

Е. А. Генельт-Яновский, А. В. Полоскин

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
ПОПУЛЯЦИЙ *CERASTODERMA EDULE* (L.)
НА ЛИТОРАЛИ ДАЛЬНЕГО ПЛЯЖА
(Баренцево море, Восточный Мурман)**

Введение. Большинство современных ареалов животных считаются динамически стабильными, поскольку они рассматриваются в таком географическом масштабе, где кратковременными флуктуациями границ, связанными с особенностями условий окружающей среды отдельных лет можно пренебречь [3]. Однако известно, что для популяций, расположенных на границе ареала вида, характерны значительные колебания численности, которые могут стать причиной исчезновения отдельных локальных поселений [9]. Вблизи соляных (северных и южных) границ одними из главных контролирующих факторов являются суммы эффективных температур, их экстремальные значения и сезонно-суточная ритмика. Так, большинство популяций бореальных видов в условиях Арктики оказываются во власти абиотических эффектов края ареала. Неоднократно указывалось, что одними из наиболее чувствительных к внезапным изменениям абиотических факторов в северных морях являются двустворчатые моллюски [4, 7, 18].

Cerastoderma edule (L.), сердцевидка съедобная – обитатель прибрежных инфаунных сообществ илисто-песчаных грунтов. Ее ареал простирается от атлантического побережья Западной Африки до юго-восточного побережья Баренцева моря [19]. Поселения данного моллюска обнаруживаются в широком диапазоне глубин – от сублиторали до среднего горизонта литорали. Плотность поселения в популяциях, расположенных вблизи географического оптимума (атлантический берег Франции), может достигать 2 500 экз. [13]. Животные зарываются на глубину 5–7 см, на грунтах с высоким содержанием пелитов встречаются прямо у поверхности. Планктонная личинка церастодермы развивается 3–5 недель, при оседании длина ее раковины составляет примерно 280 мкм. Было показано, что часто имеет место переоседание молоди сердцевидки (длина раковины $\leq 2,5$ мм) за счет перемещения с токами воды [12]. Примерно до 3 лет у моллюсков остается способность к образованию биссуса, который обеспечивает закрепление в грунте.

Литоральные поселения *Cerastoderma edule* Восточного Мурмана располагаются вблизи северного края ареала. Одной из важных характеристик этих поселений является стабильно низкая плотность особей, в среднем составляющая 10 экз./м² [1]. Во время многолетних наблюдений за экосистемой губы Дальне-Зеленецкой 1972–1979 гг. на литорали Дальнего Пляжа только однажды было отмечено резкое увеличение численности в популяции церастодермы, а в дальнейшем практически полное вымирание в 1976 г. [2]. Причиной подобной динамики популяций двустворчатых моллюсков главным образом является нерегулярность пополнения молодью. В результате разрыва между сезонами успешного оседания личинок часто можно проследить цикличность в развитии структурных характеристик поселений моллюсков. Увеличение обилия сердцевидки авторы объясняли однократным успешным нерестом 1972 г., поскольку летом 1973 г. основой популяции были моллюски, возраст которых составлял один год (возрастная когорта «1+»). В дальнейшем, до 1976 г. на литорали обитала все та же одновозрастная популяция сердцевидки. К сожалению, исследований дальнейшей судьбы поселения *C. edule* на литорали Дальнего Пляжа не проводилось.

С позиций теорий глобального потепления в Арктике даже относительно небольшие изменения окружающей среды, прежде всего температуры воды и толщины паковых льдов, могут выйти за предел адапционных возможностей отдельных видов, что повлечет за собой необратимые изменения в структуре их популяций. Однако в случае литоральных популяций бореальных видов можно предположить, что при повышении средней температуры в зоне, совпадающей с северным краем ареала, степень влияния комплекса абиотических факторов, определяющих здесь краевые эффекты, может уменьшаться. В таком случае возможно расширение границ реализованного ареала.

Целью данного исследования стало изучение современного состояния литоральной популяции *C. edule* на отмели Дальний Пляж в губе Дальне-Зеленецкой и выявление степени стабильности данного поселения.

