

Д. А. Сафина, В. М. Хайтов

## О МЕХАНИЗМАХ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ КУМОВОГО РАКА *DIASTYLIS GLABRA* (ZIMMER, 1926) В МЕЛКОВОДНОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

**Введение.** Изучение структуры и динамики популяций донных беспозвоночных относится к числу доминирующих направлений в морской биологии. К одному из наиболее удобных объектов для подобных исследований, бесспорно, относятся ракообразные. Дискретный характер роста и наличие выводковых структур на теле самок этих животных дают возможность описывать такие важные популяционные параметры, как плодовитость и возрастная структура. Это позволяет проводить достаточно полные реконструкции механизмов популяционной динамики данных организмов.

К числу форм, наиболее изученных с этой точки зрения, относятся бокоплавы [2, 3, 10, 11, 14]. Гораздо меньше исследований посвящается кумовым ракам. Целью работы стал анализ многолетних изменений, происходящих в популяции кумового рака *Diastylis glabra* (Zimmer, 1926) в небольшом мелководном заливе Белого моря. В рамках этой цели мы поставили следующие задачи:

- 1) описать многолетнюю динамику численности и структуры популяции;
- 2) попытаться выявить механизмы роста численности вида и факторы, влияющие на динамику популяции.

**Описание места проведения исследований.** Исследования проводились в Илистой губе о-ва Горелого (рис. 1), расположенного в системе островов Лувеньского архипелага, принадлежащего Кандалакшскому природному заповеднику. Соленость в губе колеблется в пределах 18,1–24,1 ‰ (в среднем  $20,9 \pm 0,3$  ‰). Акватория укрыта от доминирующих в районе ветров, сильного прибоя отмечено не было. Средние для сезонов и года в целом температуры воздуха и воды, по данным АГМС «Кандалакша» [3], в течение последних 18 лет не демонстрировали достоверных трендов.

**Материал и методика.** Материал для данной работы собирался с конца декабря по начало января 1987–2003 гг. (за год сборов рассматривался год января). Взятие проб происходило на стандартной сетке из 20 дночерпательных станций (рис. 1). Пробы брались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup>. На каждой станции было взято по 4 пробы, которые сразу объединялись. Пробы промывались через сито с размером ячеи 0,5 мм. Из них были выбраны, определены и подсчитаны все животные, нитчатые водоросли взвешены. Особи *D. glabra* были зафиксированы в 4%-ном растворе формалина.

У всех *D. glabra* измеряли длину тела от конца псевдорострума до основания тельсона при помощи окуляр-микрометра бинокля при увеличении 8×1 с точностью до 0,1 мм. У неполовозрелых особей, собранных в 2003 г., были определены пол и стадия развития по признакам, указанным в работе Н. Б. Ломакиной [4]. Начиная с 1990 г., у особей, несущих в марзупиумах эмбрионы, подсчитывалось их количество.

На основе анализа размерно-частотных распределений были выделены размерные когорты. Эти группировки далее трактовались как возрастные.

Для оценки удельной плотности поселения репродуктивно активных самок в каждый год было вычислено отношение плотности самок, несущих в марзупиумах эмбрионы, к общей плотности поселения вида.

Оценка вероятности выживания эмбрионов проводилась с помощью величины, вычисляемой по следующей формуле:

$$P = \frac{N_f \cdot F}{N_1},$$

где  $N_f$  – средняя плотность поселения самок с марзупиумами в год  $T$ ;  $F$  – средняя плодовитость в год  $T$ ;  $N_1$  – плотность поселения особей младшей возрастной когорты в год  $T + 1$ .

