ключевых переменных среды Отсюда следует признать, что типологический подход не надежен при прогнозе динамики величин обилия таких относительно не крупных биосистем бентоса как поселения В этой связи в контексте данной работы имеет смысл рассмотреть соотношение понятий популяция и поселение

### ГЛАВА III. ПОНЯТИЯ ПОПУЛЯЦИЯ И ПОСЕЛЕНИЕ В ЭКОЛОГИИ МОРСКОГО БЕНТОСА.

Толковые словари предлагают множественные трактовки понятия популяция с учетом специфики рассматриваемых биосистем (Реймерс, 1991, Дедю, 1990, Миркин и др., 1989) Цель данного раздела не в приумножении таких толкований, а в обосновании необходимости различий в методологии анализа популяции как абстрактного явления в организации вида и поселения - предмета прямого изучения В этой связи следует отметить, что в работах В.Н. Беклемишева (1964; 1970) дан подробный анализ популяционной структуры вида в ареале, но не предложен термин соответствующий понятию популяции эколога (в данной работе - поселению).

Под популяцией морских двустворчатых моллюсков в настоящей работе предлагается понимать группу особей одного вида, целостность которой определена спецификой абиотических и биотических условий, относительно высокой степенью изоляции от других популяций вида и, следовательно, оригинальными чертами генофонда. Это определение не противоречит известной трактовке популяции Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1973) и вполне соответствует взглядам на популяцию как минимальную эволюционирующую единицу в политипической концепции вида СТЭ Дж. Хаксли (Huxley, 1974). Такая популяция это самоорганизующаяся и самовоспроизводящаяся система. Поэтому динамика ее величины может быть описана по рождаемости и смертности особей.

Реально, объектами практических исследований оказываются биосистемы гораздо меньших размеров В силу гетеротопности бентали и

эффектов жестких корреляций между состоянием ключевых переменных среды и количественными характеристиками распределения морских двустворчатых моллюсков их популяции пространственно неоднородны. При этом в пространственно разнесенных местообитаниях особи популяции перманентно образуют очень разные по структуре локальные агрегации. Относительно плотные скопления формируются только в типичных местообитаниях при определенных сочетаниях переменных среды. Именно такие скопления моллюсков обычно и выбирают для изучения, и часто называют их поселениями (Бергер и др., 1985, Голиков и др., 1985б, 1988.) Следует еще раз отметить, что в настоящей работе как поселение обозначается агрегация особей изучаемого вида в пределах отдельного местообитания, отграниченного от местообитаний других поселений по физико-химическим показателям среды (часто просто по морфологии бентали) и (или) по резкому изменению плотности поселения особей вида.

Результаты исследований свойств поселений двустворчатых моллюсков однозначно указывают на то, что отличие популяции эволюциониста (систематика) от поселения не в объеме описываемых совокупностей. Существенность различий между популяцией и поселением не в количестве составляющих их особей. Поселение не просто часть популяции. Существенным моментом следует признать расхождение этих биосистем по свойствам как биологических явлений и, следовательно, в необходимости развития специальных подходов к их анализу. В контексте настоящей работы принципиальные различия этих биосистем можно свести к следующему.

Популяция как относительно замкнутая биосистема характеризуется вполне определенными параметрами и свойствами: величиной, ростом, хорологической структурой, рождаемостью, смертностью. Модельно такая популяция это самовоспроизводящаяся, самоорганизующаяся и генетически замкнутая система, биологическое значение которой состоит в эффективном использовании ресурсов для роста величины популяции при занятии ее особями новых местообитаний или поддержания ее гомеостаза в насыщенной биотической среде. При этом адаптации организмов направлены против абиотических и биотических ограничений роста популяции. Популяции одного вида могут быть разными и по величине и по структуре, но главная черта различий между ними в уровне генетической разнокачественности особей. В морских акваториях расстояние между отдельными популяциями широкораспространенных видов двустворчатых моллюсков измеряется не метрами или километрами, а количеством поколений, необходимых для прохореза генофонда особей данного вида от одной популяции к другой (Голиков, 1976, 1979).

Поселения же вида в рамках популяции не замкнуты и не столь дифференцированы по генетическому признаку. Генетическое своеобразие поселения возникает только в связи с ограниченностью генофонда ее особей,

которая формируется в данном местообитании в условиях избирательной элиминации Поселения характеризуются такими параметрами и свойствами как плотность поселения, биомасса, структура (хорологическая, возрастная, половая), динамика численности. Обмен генов между ними происходит с относительно высокими скоростями, поскольку у морских организмов есть расселительные стадии или приспособления, способствующие миграциям особей на начальных стадиях онтогенеза (Thorson, 1936; 1950; 1952, Милейковский, 1981, Günter, 1990; 1991). Поселения организмов с пелагической стадией в онтогенезе вообще следует рассматривать строго как зависимые биосистемы, поскольку репродуктивная активность составляющих их особей не существенна для воспроизводства собственной структуры. Динамика численности особей таких поселений должна описываться не в терминах понятия рождаемость, а как пополнение молодью или ювенильными особями. В значительной степени это справедливо и для моллюсков с невыраженной пелагической фазой в онтогенезе. По результатам специальных исследований (Armonies, 1992a; 1992b, Günter, 1990, 1991; 1992) следует признать, что переносы ювенилов и молодых особей обычное явление для моллюсков не имеющих пелагической фазы в развитии. Модельно поселение можно рассматривать как минимальную субпопуляционную систему, которой присущи черты самоорганизации под влиянием переменных абиотической среды, а также внутривидовых и межвидовых отношений организмов. Биологическое значение поселения состоит в достижении наибольшей эффективности использования ресурсов местообитания для реализации репродуктивной функции организмов. Различия между поселениями проявляются на количественном уровне и часто могут быть описаны только в ходе статистического анализа. Главная черта различий поселений между собой – неоднородность показателей структуры. При этом каждое отдельное поселение может иметь специфичные черты динамики. Важным обстоятельством организации поселения следует признать подмеченное И.А. Шиловым (1998) свойство общности ритма биологических циклов и характера образа жизни особей локальных местообитаний. Это проявляется, например, в синхронизации репродуктивной активности особей поселений (Orton, 1920; Runstrom, 1927; 1929; Милейковский, 1981; Максимович, 1978a, 1979; 1985a; 1985b).

Таким образом, в практических экологических исследованиях в морской биологии и при интерпретации их результатов предлагается различать концепцию популяции и концепцию поселения. Однако приведенная схема создана только для описания субпопуляционных биосистем в рамках настоящей работы, и не претендует на завершенность решения проблемы двойственности понятия популяция.