Материал и методика. Материал собирался в августе 2002 и июле–августе 2003 г. в ходе совместной экспедиции Лаборатории экологии морского бентоса СПбГДТЮ и Секции естественнонаучного образования Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей на западной стороне Дальнего Пляжа (рис. 1). Верхней границей работ была изобата +2,7 м, нижней – изобата +0,5 м.

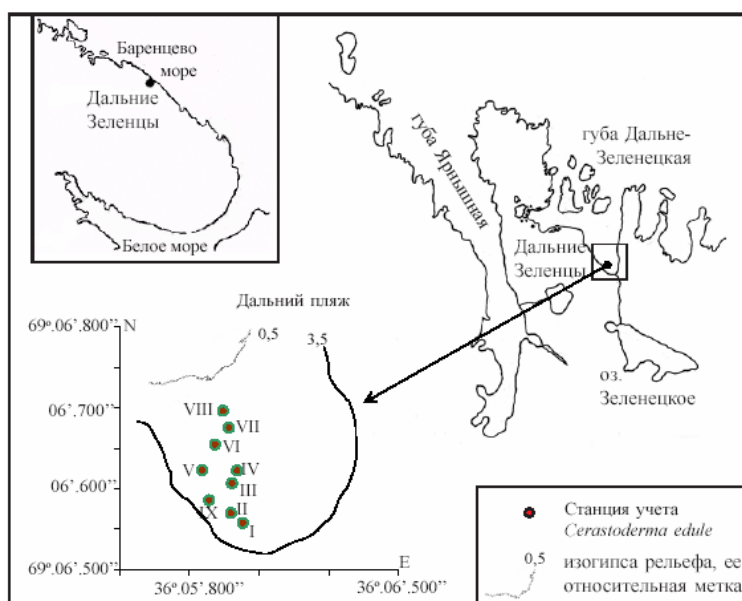


Рис. 1. Район исследования.

Нами проводились как количественные, так и качественные учеты *C. edule*. Для оценки распределения сердцевидок на литорали летом 2002 г. было заложено 8 станций. Летом 2003 г. сборы проводились на тех же станциях, также к ним была добавлена еще одна – девятая станция. В пределах станции с глубины 5 см отбирались пробы 1/10 м². Количество проб на станциях приведено в табл. 1.

Таблица 1. Количество проб на станциях

Год	Станция									Итого
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
2002	6	4	3	3	1	2	3	4	–	26
2003	6	4	3	3	4	2	3	4	3	32

Содержимое каждой пробы промывалось на сите с диаметром ячеек 1 мм, после чего из нее выбирались все встреченные церастодермы. В дальнейшем измерялись длина, ширина, высота раковины моллюска, длины годовых приростов, определялся пол. Вследствие низкой плотности поселения моллюсков нами также проводились качественные сборы моллюсков и пустых створок, у которых измерялись все те же параметры, что и у моллюсков из количественных сборов. Всего было обработано 74 живых моллюска в 2002 г. и 141 в 2003 г.

Результаты исследований. Отмечено уменьшение средней плотности поселения сердцевидки за последний год. Так, для 2002 г. это значение составляло $24,0 \pm 1,34$ экз./м², а в 2003 г. произошло уменьшение до $12,1 \pm 0,45$ экз./м². Наиболее характерна данная закономерность для нижней литорали пляжа: здесь в 2002 г. средняя плотность поселения моллюсков составляла $27,5 \pm 0,21$ экз./м², а в 2003 г. – $13,8 \pm 1,06$ экз./м². Вместе с этим наблюдалось уменьшение максимальных значений плотности поселения (рис. 2).