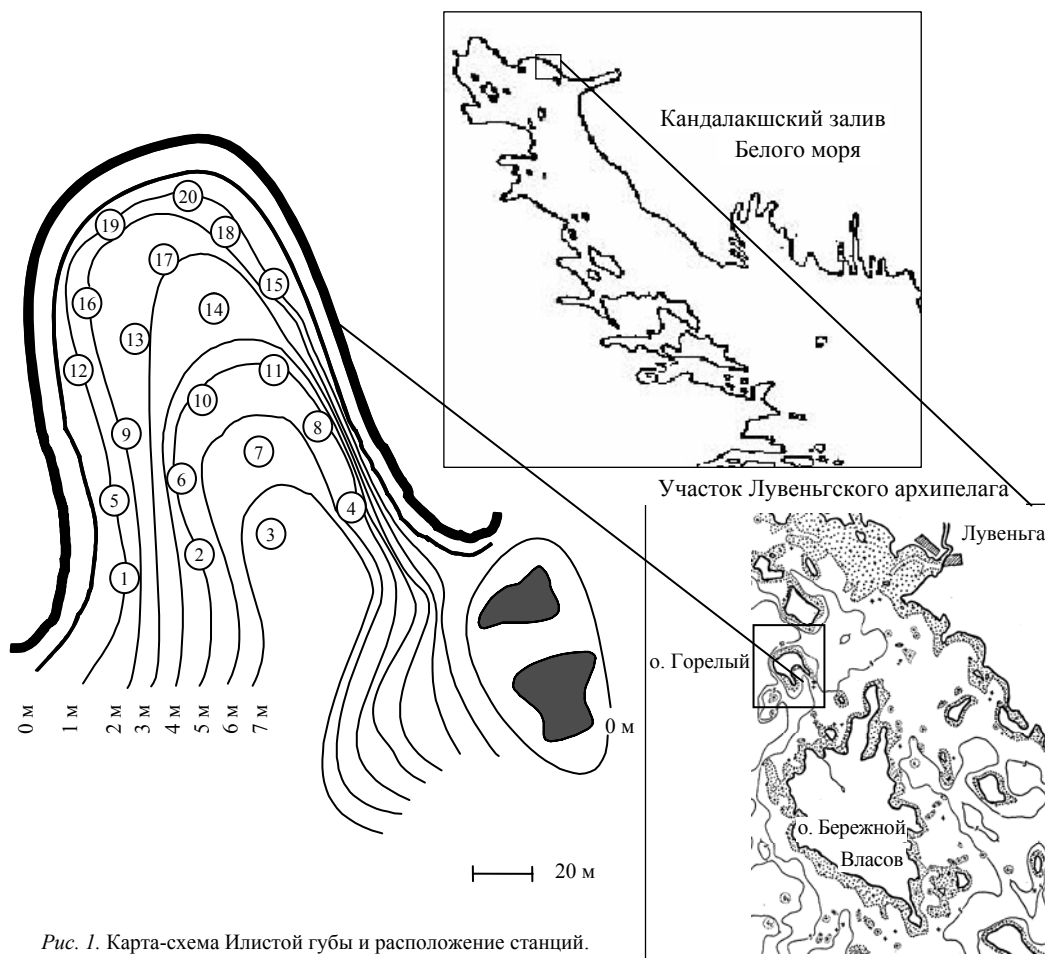


Рис. 1. Карта-схема Илистой губы и расположение станций.

Для группировки станций по характеру изменения численности вида был применен кластерный анализ по методу Варда на основании матрицы эвклидовых расстояний между станциями. Для каждой группы станций, выделенной в результате кластерного анализа, были построены графики многолетней динамики средней плотности поселения *D. glabra*.

Для анализа многолетних изменений структуры биоценозов Илистой губы была прослежена динамика обилия массовых бентосных организмов (виды-доминанты в работе В. М. Хайтова [7]).

Для оценки достоверности различий между средними применялся *t*-критерий. Различия считались достоверными при  $p < 0,05$ .

**Результаты исследований. Динамика численности *D. glabra*.** Результаты кластеризации станций отражает дендрограмма, приведенная на рис. 2. Всю совокупность станций можно разделить на две группы. Первую формируют глубоководные станции № 2, 3, 4, 7, 8 и 11. Вторую группу составляют все остальные станции, располагающиеся на более мелко-водных участках акватории.

Тенденции изменения плотности поселения *D. glabra* в разных группах станций показаны на рис. 3. В первой группе станций в последние годы происходит резкое увеличение плотности поселения. Далее область, в которую попадают эти станции, будем именовать «ядром» поселения вида.

**Структура популяции.** На рис. 4 приведено размерно-частотное распределение по данным всех лет. Распределение носит бимодальный характер. При этом пик в области