#### ГЛАВА IV ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ.

В данной работе принята следующая модель организации широко распространенных долгоживущих видов двустворчатых моллюсков. В соответствии с распределением водных масс в ареале вида его макроструктура может быть описана как совокупность популяций. Каждая популяция, занимает гидрологически (и) или геоморфологически обособленную акваторию, и модельно может быть представлена как самовоспроизводящаяся и самоорганизующаяся биосистема. При гетеротопности бентали бентосная гемипопуляция распадается на более мелкие системы особей. С экологических позиций в процессах динамики численности популяции функционально важное место занимают только относительно крупные субпопуляционные группировки особей, формирующиеся в типичных для вида местообитаниях - поселениях. Поселение самоорганизующаяся, но не самовоспроизводящаяся биосистема. Возрастной состав и размерная структура поселений формируются как под влиянием общих черт режима акватории, так и на фоне индивидуальных для каждого поселения характера и динамики переменных абиотической и биотической среды. В результате, поселения морских двустворчатых моллюсков очевидным образом дифференцированы по показателям структуры. Это явление самым существенным образом ограничивает наши возможности прямого изучения свойств популяций эврибионтных видов моллюсков как целостной биосистемы. Если отдельное поселение (обычный объект исследований в демэкологии) ненадежно отражает свойства популяции, то, как в таком случае описать популяцию количественно? Напрашивается простой вывод - по взвешенным статистическим оценкам. Кроме того, для этого нужна концепция, позволяющая с единых позиций рассмотреть количественные черты организации популяции в целом.

##### Репродуктивный цикл популяции. Обоснование концепции

Опираясь на представление о репродуктивной стратегии организмов (Пианка, 1981), безусловно, можно изучать режим гомеостаза популяций морских двустворчатых моллюсков, но только в виде абстрактных построений. Для описания количественных закономерностей в формировании структуры популяции какого-либо из видов двустворчатых моллюсков в их жизненном цикле нужно выделить стороны, имеющие принципиальное значение для поддержания гомеостаза популяции в целом. Те нужна конструкция, позволяющая с единых позиций описать взаимоотношения отдельных стадий развития особей популяции, как самовоспроизводящейся системы. Здесь уместно следующее рассуждение.

В стабильных условиях наличие механизмов гомеостаза видовой популяции как исторически сложившейся биосистемы предполагает

стабилизацию ее величины, т.е. условное постоянство и равенство скоростей элиминации и рождаемости. Следовательно, модель устойчивого развития популяции можно создать только при учете одной из сторон динамики ее численности. Технически удобнее при этом опираться на показатели рождаемости. Постоянство скорости рождаемости в популяции означает неизменность показателей ее половозрелой части, которая может быть достигнута только при условии восполнения убыли половозрелых особей. Тогда главное в воспроизводстве популяции вида в стабильных условиях - успех репродуктивной активности ее особей, успех пополнения популяции молодью и успех в пополнении половозрелой части популяции. У долгоживущих видов результативность этих процессов логично отслеживать как совокупные годовые эффекты, поскольку механизмы гомеостаза их популяций явным образом связаны с ритмами в формировании половой структуры как итога годичной ротации возрастных групп. Примерно из таких же соображений и было предложено понятие репродуктивный цикл популяции (Максимович, Протопопова, 1984, Максимович, 1985а).

Итак, если представить популяцию как исторически сложившуюся в данных условиях биосистему, то при отсутствии трендов и флуктуаций переменных среды ее величина и структура должны стабилизироваться в каком-то интервале значений, что в первую очередь предполагает неизменность структуры ее половозрелой части. Отсюда логично представить репродуктивный цикл популяции как совокупность явлений и процессов, определяющих цикличность восполнения половозрелой части популяции. В этапности его свершения явным образом прослеживаются несколько основных моментов: 1 - репродуктивный цикл половозрелых особей популяции (ключевые моменты - формирование плодовитости и период нереста в поселениях); 2 - личиночный период у видов с пелагической стадией в онтогенезе (ключевой момент - оседание и формирование спата в местообитаниях); 3 - период пополнения поселений ювенильными особями; 4 - период их онтогенеза до достижения половозрелости. Интересно отметить, что практически все эти стороны в жизненном цикле морских беспозвоночных В.Л. Касьянов (1989) выделяет как организующие моменты в репродуктивной стратегии, поскольку каждая из выделенных черт испытывает давление естественного отбора. Важно, что все они находятся под контролем абиотических и биотических условий, могут иметь разное выражение в разных поселениях и поддаются количественной оценке. Рассмотрим эту сторону особенностей репродуктивного цикла популяций двусторчатых моллюском Белого моря.

#### *Репродуктивный цикл половозрелых особей популяции.*

Минимальный размер достижения особями половозрелости и половая структура популяции - это экологически важные характеристики вида. Они определяют плодовитость особей популяции - как итог донерестового периода развития гонад. Процессы созревания гонад особей это внутренние

процессы синхронность динамики которых с фенологией внешних условий на уровне поселений является важным моментом для успешной репродукции популяции в целом. На протекании гаметогенеза моллюсков - обитателей акваторий умеренных и высоких широт сказываются температурные условия и условия питания (Giese, 1959). Первые определяют этапность синхронизацию и скорости процессов гаметогенеза и, как правило, в ординарных для видов условиях не лимитируют гонадный цикл. Вторые определяют цену репродуктивной активности особей и ее количественные эффекты (плодовитость) на уровне поселений. Для оценки плодовитости важно, что в гонадах самок всех изученных нами видов *Bivalvia* Белого моря ежегодно формируется только одна генерация ооцитов (Кауфман, 1977; Максимович, 1978; 1980, 1985а; 1985б). Это существенно упрощает процедуру расчета плодовитости как популяционной характеристики. С точки зрения надежности оценки репродуктивного эффекта плодовитость это количество образовавшихся зародышей. В реальности число зрелых ооцитов в гонадах не всегда равно количеству образовавшихся зигот, но у двустворчатых моллюсков с пелагической стадией в онтогенезе об уровне индивидуальной плодовитости особей можно судить только по числу зрелых ооцитов в гонадах. Проведенные нами полевые определения числа ооцитов в преднерестовых гонадах моллюсков (Максимович, Герасимова, 1997) показали, что такие оценки плодовитости варьируют очень широко, даже в пределах одной размерной группы особей. Однако по мере увеличения размеров самок отчетливо прослеживается тенденция роста их плодовитости как средне-групповой характеристики.

Температурная зависимость процессов гаметогенеза у эктотермных гидробионтов вообще и их нерестовой активности, в частности, широко известна еще со времен классических работ Дж. Г. Ортона (Orton, 1920) и С. Рунштрема (Runstrom, 1929). В Белом море сильная зависимость процессов размножения бентосных бореальных и бореально-арктических форм от температурного режима вод была показана в результате специальных исследований (Савилов, 1953; Кауфман, 1977; Максимович, 1985а; 1985б). При этом важным популяционным элементом экологии нереста у гидробионтов с внешним оплодотворением оказывается его синхронизация, особенно в рамках одного поселения. Синхронизация нереста имеет два уровня регуляции: внешний (динамичность условий обитания) и внутренний (нейрогуморальная и эндокринная) (Giese 1959; Lubet 1959). В результате в одной акватории при специфичности режима гидродинамики локальных местообитаний в нерестовой активности отдельных поселений литоральных моллюсков Белого моря (Максимович, 1978а, 1985а; 1985б) наблюдаются смещения сроков нереста особей на 1-2 недели. По определению, триггером вымета гамет является собственно определенное значение температуры (Милейковский, 1981). Для литоральных двустворчатых моллюсков губы Чупа это примерно  $+10^{\circ}$  (Кауфман, 1977; Максимович 1978б; 1985а; 1985б).