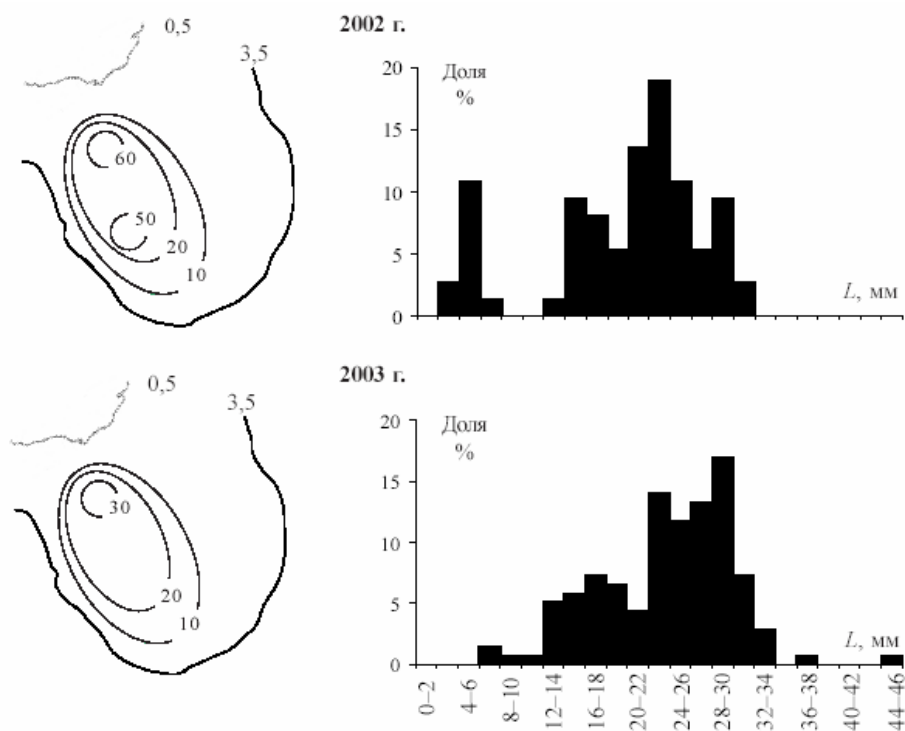


Рис. 2. Динамика плотности поселения и размерной структуры *Cerastoderma edule* на литорали Дальнего Пляжа.

Размерная структура *C. edule* представлена полимодальным распределением, в котором выделялось до 6 размерных когорт (см. рис. 2). Это согласуется с данными по годичным кольцам, маркирующим точки зимней остановки роста (рис. 3). Наиболее отчетливо выделяются когорты с модальными классами 16–18, 22–24 и 28–30 мм, что соответствует 2–3, 3–4 и 4–6 годам жизни моллюсков. В сборах 2002 г. заметную долю составляют представители первой возрастной когорты (0–6 мм). Распределение молодых моллюсков по литорали неравномерно – практически все они были встречены на верхних горизонтах литорали (станции II, IV).

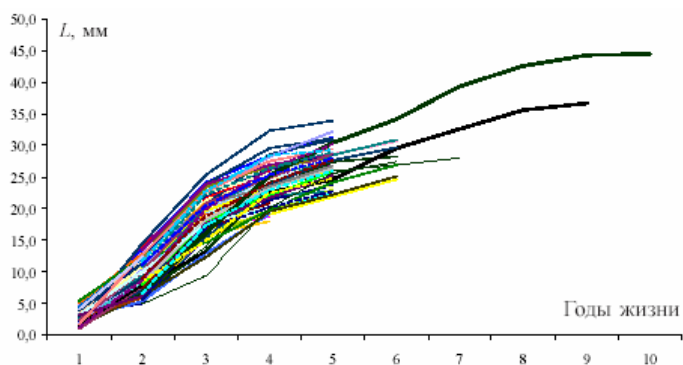


Рис. 3. Индивидуальные темпы роста *Cerastoderma edule*. Приведены данные по выборке с нижнего горизонта литорали.

В рассматриваемой популяции 61% составляют самцы, 39% – самки. При этом у 15% особей пол определить не удалось. Половое созревание, по-видимому, происходит на 2–3-м году жизни, поскольку длина по-ловозрелых моллюсков пре-вышает 14 мм (табл. 2). По нашим данным, самцы обладают большей по сравнению с самками продолжительностью жизни. Все встреченные моллюски, возраст которых превышал

7 лет (длина раковины более 32 мм), оказались самцами. Точное время нереста не установлено, в середине июля гонады моллюсков находятся в состоянии готовности к вымету половых продуктов, в таком же виде они обнаруживаются у церастодерм, собранных в конце августа. За два сезона работ только в конце августа 2003 г. нами были встречены отнерестившиеся особи.