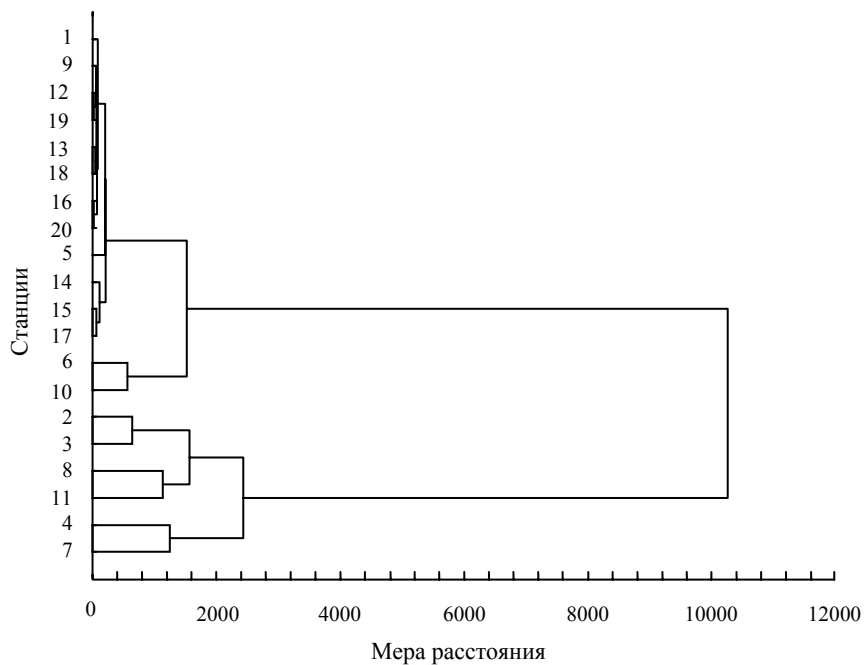


Рис. 2. Дендрограмма, отражающая группировку станций в соответствии с численностью *Diastylis glabra* в разные годы.

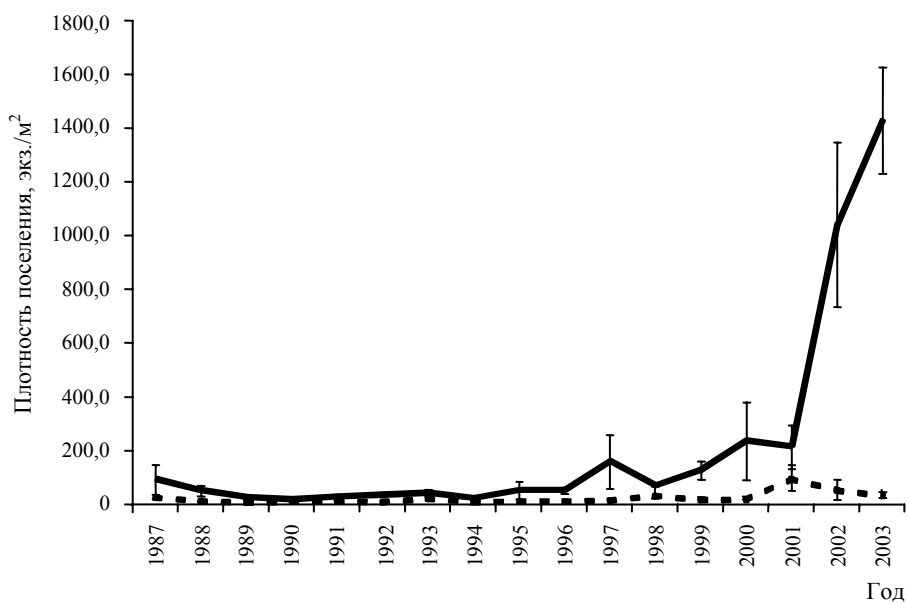


Рис. 3. Динамика средней плотности поселения *Diastylis glabra* в станциях первого (сплошная линия) и второго (пунктирная линия) кластеров.

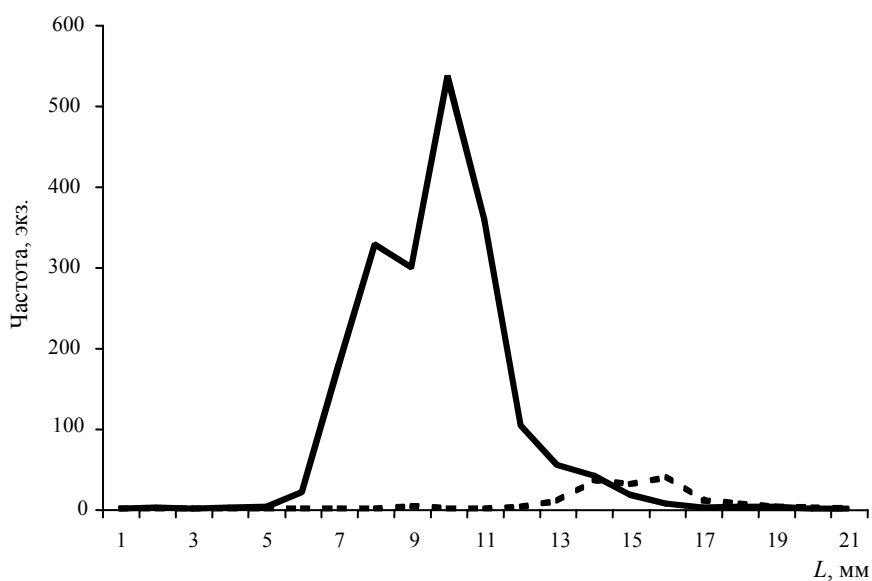


Рис. 4. Размерная структура ( $L$ ) поселения *Diastylis glabra* по данным всех сборов. Пунктирной линией отражены частоты самок с марзупиумами.