Однако в условиях Белого моря при высоком прогреве вод медиатором вымета гамет литоральных моллюсков оказываются также резкие изменения температуры воды (Максимович, Загородняя, 2000) Они часто определяют специфику режима прогрева вод и нереста особей в местообитаниях

#### *Личиночный период.*

У видов *Bivalvia* с пелагической личинкой особенности уже личиночной фазы приобретают самостоятельное экологическое значение. Это методологически (терминология, методы учета) и биотопически - компонент планктона и в тоже время активная часть популяций организмов бентоса.

Регулярные исследования экологии личинок двусторчатых моллюсков в Белом море проводятся с 80-х годов прошлого столетия (Ошурков и др, 1982, Шилин, 1989, Шилин, Ошурков, 1985, Шилин и др, 1987;1989, Максимович, Шилин, 1990, 1991, 1993, 1997) Основная их часть выполнена в губе Чупа, или в акваториях сопредельных с ней В данной работе изучение закономерностей динамики личинок моллюсков в губе Чупа проведено с 1986 по 2000 гг В результате были определены закономерности в динамике скоплений 8 видов личинок *Bivalvia*. По характеру размерной структуры видовых скоплений личинок двусторчатых моллюсков явным образом выделяется развитие самостоятельных образований - пространственно-временных изолятов видовых совокупностей личинок (Рис 5). На графике легко можно проследить динамику трех отдельных по размерной структуре, пространству и времени возникновения совокупностей личинок в разных частях губы Чупа Основные результаты исследований закономерностей распределения личинок *Bivalvia* в губе Чупа можно представить следующим образом (Максимович, Шилин, 1990, 1991, 1997):

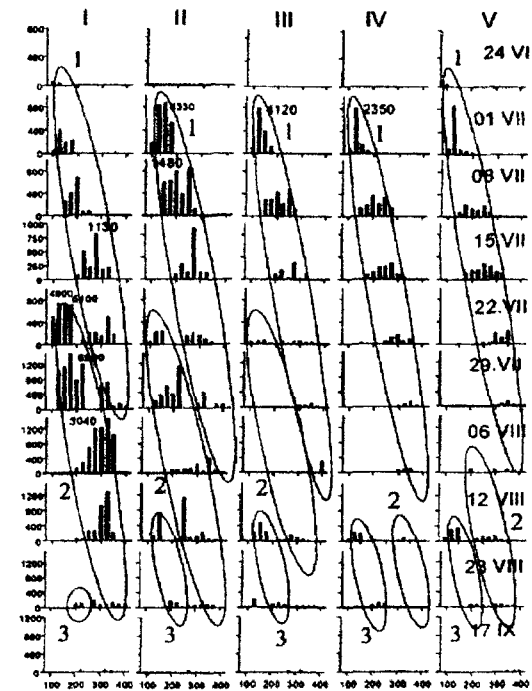
1 - в силу особенностей геоморфологии и гидрологии губы ее акватория (и личиночный пул соответственно) относительно изолированы от вод Кандалакшского залива.

2 - личинки каждого из видов не образуют гомогенного пула, а формируют в сезон размножения от одной до нескольких группировок, дискретных по размерной структуре и (или) пространственному положению Их появление в планктоне определено синхронным (в течение 7 -10 дней) выметом гамет особей, составляющих поселения на участках мелководий протяженностью до 10 - 15 км Дискретность развивается как результат разнесения в сроках вымета гамет особей одних и тех же поселений или в смещении нереста особей в поселениях в разных частях губы. Структурированность скоплений личинок в планктоне губы Чупа, подобная отмеченной на рис 4, наблюдали во все полевые сезоны (1986 - 2000 гг.) (Максимович, Шилин, 1997), и была отмечена так же в губе Никольской Кандалакшского залива (Максимович, Загородняя, 2000).

Вопросы структурированности скоплений личинок морского бентоса, разработаны очень слабо Планктонные личинки донных беспозвоночных



Рис 5. Принципы описания организации скоплений планктонных личинок морского бентоса Пояснения в тексте  
 Разрезы вдоль губы Чупа, 1987 г



По оси абсцисс - длина велитонхов, мкм, по оси ординат - плотность их поселения, экз/м<sup>3</sup>

ОРГАНИЗМЫ	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
<i>Mytilus edulis</i>							
<i>Chlamys islandicus</i>			-----	-----			
<i>Heteranomia</i> sp				-----			
<i>Hyalella arctica</i>				-----	-----		
<i>Macoma balthica</i>				-----			
<i>Serpis groenlandicus</i>				-----	-----		
<i>Mya arenaria</i>				-----			
<i>Mya truncata</i>	-----						

↑  
 ЛАРВАЦЕН *Bivalvia* губы Чупа

← ЛАРВАДЕМ *M. edulis*

↙ ↘  
 СУБГЕНЕРАЦИИ

это характерный элемент как меропланктона (Геккель, 1891), так и пелагического ларватона (Милейковский, 1972), а их скопления в сезон размножения могут быть обозначены просто как личиночный пул (Касьянов, 1989). Ранее была постулирована связь между распространением пелагического ларватона и шельфовыми гемипопуляциями бентоса (Шелтема, 1981; Милейковский, 1981; 1985). Как видно на рис. 5 в губе Чупа личиночный пул явно структурирован в соответствии с особенностями распределения и плотностью поселений массовых форм бентоса, динамичностью их репродуктивной активности и нюансами гидрологического режима акватории. Для дифференциации событий в динамике его развития в акваториях представляется целесообразным выделение **ларваценов** (рис 5) - пространственно-временных совокупностей личинок крупных таксонов или группы видов, объединенных по принципу сходства типа личиночного развития. Структурная целостность, время и условия существования ларвацена определяются биологией составляющих его видов и принципиальным сходством их репродуктивных адаптаций к сезонным проявлениям в режиме водной массы. В широком смысле ранг ларвацена может быть придан сезонной совокупности видовых скоплений личинок любой акватории. В губе Чупа такими свойствами обладает, например, ларвацен *Mollusca* или ларвацены *Bivalvia* и *Gastropoda*. Общность условий обитания и схожесть фенологии размножения видов, составляющих ларвацен, и создают эффект его целостности. Это понятие позволяет в лаконичном виде трактовать особенности динамики сразу многих таксонов. Свойства ларвацена должны заметно меняться как с изменением размера рассматриваемой акватории, так и с изменением его таксономического статуса.

Ларвацен *Bivalvia* в поверхностных (горизонт 0 - 10 м) водах губы Чупа развивается в период с середины мая до начала ноября (рис 5) при температуре воды от 3 до 19 град. Он не является гомогенным образованием и не полностью изолирован от скрытых акваторий Кандалакшского залива. Его видовая структура по аналогии с бентосными поселениями может быть рассмотрена как совокупность **ларвадемов** - пространственно-временных скоплений личинок одного вида, появляющихся в результате одного общего для данной популяции годового цикла гаметогенеза. Каждый ларвадем характеризуется уже видоспецифичными показателями структуры и динамикой развития, жестко сочетанными с особенностями режима вод. Ларвадем это генерация (или часть генерации) личинок данного репродуктивного сезона популяции. Так, например, ларвадем *M. edulis* губы Чупа 1987 г (рис 5) можно отнести к генерации личинок 1987 г макропопуляции (Луканин, 1990) этого вида в Белом море. Оценка степени обособленности ларвадемов напрямую касается проблемы определения границ популяций гидробионтов с пелагической стадией в онтогенезе.