Таблица 2. Половая структура *C. edule* на литорали Дальнего Пляжа в августе 2003 г.

Длина, мм	Доля самок, %	Доля самцов, %	Не определен, %	Выборка, экз.
6–8	0	0	100,0	3
8–10	0	0	100,0	2
10–12	0	0	100,0	3
12–14	0	14,3	85,7	7
14–16	12,5	12,5	75,0	8
16–18	50,0	40,0	10,0	10
18–20	11,1	55,6	33,3	9
20–22	50,0	33,3	16,7	6
22–24	31,6	68,4	0	19
24–26	29,4	70,6	0	17
26–28	61,1	38,9	0	18
28–30	43,5	56,5	0	23
30–32	30,0	70,0	0	10
32–34	0	100,0	0	4
34–36	0	0	0	0
36–38	0	100,0	0	1
38–40	0	0	0	0
40–42	0	0	0	0
42–44	0	0	0	0
44–46	0	100,0	0	1

Летом 2003 г. на отмели возросло (по нашим визуальным наблюдениям) количество пустых створок, которые были распределены равномерно по всем горизонтам литорали. В их размерной структуре преобладали раковины моллюсков, возраст которых составлял 4–6 лет (рис. 4).

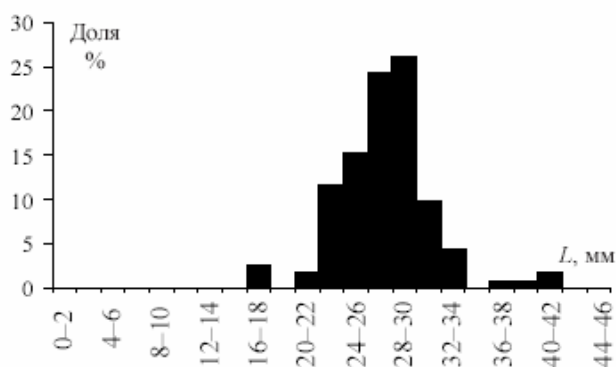


Рис. 4. Размерная структура пустых створок в 2003 г.

ность в динамике структуры популяции, вызываемая высокой смертностью среди моллюсков старших возрастных когорт и нерегулярностью нереста.

С. R. Ducrotoy с соавторами [10] при исследовании различных популяций *C. edule* в морях Северной Европы обнаружили положительную корреляцию между суровостью зимы и успешностью пополнения молодью популяции в последующий летний сезон. В качестве основных причин этого указывалось уменьшение обилия взрослых особей и инфаунных хищников. Авторами также было показано, что динамика структуры поселений сердцевидки носит циклический характер, и была предложена схема последовательных стадий развития поселения:

- «кризис»: в популяции присутствует мало возрастных когорт, высокие темпы роста особей достигаются за счет низкой плотности поселения;
- «восстановление»: в популяции главным образом присутствуют особи первой возрастной когорты;
- «поддержание»: в популяции присутствует много генераций, доминируют старшие возрастные когорты, ежегодно происходит пополнение молодью;
- «закат»: уменьшается обилие, имеет место высокая смертность взрослых особей или неудачный нерест из-за увеличения воздействия абиотических факторов или паразитов.

Основной вклад в динамику структуры атлантических поселений *C. edule* вносят биотические факторы [5]. В те годы, когда в поселении преобладают крупные половозрелые особи, пополнения молодью не происходит, поскольку церастодерма может отфильтровывать личинок своего вида. Обильный спад наблюдался в годы, которым предшествовал высокий уровень смертности среди взрослых особей [13]. Это является важным отличием литорального поселения Дальнего Пляжа от популяций, расположенных в географической зоне оптимума: плотность поселения сердцевидки на литорали восточного Мурмана существенно ниже и, следовательно, взрослые особи не могут препятствовать оседанию молодью.