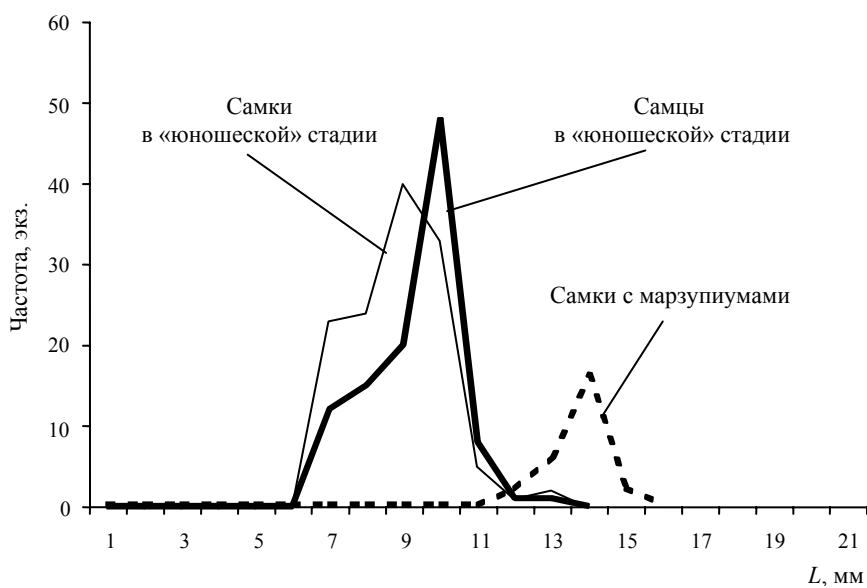


Рис. 5. Размерная структура ( $L$ ) поселения *Diastylis glabra* зимой 2003 г.

высоких значений формируют в основном самки, несущие в марзупиумах эмбрионы. При более детальном анализе структуры популяции в 2003 г. (рис. 5) было показано, что пик в области малых значений формируют самцы и самки, находящиеся в «юношеской» стадии. Это позволяет трактовать данную совокупность особей, как сеголеток.

Для выделения в популяции возрастных когорт была выбрана условная граница в 11,5 мм. Особи меньшего размера рассматриваются как сеголетки, а особи крупнее этого

размера – как старшие. Точное определение возраста особей этой когорты по ряду причин затруднено (см. ниже).

**Динамика обилия когорт.** После разделения особей на две возрастные когорты мы смогли проследить изменения обилия этих групп. На рис. 6 приведены графики, отражающие изменение средней плотности поселения молодежи (первая когорта) и более старых особей (вторая когорта) в «ядре» поселения *D. glabra*. Можно отметить, что до 1998–1999 гг. численность обеих когорт была низка и более или менее одинакова. После 1999 г. наблюдался интенсивный рост обилия молодежи, в то время как численность особей старших возрастов практически не изменилась.

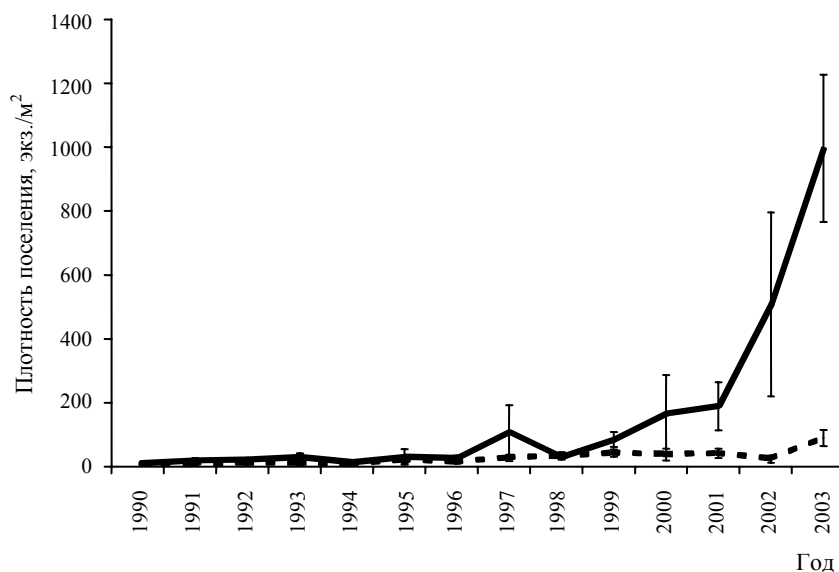


Рис. 6. Динамика средней плотности поселения первой (сплошная линия) и второй (пунктирная линия) когорт в «ядре» поселения.