В зависимости от условий формирования ларвадем может быть представлен разным числом дискретных *субгенераций*. Субгенерация как элементарная единица ларвадема появляется в результате относительного короткого (1 - 2 недели) нерестового периода особей, составляющих поселения вида на значительных участках бентали, в пределах которых физико-химические градиенты среды имеют общую динамику. Судя по компактности выделенных пространственно-временных изолятов личинок, в губе Чула размеры акваторий, в которых поселения литоральных видов *Bivalvia* обычно вовлекаются в общий нерест, достигают 10 - 15 км<sup>2</sup> - это кутовый, центральный и устьевой участки. Именно субгенерация является той структурой, для которой без особых оговорок приложимо понятие когорты - группа единовременно рожденных особей. Это обстоятельство радикально упрощает анализ количественных эффектов в динамике развития скоплений личинок в рамках одной акватории. Потери личинок в планктоне пропорциональны длительности пелагической стадии и могут быть очень велики - в среднем 10% от наличной численности каждые сутки.

#### *Пополнение популяции молодью.*

Среди изученных видов стабильность прямого пополнения поселений планктотрофных стратегов низка, в том числе и из-за гибели личинок и гибели осевшей молодежи. Здесь важно еще раз отметить, что регуляция величины пополнения популяций форм с пелагической личинкой в онтогенезе происходит на уровне локальных поселений. В Белом море групповые эффекты пополнения поселений литоральных видов возникают не в режиме формирования слата, а в режиме пополнения поселений молодью после первой зимы. Это особое обстоятельство развития поселений двустворчатых моллюсков Белого моря определяет особенности формирования численности их популяций. Попадание ювенилов в оптимальные для поздних стадий онтогенеза условия (в сложившиеся демотопы поселений) может происходить двумя основными способами. 1. Массово - при старении основного поселения в процессе новой реколонизации демотопа молодью в течение одного или нескольких последовательных сезонов размножения (Луканин и др., 1986, Максимович и др., 1991; Герасимова, Максимович, 2000); 2. Постепенно - при относительно слабом, но постоянном (в смысле ежегодном) притоке молодежи в виде постларвальных стадий или мигрирующих ювенилов. По-видимому, это обычный способ пополнения молодью поселений многих беломорских видов *Bivalvia* (Максимович, Герасимова, 2000).

В данной работе не были прослежены процессы собственно пополнения молодью поселений моллюсков. Их эффекты были оценены по результатам весенних съемок по количеству в поселениях ювенилов осевших в предыдущем репродуктивном сезоне. Очевидно, что эти эффекты крайне невелики и сопоставимы по уровню у видов, отличающихся по степени заботы за потомством. В этой связи следует отметить, что переносы молодежи

(постларвальные стадии или вторично-плавающие личинки) на основе самых различных приспособлений (биссусные нити, фарезеры) характерны многим организмам бентоса (Sigurdsson, 1976; Armonies, 1992a; 1992b; Günter, 1990; 1991; 1992) Именно этот путь, по-видимому, является основным в достижении популяционной панмиксии у видов с прямым развитием

#### *Период онтогенеза до достижения особями половозрелости*

Формирование половозрелой части популяций морских двустворчатых моллюсков в каждый репродуктивный сезон происходит за счет пула половозрелых особей, для которых этот нерестовый период не первый, и особей достигших половозрелости к данному сезону. Для стабилизации уровня репродуктивной активности особей популяции важна вторая группа. У долгоживущих видов *Bivalvia* половозрелая часть популяции это своеобразный буфер, снизить эффективность репродуктивной активности особей которого могут только стрессовые ситуации или последовательный ряд неудачных сезонов в пополнении популяции половозрелыми особями. Экологически важными в режиме восполнения половозрелой части популяций морских двустворчатых моллюсков оказываются следующие показатели. 1 - размер (возраст) наступления половозрелости; 2 - относительная длительность периода достижения половозрелости (по отношению к продолжительности жизненного цикла), 3 - характер смертности ювенилов в возрастных группах.

Несомненно, что чем быстрее в онтогенезе особей вида достигается половозрелость, тем короче репродуктивный цикл популяции. Наиболее легко тестируемый показатель этой стороны организации изученных поселений двустворчатых моллюсков в губе Чупа - возраст (размер) достижения моллюсками половозрелости. В стационарной популяции количество молодежи всегда выше, чем численность старших возрастных групп. Однако в природных поселениях долгоживущих видов двустворчатых моллюсков (как элементарных образований в организации относительно стабильной популяции) допускаются существенные искажения предыдущего положения.

#### Модель репродуктивного цикла популяции.

С точки зрения гидробиологического исследования дальнейшее развитие темы данной главы предполагает перевод анализа на количественный уровень. В принципе, для этой цели могут быть использованы модели динамики популяций, в которых анализируются интегральные эффекты встречных процессов рождаемости и смертности. Однако такой абстрактный подход мало способствует созданию конкретных описаний процессов динамики, обеспечивающих стабилизацию величины популяции. Одним из практических решений вопроса с позиций представлений о репродуктивном цикле популяции является опора на результаты специальных полевых исследований, т.е. создание

статистических моделей Анализ репродуктивного цикла популяции должен соответствовать реализации основной идеи настоящей работы - комплексному подходу в изучении закономерностей организации популяций двустворчатых моллюсков Исследования, наиболее адекватные анализу особенностей репродуктивного цикла популяций, были проведены на примере моллюсков губы Чупа

*Репродуктивный цикл популяций M.edulis и M.arenaria в губе Чупа.*

Губа Чупа Белого моря, как оказалось, с полным основанием может быть воспринята как акватория, в пределах которой осуществляется взаимодействие поселений двустворчатых моллюсков Губа Чупа вытянута на 37 км Площадь ее зеркала равна 57 кв км По рельефу бентали - это фиард Ее средняя глубина- около 20 м, а максимальная- достигает 67 м. Примерно 50% площади губы приходится на глубины менее 10 м. Отсутствие сильных промывных течений способствует относительно высокой изоляции кутовой и центральной частей губы, отделенных от ее устья узкостями и мелководьями Отсюда, главная особенность динамики вод губы Чупа - относительно слабый водообмен с водами Кандалакшского залива, что было подтверждено при изучении гидрологического режима и распределения личинок моллюсков в губе Чупа (Шилин и др 1989, Максимович, Шилин, 1997) Это позволяет модельно воспринимать совокупность развитых на бентали губы Чупа поселений организмов макробентоса, по крайней мере, как видовые метапопуляции.

Наиболее надежные данные о структуре бентосных гемипопуляций и нам удалось получить только по двум видам моллюсков: *M edulis* и *M arenaria* Личинки этих видов также оказываются постоянным и наиболее массовым компонентом планктона губы Чупа, сосредотачиваясь в верхнем 10 м слое воды (Максимович, Шилин, 1990, 1991, 1997)

Проведем количественную оценку этапов репродуктивного цикла популяций этих видов в губе Чупа на основе взвешенных характеристик структуры поселений моллюсков, принимая, что их ларватоны в губе Чупа изолированы от сопредельных акваторий Те, вынос и привнос личинок с течениями не определяет динамику их численности в губе Чупа Расчеты проведены по результатам бентосных и планктонных съемок 1986 - 1987 гг.