За последнее время самыми благоприятными для пополнения молодью, вероятно, были летние сезоны 1997–1999 гг., поскольку в 2002–2003 гг. в поселении преобладали моллюски возрастом 4–6 лет. Высокая доля моллюсков, представляющих возрастную ко-

Обсуждение результатов.

Продолжительность жизни церастодермы на литорали Дальнего Пляжа, по нашим данным, может достигать 10 лет. В настоящее время основу литоральной популяции составляют моллюски, возраст которых составляет 3–5 лет. Это согласуется с литературными данными о популяциях из других акваторий [15, 16]. Отмечаемые различия в плотности поселения в 2002 и 2003 гг. имеют несколько возможных объяснений. Наиболее вероятным является цикличес-

горту «1+» (длина раковины 4,0–6,0 мм), отмеченная в 2002 г., свидетельствует о том, что нерест сезона 2001 г. также был успешным. Однако прирост популяции был менее значительным, чем в предыдущие годы. В 2002 г. пополнение поселения молодью было неудачным, но к 24 августа гонады моллюсков были полными и находились в состоянии готовности к нересту. В качестве объяснения этому можно выделить несколько как биотических, так и абиотических причин.

На нижних горизонтах литорали Дальнего Пляжа (ниже станции V) располагается плотное (2082 ± 926 экз./м²) поселение мидий, которое в последние годы пополняется регулярно. Существуют данные о том, что взрослые мидии могут отфильтровывать педивелигеров сердцевидок, препятствуя их оседанию [13]. В пределах этого поселения молодые сердцевидки нами не были встречены.

М. Strasser с соавторами [18] отмечают, что среди всех литоральных двустворчатых моллюсков *C. edule* наиболее чувствительна к низким зимним температурам, и именно это сказывается на средней продолжительности жизни моллюсков. В период с 1928–1929 по 1995–1996 гг. многократно отмечалась массовая гибель в популяциях сердцевидки на литорали Датского Ваттового моря [6, 8, 17, 18]. При этом в большей мере страдают поселения на верхнем горизонте литорали, где в таких условиях может умирать до 100% всех особей. Тот факт, что основной вклад в пул створок в последние годы вносили раковины моллюсков возрастом 4–6 лет, может быть свидетельством того, что 5 лет являются естественной средней продолжительностью жизни сердцевидок в данном регионе. Однако можно предположить, что зима 2002–2003 гг. была более холодной по сравнению с зимой 2001–2002 гг. В таком случае произошла элиминация только что осевших сердцевидок, а также моллюсков возрастом 4–6 лет, в то время как моллюски возрастом от «1+» до «3+» оказались устойчивее к зимним условиям.

При сохранении высокой смертности среди моллюсков старших возрастных когорт следует ожидать в следующем году продолжение уменьшения плотности поселения. В том случае, если нерест в сезоне 2003 г. оказался удачным, можно предположить переход структуры поселения в фазу восстановления. В конце августа 2003 г. нами были встречены моллюски, в гонадах которых присутствовали малочисленные крупные ооциты у самок и незначительные скопления сперматозоидов у самцов. Это дает основание предполагать, что сроки размножения *C. edule* на литорали Дальнего Пляжа приходятся на конец августа – начало сентября. Для сравнения возьмем такой пример: у берегов Великобритании нерест сердцевидки преимущественно проходит в марте, однако в различных частях Европы он может происходить в любое время, вплоть до августа [14]. Возможно, в неблагоприятные годы ближе к осени сердцевидки резорбируют половые продукты или удерживают их в полости гонад до наступления следующего благоприятного для нереста сезона.

Таким образом, поселения сердцевидки в данном районе, по-видимому, имеют циклический характер развития. При этом основной вклад в динамику популяции вносят факторы, не зависящие от плотности поселения. Количество поколений моллюсков, одновременно присутствующих в поселении, зависит от числа лет, благоприятных для нереста взрослых особей и выживания молодежи.

Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.