**Репродуктивные процессы в «ядре» поселения *D. glabra*.** Анализ содержимого марзупиумов позволил оценить плодовитость самок. Средняя плодовитость год от года варьирует (рис. 7), однако какого-то явного тренда заметить не удастся. Можно отметить, что плодовитость в 1998 г. была достоверно выше, чем в 1997 г. ( $t = 4,77$ ;  $df = 8$ ;  $p < 0,01$ ). Кроме того, в период с 2000 по 2003 г. наблюдалось постепенное снижение плодовитости самок, различия между средней плодовитостью в 2000 и в 2003 гг. оказались достоверными ( $t = 6,51$ ;  $df = 57$ ;  $p < 0,001$ ).

Величина удельной плотности поселения самок с марзупиумами колебалась год от года (см. рис. 7). Лишь после 1999 г. наметилась тенденция к направленному уменьшению этого показателя.

Величина, оценивающая вероятность выживания эмбрионов, демонстрировала два всплеска (см. рис. 7). Первый пришелся на 1996–1997 гг. Второй всплеск начался в 2001–2002 гг., достигнув максимума в 2002–2003 гг. Величина оценки вероятности выживания эмбрионов в этот период достигла 0,68.

**Динамика обилия массовых видов бентоса.** По данным предыдущих исследований [7], в глубоководной части акватории Илстой губы, где находится «ядро» поселения *D. glabra*, складывается сообщество *Terebellides stroemi* + *Scoloplos armiger* + *Aricidea nolani* + *Micronephthys minuta*. Многолетние изменения обилия этих полихет приведены на рис. 8.

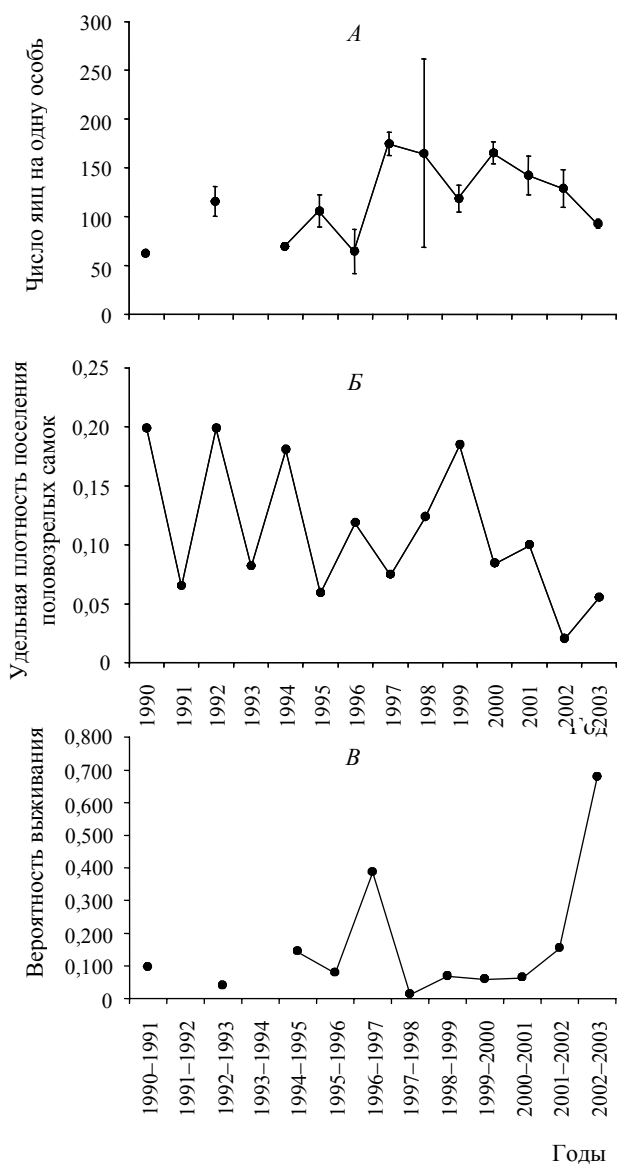


Рис. 7. Динамика основных репродуктивных характеристик в «ядре» поселения *Diastilis glabra*. А – плодовитость самок; Б – удельная плотность поселения самок с марзупиумами; В – оценка вероятности выживания эмбрионов.