*Блок-схема репродуктивного цикла популяции M. edulis* В губе Чупа поселения мидий обычны в среднем и нижнем горизонтах литорали, а в сублиторали они отмечены до глубины 10 м В ходе специальных исследований экологии мидий (Максимович, 1985; Максимович, Герасимова, 1997) и по результатам картирования были определены следующие суммарные показатели структуры популяции *M edulis* губы Чупа:

- в 1987 г величина бентосной гемипопуляции мидий в губе Чупа составила примерно 27,8 млрд. особей Из них половозрелая часть популяции - это 9,8 млрд. особей, численность сеголеток, оседания 1986 г -

около 10 млрд. особей, а неполовозрелые особи (отроки) в возрасте 1-2 года - примерно 8 млрд. особей.

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

- плодовитость мидий в онтогенезе растет в соответствии с аллометрической зависимостью (Максимович, Герасимова, 1997) С учетом структуры ресурсов половозрелых мидий общая годовая плодовитость их популяции в губе Чупа составляет  $1,4 \times 10^{14}$  шт ооцитов

- плодовитость популяции формируется в результате закладки одной генерации ооцитов, но в силу особенностей режима нереста мидий в разных поселений в акватории губы Чупа в 1987 г развивается 3 субгенерации личинок (Рис 5). С учетом распределения великонхов этих субгенераций в губе Чупа, их суммарное количество в момент достижения личинками в среднем размера метаморфоза (300 мкм) оценено в  $1,2 \times 10^{12}$ ;

- численность спата примерно соответствует этой величине

По этим цифрам можно составить блок-схему Если принять положение о замкнутости и стационарности популяции мидий в губе Чупа, то элементы можно объединить в цикл - репродуктивный цикл популяции мидий в губе Чупа (рис 6) Тогда блок-схему можно интерпретировать следующим образом Гомеостаз данной популяции мидий осуществляется при следующих условиях: каждая пара половозрелых моллюсков производит в год в среднем 25000 шт яйцеклеток; вымет каждых 60 таких яйцеклеток приводит к появлению в спате 1 личинки, достигшей размера метаморфоза (это также характеристика величины спата); каждый переживший зиму сеголеток - это примерно 200 осевших личинок; весенняя численность сеголеток примерно равна численности отроков (особей в возрасте 1+ - 2+), их суммарная представленность в популяции в 2 раза выше, чем количество половозрелых особей

*Блок-схема репродуктивного цикла популяции *Mytilus edulis** В губе Чупа поселения *Mytilus edulis* обычны на илисто-песчаных пляжах в среднем и нижнем горизонтах литорали, и в сублиторали до глубины 5 м В ходе специальных исследований экологии песчаных ракушек (Максимович, 1978; 1989б, Максимович, Герасимова, 1997) и по результатам картирования в 1986-87 гг были определены следующие суммарные показатели возрастной структуры популяции этого вида в губе Чупа:

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

- половозрелости песчаные ракушки достигают при размере раковины 15 мм Соотношение полов в популяции близко к равновесному (Максимович, 1978)

Рис 6 Блок-схемы репродуктивного цикла популяции Пояснения в тексте



- плодовитость песчаных ракушек в онтогенезе описывается аллометрической зависимостью (Максимович, Герасимова, 1997) С учетом распределения ресурсов половозрелых особей популяции ее суммарная годовая плодовитость составляет  $1,6 \times 10^{12}$  шт ооцитов

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

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

- численность спата примерно соответствует этой величине

По этим цифрам также можно составить блок-схему Тогда, приняв положение о замкнутости и стационарности популяции песчаных ракушек в губе Чула, элементы схемы позволительно объединить в цикл - репродуктивный цикл популяции *M. arenaria* в губе Чула (рис 6) Тогда блок-схему можно интерпретировать следующим образом Гомеостаз данной популяции песчаных ракушек осуществляется при следующих условиях: каждая пара половозрелых моллюсков производит в сезон размножения в среднем 60000 шт яйцеклеток, вымет каждых 60 таких яйцеклеток приводит к появлению в спате 1 личинки, достигшей размера метаморфоза (это также характеристика величины спата); каждый переживший зиму сеголеток - это примерно 15000 осевших личинок; весенняя численность сеголеток примерно в 2 раза выше, чем численность отроков (особей в возрасте 1+ - 2+); их суммарная представленность в популяции в 3 раза ниже, чем количество половозрелых особей. Следует отметить, что очень высокий уровень смертности спата в течение зимы и низкая скорость пополнения половозрелой части популяции вполне соответствуют отмеченному нами явлению многолетнего развития поселений песчаных ракушек как динамики одной генерации без пополнения молодью

В защиту валидности проведенных построений на данном этапе исследований можно привести также следующие аргументы.

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

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

3 Значительность потерь личинок в планктоне (выживает одна на 60) примерно соответствует отмеченной нами скорости смертности личинок моллюсков в субгенерациях (примерно 10% в сутки), если принять период личиночного развития в 40 дней и учесть, что по мере развития



субгенераций число погибших личинок уменьшается вместе со снижением численности генерации.

4 Блок-схемы построены в условиях предположения о стационарности популяций мидий и песчаных ракушек в губе Чупа. Повторить бентосную съемку в губе Чупа не удалось. Однако для оценки степени стабильности, например, популяции мидий показательны следующие наблюдения. При разной структуре ларвадемов мидий в губе Чупа в 1986 - 89 гг численности личинок достигших размера метаморфоза оказались очень близки соответственно,  $18 \times 10^{11}$  экз.,  $12 \times 10^{11}$  экз.,  $23 \times 10^{11}$  экз. и  $11 \times 10^{11}$  экз.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С позиций современной гидробиологии интересны исследования, направленные на анализ структуры надорганизменных водных биосистем и эффектов их функционального взаимодействия. Именно в этом ключе следует воспринимать основные результаты настоящей работы: описание неоднородности поселений двустворчатых моллюсков, изучение механизмов их организации, разработка методологии анализа количественных закономерностей воспроизводства популяций организмов морского бентоса.

Широта вариации показателей структуры типичных поселений долгоживущих видов морских *Bivalvia* описана по результатам многих специальных исследований (Савилов, 1953; Кузнецов, 1960; Голиков и др., 1985;) В толковании ее особенностей превалируют два акцента. Специфика первого определена нюансами типологического подхода в описании распределения морского бентоса (Гурьянова и др., 1926, 1929, 1930; Дерюгин, 1928, Кузнецов, 1980; Голиков, Скарлато, 1979; Петров, 1989; Погребов, 1989). Типологический подход - это обоснование возможности прогноза величин обилия макрозообентоса по состоянию ключевых переменных абиотической среды. В последнее время развиваются также представления о цикличности в развитии локальных популяций (поселений) долгоживущих морских организмов на фоне неизменного состояния ключевых переменных среды (Селин, 1995; Gray, 1977; Gray, Hartvig, 1983; Powell, Hays, 1985; Луканин и др., 1986). Результаты наших исследований позволили установить, что ни тот, ни другой не позволяют надежно описать вариацию возрастной структуры поселений *Bivalvia* даже в типичных местообитаниях, т.е. в характерных для вида термо-галинных градиентах.