Summary

Genelt-Yanovskiy E. A., Poloskin A. V. The condition of population *Cerastoderma edule* (L.) on the Dalniy Plyage sand (the Barents Sea, East Murman) today.

The dimensional, age and sexual structures of the intertidal settlement of *Cerastoderma edule* (L.) on the Dalniy Plyage sand (the Barents Sea) were studied. Both in 2002 and 2003 cockles were dominating in the population, whose mean age was 3–5 years, and among the empty shells of mollusks dominant were those died at the age of 4–6. This gives

the basis to suppose that the mean life time of cockles in the given region makes 5 years. The cockle intertidal population on the sand bank of the Dalnii Plyage develops in a cyclic way, the dynamics in its structure is promoted by factors are independent from the density of mollusks' settlement.

Литература

1. Агарова И. Я., Воронова М. Н., Гальцова В. В., Иоффе Б. И., Летова Н. В., Стрельцов В. Е., Стрельцова С. И. Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 95–186.
2. Агарова И. Я. Некоторые особенности линейного роста двустворчатых моллюсков (на примере одновозрастной популяции *Cerastoderma edule* (L.)) // Моллюски. Л., 1979. С. 80–82.
3. Городков К. Б. Динамика ареала: общий подход // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 287–306.
4. Стрелков П. П., Добрецов С. В., Зубаха М. А., Максимович Н. В. Репродуктивный цикл мидии *Mytilus edulis* L. в губе Ярнышная (Восточный Мурман) // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем / Под ред. Л. П. Волкова. Апатиты, 2001. С. 219–220.
5. Bachelet G., Guillou J., Labourg P. J. Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule* (L.): field observations and experiments // Marine eutrophication and pollution dynamics. Fredensborg; Denmark, 1992. P. 175–182.
6. Beukema J. J. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter // Netherland Journal of Sea Research. Vol. 13. 1979. P. 203–223.
7. Beukema J. J. Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas // Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems. Dordrecht, 1990. P. 83–92.
8. Blegvad H. Mortality among animals of the littoral region in ice winters // Reports of Danish Biological Station. N 35. 1929. P. 49–62.
9. Dekker R., Beukema J. J. Dynamics and growth of a bivalve *Abra tenuis* at the north edge of its distribution // JMBA. 1993. Vol. 73, N 3. P. 497–511.
10. Ducrotoy C. R., Rybarczyk H., Souprayen J., Bachelet G., Beukema J. J., Desprez M., Dorjes J., Essink K., Guillou J., Michaelis H., Wilson J. G., Elkaim B., Ibanez F. A comparison of population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*) in north-Western Europe // Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons / Ed. by. M. Elliot & J.-P. Ducrotoy. Fredensborg; Denmark, 1991. P. 173–184.
11. Fretter V., Graham A. Reproduction // Physiology of Mollusca. Vol. 1. New York, 1964.
12. Montaudouin X. Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philipinarum*) juvenile resuspension // Marine Biology. 1997. Vol. 128. P. 645–648.
13. Montaudouin X., Bachelet G. Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule* // Oceanologica Acta. 1996. Vol. 19. N 3-4. P. 49–463.
14. Newell R. I. E., Bayne B. L. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium edule* (Bivalvia: Cardidae) // Marine Biology. 1980. Vol. 56. P. 11–19.
15. Orton J. H. On the growth rate of *Cardium edule*, experimental observations // JMBA. 1926. Vol. 14. P. 239–280.
16. Seed R., Brown R. A. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* (L.) in Strangford Lough, Northern Ireland // Oecologia. 1977. Vol. 30. P. 173–188.
17. Smidt E. L. B. The effects of ice winters on marine littoral fauna // Folia Geogr. Dan. 1951. Vol. 3, N 2. P. 1–36.
18. Strasser M., Reiwald T., Reise K. Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in Northern Wadden Sea // Helgoland Marine Research. 2001. Vol. 55. P. 190–197.
19. Tebble N. British bivalve seashells. Trustees of the British Museum. London, 1966.

Статья поступила в редакцию 17 июня 2004 г.