раста и повторно вступать в размножение. В наших сборах половозрелых самцов обнаружено не было. Возраст же половозрелых самок установить не удастся, могут быть представлены как двух-, так и трехлетние особи. В связи с этим вторую выделенную нами при анализе размерной структуры когорту мы избегаем трактовать как совокупность особей второго года жизни. Однако в любом случае до третьего года доживают лишь немногие, и поэтому можно

Плотность поселения каждого вида изменяется, по всей видимости, независимо друг от друга.

Поскольку всплеск обилия *D. glabra* приходится на 1999–2003 гг., важно проследить, как изменялось обилие массовых видов биоценоза в этот период. Полученные данные позволяют заметить, что в 2000–2001 гг. произошел небольшой всплеск обилия только у полихеты *Micronephthys minuta*, плотность поселения остальных видов сохраняла стабильность.

На мелководных участках Илистой губы (на станциях, не вошедших в «ядро») в период с 2000 по 2001 гг. отмечалось интенсивное увеличение обилия нитчатых водорослей (рис. 9). В 2002–2003 гг. рост биомассы нитчаток замедлился.

#### Обсуждение результатов.

Проведенный анализ показал, что не вся акватория Илистой губы равномерно испытывает экспансию *D. glabra*, быстрый рост обилия вида происходит лишь в небольшой глубоководной области, ограниченной пятиметровой изобатой.

Столь интенсивное локальное изменение численности крайне характерно для так называемых видов-оппортунистов [9, 16]. К числу таких видов относятся мелкие, короткоживущие организмы, обладающие большой плодовитостью [6].

*D. glabra* обладает очень высокой плодовитостью [4]. Продолжительность жизни особей данного вида различная у разных полов [4]. Половое созревание происходит на второй год жизни. Самцы этого возраста после копуляции, происходящей осенью, погибают. Самки же могут доживать до трехлетнего воз-

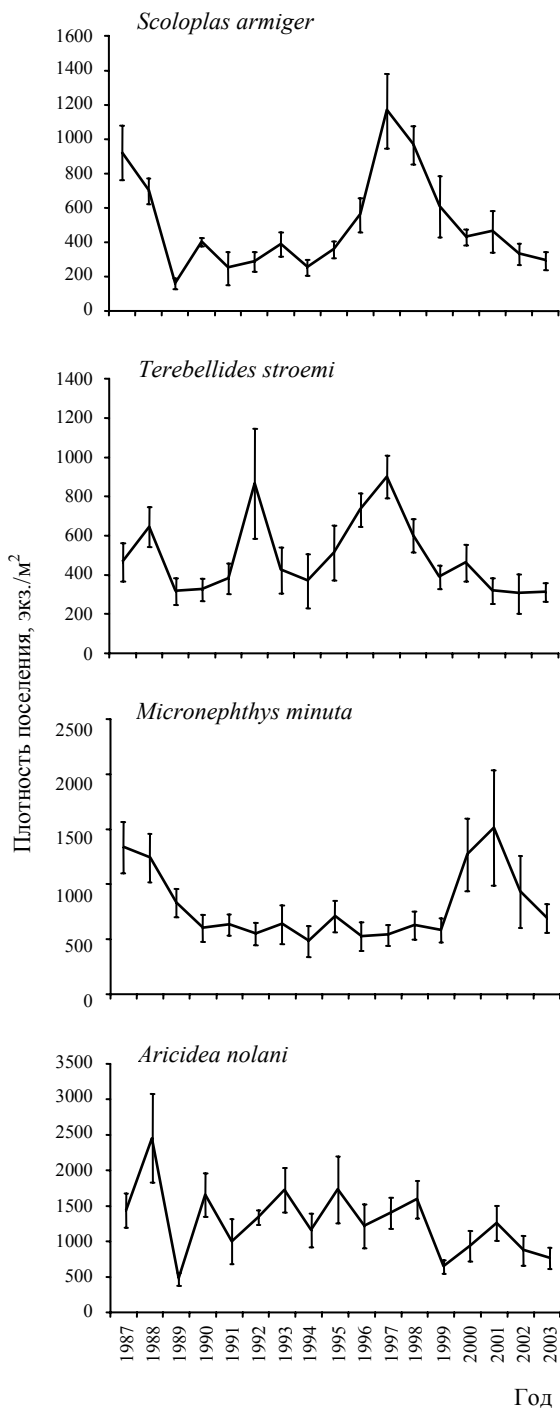


Рис. 8. Динамика плотности поселения массовых видов, формирующих сообщество в области «ядра» поселения *D. glabra*.