Высокая динамичность и географическая вариация возрастной структуры поселений изученных видов формируются под влиянием переменных абиотической и биотической среды. Как оказалось, главные механизмы появления такой неоднородности следует связывать со спецификой формирования и развития отдельных генераций в составе поселений и различиями условий роста и смертности моллюсков. В результате, географическая неоднородность структуры поселений развивается также в силу эффектов ритмичности в их индивидуальном

развитии. Несмотря на наличие многолетних наблюдений, не удалось надежно описать примеры правильной цикличности в динамике возрастной структуры изученных поселений моллюсков. Ритмичность же развития поселений очевидна как для видов имеющих пелагическую личинку, так и для видов с характерными проявлениями заботы о потомстве.

Таким образом, развитие и формирование показателей обилия поселений моллюсков следует отнести к такому их свойству как самоорганизация. Ее режим в каждом местообитании, помимо состояния переменных абиотической среды, определяют и напряженность внутривидовой конкуренции, и особенности межвидовых отношений организмов в сообществах. Межвидовые отношения ограничивают величины обилия особей в данном поселении, определяя уровень смертности особей в поколениях (Rasmussen, 1973) и, реже, скорости их роста (Максимович, Морозова, 2000; Максимович, Мартынова, 2003). Особенности внутривидовых отношений сказываются в характере возрастного состава поселений, определяя режим пополнения поселений молодью. Такие эффекты были описаны на примере многих организмов морского бентоса (Hadfield, 1986; Günter, 1991; Kreger, 1940; Kristensen, 1957; Muus, 1973; Woodin, 1976; Evans, Tallmark, 1977; Curtis, Petersen, 1978; Brock, 1980; Chalfant et al., 1980; Williams, 1980; Josefson, 1982; Moller, Rosenberg, 1983; Woodin, 1986; Brey, 1988; Olafsson, 1989). Как удалось показать, специфичной чертой формирования поселений литоральных видов двусторчатых моллюсков Белого моря является жесткая связь пополнения их молодью не с режимом формирования спата, а с условиями выживания сеголетков в первую зиму.

Есть все основания полагать широкую вариацию показателей структуры поселений облигатной чертой жизненного цикла морских *Bivalvia*. Объяснение этому явлению в лаконичной форме можно представить следующей фразой. В отсутствии (или ограничении) самовоспроизводства поселений резкую дифференциацию их по показателям структуры формируют модифицирующее влияние среды и способности поселений к самоорганизации. Это справедливо и для видов без выраженной личиночной пелагической стадии в онтогенезе. Следовательно, возрастную структуру таких поселений, особенно, если речь идет о видах с пелагической фазой в онтогенезе, нельзя априори рассматривать как стационарную. В данной работе удалось показать также, что у эврибионтных моллюсков межгодовая вариация показателей возрастной структуры поселений при стабильном фоне переменных абиотической среды может оказаться сопоставимой с эффектами пространственной неоднородности структуры поселений в разных местообитаниях. Таким образом, даже получение репрезентативных выборок в пределах одного местообитания, строго говоря, не может рассматриваться как адекватное решение при изучении популяционных характеристик вида.

Нет сомнений, что в толерантных градиентах переменных абиотической среды главный фактор резкой географической (пространственной) неоднородности поселений по показателям обилия моллюсков - это разнообразие условий их питания. Согласно проведенным исследованиям в пределах отдельного местообитания как наиболее надежные показатели оптимальности условий обитания (по питанию) для особей данного вида следует рассматривать не средние величины обилия моллюсков в типичных местообитаниях, а их максимальные значения. Наиболее адекватный способ оценки оптимальности условий обитания (=питания) моллюсков в местообитаниях - это изучение скорости их роста. Это обстоятельство часто используется в сравнительном анализе одновидовых скоплений моллюсков (Савилов, 1953; Dare, 1976; Seed, 1968; 1972, 1976, Gilbert, 1973), но удобной формальной процедуры для этих целей создано не было. Разработка метода статистического сравнения поселений двустворчатых моллюсков по скорости роста составляющих их особей (Максимович, 1989а, 1990; 1995) - один из важных результатов данной диссертации. По итогам изучения поселений разных видов моллюсков (Максимович, Герасимова, Кунина, 1992, Гагаев и др., 1994; Максимович, 1995; Sukhotin & Maximovich, 1993, Максимович, Сухотин, 2000; Antsulevich et al., 1999, Vuorinen et al., 2002) показано, что анализ скорости роста дает надежные результаты при оценке группового отклика особей поселений на условия их обитания. Наиболее чувствительная характеристика при биоиндикации условий обитания моллюсков - скорость роста самых быстрорастущих особей поселений (Максимович, 1995).

Если расширить предмет обсуждения, то отмеченные свойства поселения не только характеризуют эту биосистему как объект прямых исследований в экологии морского бентоса, но и позволяют рассмотреть ее с позиций представлений о популяции. Существующие взгляды на популяционную структуру вида очень сильно разнятся, подчас, противоречивы, и, по крайней мере, в морской биологии этот вопрос остается слабо разработанным (Беклемишев, 1964; Гранович, 2000). Его однозначное раскрытие не могло быть целью настоящей работы. Однако в контексте ее задач весьма важно было решить проблему двойственности представлений о популяции (Алтухов, 1989; 1997), т.е. выделить свойства популяции эколога - объекта прямых исследований в экологии морского бентоса, и популяции эволюциониста - элемента макроструктуры вида и одновременно предмета исследований в экологии морского бентоса.

В результате, предложено рассматривать поселение как особую биосистему, типичную для данной популяции и представляющую собой ее минимальную структурно-функциональную и описательную единицу. Для осуществления цели настоящей работы - описания количественных закономерностей организации популяций морских двустворчатых моллюсков, важно, что такое поселение это одновременно и объект прямого

изучения, и значимый элемент в структуре популяции. Решение в принципе не новое для науки. Однако созданная в данной работе схема отличается, очевидно, большей приложимостью к практическому анализу популяций долгоживущих форм морского бентоса и от многочисленных попыток описания популяции эколога (Наумов, 1963; Шварц, 1969; Завадский, 1966, Абакумов, 1973), и от идеи метапопуляции (Levins, 1969, Hanski, Gilpin, 1991).

Схема проста и удобна для проведения количественного анализа популяций. видовая популяция - субвидовой изолят, отличается свойствами самоорганизации и самовоспроизводства. Ее экологические показатели предлагается описать по статистическим оценкам свойств характерных для данной популяции биосистем - поселений. Схема создана для развития методических подходов к изучению видовых популяций массовых видов морских двустворчатых моллюсков, и не претендует на описание всего разнообразия особей данной популяции. Она включает в рассмотрение только типичные для данной популяции биосистемы, функциональные характеристики которых важны для понимания основных количественных закономерностей в ее организации. Использование статистических моделей в анализе свойств популяции по результатам изучения поселений необходимо в силу резкой дифференциации последних по структуре. Таким образом, предложенная в данной работе иерархия отношений в ряду популяция - поселение, предназначена только для решения задач анализа экологических свойств популяций.