утверждать, что продолжительность жизни *D. glabra* невелика. Все сказанное выше позволяет рассматривать *D. glabra* как вид-оппортунист.

Неожиданный всплеск обилия того или иного вида должен иметь свои причины и основываться на изменении каких-то популяционных характеристик. Из общих соображений можно выделить следующие внутривидовые механизмы интенсивного роста численности: падение уровня эмиграции особей из поселения; увеличение иммиграции особей извне; увеличение доли размножающихся особей; увеличение плодовитости самок; падение уровня смертности. Полученные нами данные отчасти позволяют оценить роль этих механизмов в изменении численности *D. glabra* в Илестой губе.

Можно предположить, что в годы роста численности произошел приток иммигрантов из более глубоководных районов, расположенных вне Илестой губы. Однако если бы приток иммигрантов действительно имел место и играл бы решающую роль в изменении численности вида, то отношение обилия особей первой когорты к численности эмбрионов в марзупиумах самок стремилось бы к единице или превышало бы ее. В нашем же случае оно варьировало от 0,01 до 0,68. В среднем за все годы оно составляет 0,11. В связи с этим мы считаем, что у нас нет оснований для утверждения, что рост численности вида связан с какими-то миграционными процессами.

Оценивая долю размножающихся особей (удельную плотность поселения размножающихся самок) и плодовитость самок, каких-то явных трендов выявить не удастся. В последние годы на фоне роста численности происходит даже снижение данных показателей, следовательно, эти параметры не играют решающей роли в обеспечении роста численности вида.

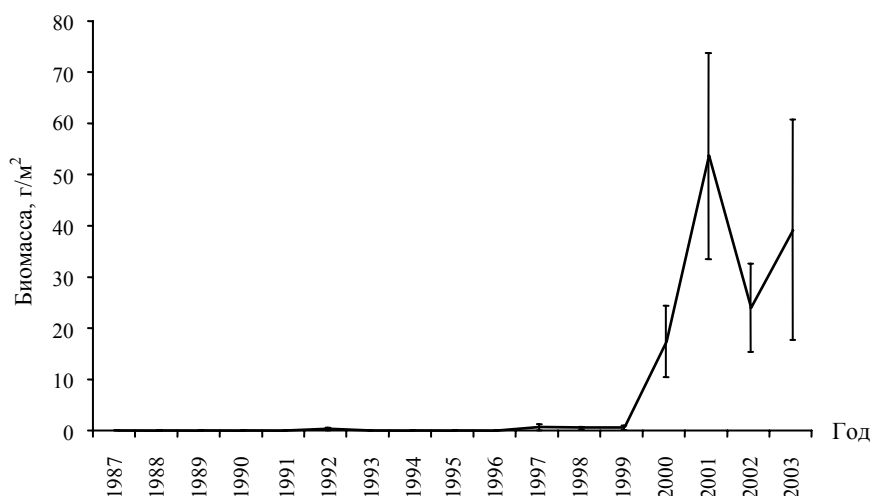


Рис. 9. Динамика биомассы нитчатых водорослей на мелководных станциях Илистой губы.

Уровень смертности отдельных возрастных когорт можно оценить с помощью отношения обилия более старшей когорты в данный год к обилию более младшей когорты в предыдущий год. Чем выше это отношение, тем ниже уровень смертности. На фоне роста численности молоди в 2000–2003 гг. наблюдается и рост величины, оценивающей вероятность перехода из когорты эмбрионов в когорту сеголеток. Анализ динамики этого показателя для старших возрастных групп затруднен. Однако, как демонстрируют данные рис. 6, обилие особей старшей когорты практически не изменяется год от года. Таким образом, рост обилия вида связан с ростом выживания молоди.

Изменение этого параметра должно иметь какие-то причины. В качестве таковых можно рассматривать две группы факторов: климатические и биоценоотические.

В полной мере оценить изменения климата в исследованном районе нам не удалось, однако многолетние наблюдения за температурой воздуха и воды [3] позволяют утверждать, что каких-либо значительных трендов к потеплению или похолоданию в регионе не наблюдается. Наиболее вероятными причинами изменения популяционных параметров в поселении *Diastylis glabra*, на наш взгляд, являются факторы, связанные с биоценоотическим окружением поселения данного вида.

Согласно существующим в литературе данным, всплеск обилия видов-оппортунистов обычно связан либо с дефаунацией сообществ, сформированных равновесными конкурентоспособными видами [8, 12, 13], либо с увеличением притока органики, составляющей пищу оппортунистов [15].

Анализ динамики обилия видов-доминантов сообщества позволяет утверждать, что явного вымирания членов сообщества не происходит, т. е. дефаунации, которая «запускает» экспансию видов-оппортунистов, не наблюдается. Вместе с тем на мелководных участках Илистой губы происходили сильные биоценоотические перестройки, которые, возможно, и повлияли на поселение *D. glabra*. В 2000–2003 гг. в этой части акватории наблюдался интенсивный рост нитчатых водорослей. Увеличение первичной продукции на мелководьях неизбежно должно привести к увеличению притока органики в сообщество. Очевидно, что органическое вещество в виде детрита будет смываться в более глубоководные части акватории. Поскольку детрит служит основным источником пищи для *D. glabra*, скорее всего, это и вызвало увеличение вероятности выживания молоди, что и обусловило рост численности вида.



Мы благодарны всем участникам беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса (гидобиологии) за первичную обработку материала. Большую признательность мы хотели бы выразить сотрудникам Кандалакшского природного заповедника за предоставление базы для проведения работ и всестороннюю поддержку.

*Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.*

### Summary

*Safina D. A., Khaitov V. M.* On the mechanism of *Diastylis glabra* population expansion (Zimmer, 1926) (Crustacea, Cumacea) in a small White sea inlet.

The long-term changes in the population abundance were investigated. It was shown that population growth is associated with increasing probability of survival at younger stages. Increasing of this parameter value is supposed to be due to increase in organic matter inflow.

### Литература

1. Александров Д. А., Нинбург Е. А. Исследование бентоса мелководных губ Белого моря // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1983. № 9. С. 18–26.
2. Иванюшина Е. А. Жизненный цикл *Atylus carinatus* (Amphipoda) в Кандалакшском заливе Белого моря // Зоол. журн. 1984. Т. LXIII. Вып. 2. С. 191–196.
3. Летопись природы Кандалакшского заповедника (ежегодные отчеты). 1986–2002 гг. Работы депонированы в библиотеке Кандалакшского природного заповедника.
4. Ломакина Н. Б. Кумовые раки морей СССР // Определители по фауне СССР. Вып. ЗИН АН СССР. Т. 56. Л., 1959.
5. Маргулис Р. Я. Жизненный цикл *Pontoporeia femorata* Крбугер в Белом море (Ругозерская губа) // Биология Белого моря. Труды Беломорской биологической станции МГУ. Т. 3. 1970. С. 46–50.
6. Пуанка Э. Эволюционная экология. М., 1981.
7. Хайтов В. М. Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения): Канд. дис. СПб., 1999. 257 с.
8. Dauer D. M., Simon Z. L. Habitat expansion among polychaetous annelids repopulating a defaunated marine habitat // Mar. Biol. 1976. N 37. P. 169–177.
9. Grassle J. F., Sanders H. Life histories and the role of disturbance // Deep-Sea Research. 1973. N 20. P. 643–659.
10. Hill C. Interactions between year classes in the benthic amphipod *Pontoporeia affinis*: effects on juvenile survival and growth // Hill C. Mechanisms influencing the growth, reproduction and mortality of two co-occurring amphipod species in the Baltic sea. N 3. Stockholm, 1991. С. 1–26.
11. Kislik D., Khaitov V. The colonisation of space around dead *Mytilus edulis* patches by *Pontoporeia femorata* // 32nd EMBS European Marine Biology Symposium. Lysekil, 1997. P. 112–113.
12. Rosenberg R. Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulfite pulp mill // Oikos. 1972. Vol. 23, N 1. P. 13–20.
13. Rosenberg R. Benthic faunal dynamics during succession following pollution abatement in Swedish estuary // Oikos. 1976. Vol. 27, N 3. P. 414–427.
14. Sarvala J. Interannual variation of growth and recruitment in *Pontoporeia affinis* (Lindstrom) (Crustacea: Amphipoda) in relation to abundance fluctuations // J. exp. mar. biol. ecol. 1986. Vol. 101. С. 41–59.
15. Thistle D. Natural physical disturbances and communities of marine soft bottoms // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. N 6. P. 223–228.
16. Zajac R. N., Whitlatch R. B. Responses of estuarine infauna to disturbance. I Spatial and temporal variation of initial recolonisation // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. N 10. P. 1–14.

Статья поступила в редакцию 17 июня 2004 г.