Для описания экологических свойств популяции как биосистемы необходима концепция, на основе которой можно изучить условия гомеостаза ее структуры. Парадигмы жизненного цикла и репродуктивной стратегии (Пианка, 1981), даже адаптированные к описанию популяционной экологии организмов морского бентоса (Касьянов, 1989), не создают возможностей выхода на количественный уровень в анализе закономерностей в организации популяции. При обосновании такой концепции в настоящей работе были приняты следующие исходные условия. Гомеостаз в динамике сложившихся популяций долгоживущих видов морского бентоса может быть достигнут только при условии стабилизации эффектов элиминации и репродуктивной активности особей популяции. Следовательно, главное - это режим выполнения убыли особей из половозрелой части популяции. Его логично воспринимать как один из эффектов ротации возрастных групп отдельных генераций в годичном режиме. Для достижения полноты картины режима ежегодного пополнения половозрелой части популяции, его описание следует начинать с условий ежегодного формирования популяционного пула ооцитов, поскольку все начальные этапы развития особей в локальных местообитаниях оказываются наиболее чувствительными к модифицирующему влиянием среды (Kinne, 1970; Одум, 1986). В результате, и возникло представление о

репродуктивном цикле популяции как последовательности следующих событий популяционного уровня: годовой цикл гаметогенеза половозрелых особей поселений, развитие сезонных скоплений личинок, период пополнения поселений ювенильными особями и период их онтогенеза до достижения половозрелости (Максимович, 1985а). Аналогов такого подхода к анализу популяций организмов морского бентоса нет. Важно, что на примере массовых видов беломорских моллюсков нам удалось продемонстрировать возможность количественного выражения каждого из этапов репродуктивного цикла популяции. Как интересный и важный для раскрытия данной темы результат, следует выделить также описание структуры планктонной гемипопуляции моллюсков. Тем самым определена реальность количественной оценки связи между репродуктивной активностью особей в поселениях, параметрами личиночной гемипопуляции и режимом формирования спата. Нельзя не отметить, что само явление структурированности видовых скоплений личинок моллюсков можно признать и в описании В.Л. Касьяновым (1989) личиночной когорты, и в характере развития скоплений личинок мидий Балтийского моря (Kautsky, 1982). В данной работе сделана попытка описать структуру и место личиночной гемипопуляции в пелагическом ларватоне и определить его роль в организации бентосной гемипопуляции.

Конечный результат этих исследований - построение блок - схем репродуктивного цикла популяций *M. edulis* и *M. arenaria* в губе Чупа. На методическую корректность проведенного анализа позволяет надеяться достигнутая в модели логичность последовательности количественных переходов от этапа к этапу. По полученным блок - схемам можно составить представление о режиме гомеостаза популяций двух видов моллюсков в губе Чупа.

К оценке итогов диссертационного исследования можно добавить, что многие направления выполненных работ носят характер методических разработок и предложений, и основные результаты исследований прямо относятся только к нескольким видам, имеющим пелагическую фазу в онтогенезе. Поэтому на данном этапе исследований нет оснований говорить о раскрытии всех важнейших механизмов организации поселений и популяций долгоживущих видов морских двустворчатых моллюсков. В этой связи, завершая рассмотрение предмета данного диссертационного исследования, следует отметить, что проведенный анализ позволил выявить наиболее слабо изученные на сегодня стороны организации популяций морских двустворчатых моллюсков. К ним можно отнести процессы смертности особей в поселениях, формирование плодовитости популяций, механизмы синхронизации вымета гамет особей в поселениях, процессы пополнения поселений молодью, механизмы биотической регуляции возрастной структуры поселений. Итоги исследований, главным образом, этих вопросов, проведенных на примере массовых видов

моллюсков, определяют ключевые позиции достигнутой в диссертации степени приближения к раскрытию условий гомеостаза природных популяций морских *Bivalvia*, они и легли в основу ее положений

## ВЫВОДЫ

1. Важнейшей чертой организации поселений морских двустворчатых моллюсков является вариация их возрастной структуры, обусловленная влиянием на процессы роста и смертности особей в возрастных группах и пополнения поселений молодью, как переменных абиотической среды, так и собственно показателей возрастной структуры поселения. В результате у эврибионтных моллюсков вариация возрастной структуры поселений при стабильном фоне переменных абиотической среды может оказаться сопоставимой с пространственной вариацией структуры поселений в разных местообитаниях.

2. Анализ скорости роста моллюсков дает наиболее надежные результаты при оценке группового отклика особей поселений на условия их обитания в градиентах абиотической среды. Наиболее чувствительная характеристика при биоиндикации условий обитания моллюсков - скорость роста самых быстрорастущих особей поселений.

3. Популяция, как самовоспроизводящийся внутривидовой изолят, и поселение, как самоорганизующийся основной структурный и функциональный элемент популяции, различаются по свойствам как биосистемы, и методологически, как объекты исследования. В частности, модель стационарной популяции неприменима к анализу динамики численности поселения. Как особенность популяций беломорских литоральных моллюсков следует выделить связь уровня пополнения их поселений не с режимом формирования спата, а с выживанием сеголетков в первую зиму.

4. Планктонные гемипопуляции морских двустворчатых моллюсков структурированы. Выраженность структуры личиночной гемипопуляции видоспецифична и адекватна гидрологической структуре акватории. Минимальная единица в структуре планктонной гемипопуляции - субгенерация - результат синхронной нерестовой активности особей ряда соседних поселений.

5. Количественные закономерности в стабилизации величины популяции могут быть описаны на основе статистических моделей. Для описания цикла воспроизводства ее величины предложена концепция репродуктивного цикла популяции. Построены статистические модели количественного воспроизводства популяций *Mytilus edulis* L. и *Mya arenaria* L. в губе Чупа.

По теме диссертации опубликовано 95 работ, из них основные

1 Матвеева Т.А., Максимович Н.В. Особенности экологии и распределение *Hiatella arctica* L. (*Mollusca, Bivalvia, Heterodonta*) в Белом море // Зоологический журнал 1977 Т 56 Вып 2 С 199 - 204

2. Максимович Н.В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *M.arenaria* L (*Bivalvia*) в губе Чупа // Вестн Лен Универс. 1978а № 21 С. 28 - 36.

3. Максимович Н.В. Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых *Mytilidae* Белого моря // Мат Сов «Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов» Л., 1978б. С. 105 - 107.

4. Максимович Н.В., Протопопова Е.В. Количественные закономерности воспроизводства естественных поселений *Mytilus edulis* L. в условиях губы Чупа // Всес. сов. "Морфология, систематика, филогенез и экогенез двустворчатых моллюсков". М., 1984 С. 55 - 57.

5. Максимович Н.В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L в губе Чупа. // Сб. " Исследование мидий Белого моря" Из-во ЗИН РАН, 1985а С 22 - 35.

6. Максимович Н.В. Особенности экологии и репродуктивный цикл *Masoma balthica* L в губе Чупа // Сб. "Биоценоза губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика" Иссл фауны морей 31 (39) Л., 1985б. С. 230 - 243.

7. Максимович Н.В. Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря // Сб "Экосистемы Онежского залива Белого моря", Л , "Иссл. фауны морей" Т т. 33(41). 1985в. С. 179 - 185.

8 Голиков А.Н., Скарлато О.А., Максимович Н.В., Матвеева Т.А., Федяков В.В. Фауна и экология раковинных моллюсков губы Чупа Белого моря // Сб. "Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика". Иссл. фауны морей 31 (39) Л., 1985 С. 185 - 229.

9. Максимович Н.В., Ведерников В.М. Экология личинок *Mytilus edulis* L. в губе Чупа (Белое море) // Сб "Экологические исследования организмов Белого моря". ЗИН РАН, 1986, "Исслед. фауны морей" Вып. С 30 - 35.

10. Максимович Н.В., Лысенко В.Н. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Masoma incongrua* и зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря, 1986 № 1. С 25 - 30

11. Максимович Н.В., Погребов В.Б. Анализ количественных гидробиологических материалов // Л , 1986 Из-во ЛГУ, 96 с.

12 Максимович Н.В., Чемоданов А.В. К экологии естественных поселений *Mytilus edulis* L в губе Чупа // Вестн. ЛГУ, 1986. № 1. С. 92 - 94.

13 Герасимова А.В., Максимович Н.В. Структура и продукционные характеристики поселений и биоценоза *Arctica islandica* (L.) в губе Чупа Белого моря // Вестн ЛГУ. 1987. Сер 3. Вып 9(10). С. 3 - 9.

14. Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Миничев Ю.С., Максимович Н.В. Распределение личинок мидий (*Mytilus edulis*) в губе Чупа Кандалакшского залива в связи с развитием марикультуры на Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на белом море (Исследов фауны морей 39 (47)), 1988 С 83 - 88

15. Голиков А.Н., Максимович Н.В., Сиренко Б.И. Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на белом море (Исследов. фауны морей 39 (47)), 1988 С 97 - 108

16. Максимович Н.В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн Ленингр ун-та 1989а N24 С 18 - 25.

17. Максимович Н.В. Динамика продукционных свойств литорального поселения *Mya arenaria* L. (губа Чупа, Белое море) // Вестн ЛГУ, 1989б Сер 3 Вып. 1(4) С 19 - 24

18. Алимов А.Ф., Макарова Г.Е., Максимович Н.В. Методы изучения двусторчатых моллюсков Глава 12 Методы расчета продукции // Л 1990. Из-во ЗИН АН СССР С. 179 - 195

19. Максимович Н.В., Шилин М.Б. Распределение и динамика численности личинок массовых видов моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря М, 1990. С 83 -91.

20. Погребов В.Б., Максимович Н.В. Продукционные характеристики массовых литоральных моллюсков в условиях локальных градиентов среды // Биол моря, 1990 № 3 С 20 - 27

21. Максимович Н.В., Герасимова А.В., Кунина Т.А. Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Macoma balthica* L. в губе Чупа (Белое море) // Вестн ЛГУ Сер 3 – 1991. N 2. С 23 - 31

22. Погребов В.Б., Максимович Н.В. Стабильность мидиевого поселения в осушной зоне Белого моря // Биология моря, 1991 № 4 С 61 - 70.

23. Максимович Н.В., Шилин, М.В. Распределение ларватона моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Тр. Зоол ин-та, 1991. Вып. 233. "Бентос Белого моря. Популяции биоценозы, фауна". С 44 - 57.

24. Максимович Н.В., Герасимова А.В., Кунина Т.А. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. I Линейный рост // Вестн. ЛГУ. 1992 Сер 3. N 4(24) С 12 - 13.

25. Сухотин А.А., Кулаковский Э.Е., Максимович Н.В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология, 1992. N 5 С. 71-72.

26. Максимович Н.В., Герасимова А.В., Кунина Т.А. Продукционные свойства поселений *Macoma balthica* L. I Продукция // Вестн. ЛГУ 1993 Сер. 3. N 1(3). С. 3 - 11.



27 Максимович Н В, Шилин М Б Личинки двустворчатых моллюсков в планктоне губы Чупа (Белое море) // Сер. "Исследование фауны морей", 1993 Вып 45(53): "Морской планктон. Систематика, экология, распределение" Часть II. С 131-137.

28. Максимович Н В., Миничев Ю.С., Кулаковский Э Е., Сухотин А.А. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания// Исследования по марикультуре мидий Белого моря Тр. Зоологического ин-та РАН, 1993. Т 253 С. 61 - 82.

29 Sukhotin A A., Maximovich N V Variability of growth rate of *Mytilus edulis* L. from Chupa Inlet White Sea) // J. Exp. Mar. Biol Ecol 1993 V 176 P 15 - 26

30 Гагаев С О, Голиков А.Н., Максимович Н.В., Сиренко Б.И. Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1989 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Сер. "Исслед. фауны морей", 1994 Вып 47(55): "Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря". Ч 1 С 250 - 264

31 Максимович Н В. Статистические закономерности в изменчивости характера роста беломорский мидий //Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря Кандалакша, 1995 с 78 - 79

32 Maximovich N.V., Sukhotin A.A., Minichev Yu S. Long-term dynamics of blue mussel culture settlements (The White Sea) // Aquaculture, 1996, V. 147. P. 191 - 204.

33 Максимович Н В., Шилин М.Б Структура ларвацена *Bivalvia* в губе Чупа (Белое море) // В сб "Экологические исследования беломорских организмов". 1997 С -Пб, из-во ЗИН РАН. С. 52 - 54.

34 Максимович Н.В., Герасимова А.В. О плодовитости двустворчатых моллюсков Белого моря//Вестник СПбГУ, 1997 Сер. 3. Вып 21. С. 30 - 37.

35. Antsulevich A.E., Maximovich N.V., Vuorinen I. Population structure, growth and reproduction of the common mussel (*Mytilus edulis* L.) of the Island of Seili (South-eastern Gulf of Bothnia, Sw, Finland) // Boreal Environment Research, 1999. V 4 P 3 - 19.

36. Максимович Н.В, Сухотин А.А. Структура и динамика поселений культивируемых мидий) // СПб., "Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море", 2000 Из-во СПбГУ, Тр Биол НИИ СПбГУ Вып. 46. С. 109 - 123.

37 Максимович Н.В., Загородняя Ю В Особенности репродуктивного цикла беломорских мидий в условиях подвешного выращивания) // Там же С 124 - 143.

38 Максимович Н В., Морозова М В Структурные особенности сообществ обрастания субстратов промышленной марикультуры мидий (Белое море) // Там же. С. 85 - 108.

39 Герасимова А.В., Максимович Н.В. Анализ долговременных изменений структурных характеристик в поселениях двустворчатых моллюсков (Белое море) // Вестн. Санкт-Петербургского ун-та Сер. 3. 2000. Вып.2 (N 11). С. 24-27

40 Стрелков П.П., Добрецов С.В., Зубаха М.А., Максимович Н.В. Репродуктивный цикл и популяционная динамика мидий *Mytilus edulis* L. в условиях Восточного Мурмана (Баренцево море) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2001. N 27. С. 46 - 50.

41. Vuorinen I., Antsulevich A.E., Maximovich N.V. Spatial distribution and growth of the common mussel *Mytilus edulis* L. in the archipelago of SW-Finland, northern Baltic Sea // Boreal Environment Research. 2002 Vol. 7. P. 41-52.

42. Максимович Н.В. О концепции понятия поселение в экологии морского бентоса // Мат. V научного семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина". СПб, 2003. С. 23 - 44.

Подписано в печать 10.02.2004. Формат 60x84/16.  
Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ЗАО «КопиСервис».  
Печать ризографическая. Заказ № 1/1002.  
П. л. 3.0. Уч.-изд. 3.0. Тираж 130 экз.

---

ЗАО «КопиСервис», 194017, Санкт-Петербург, Скобелевский пр., д. 16  
тел.: (812) 234 4333

РНБ Русский фонд

2006-4

4684

15 МАР 2004