

МЕТОДИКА
ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 591.08:594

МЕТОД РЕКОНСТРУКЦИИ ДИНАМИКИ ПОПОЛНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
РАКОВИННЫХ МОЛЛЮСКОВ

© 2017 г. М. В. Астахов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: mvastakhov@mail.ru

Поступила в редакцию 17.03.2016 г.

Исходя из представления о стационарности возрастного распределения в танатоценозах раковинных моллюсков, автор приводит алгоритм реконструкции динамики пополнения популяций, аккумулирующих данные танатоценозы. За величину пополнения принимается количество особей генерации, которые дожили до возраста 1+, поскольку в популяциях долгоживущих моллюсков формирование поколений завершается не ранее чем на втором году жизни. Предложено рассматривать среднемноголетнюю величину пополнения как показатель фонового состояния таких популяций.

Ключевые слова: моллюски, популяционная динамика, возрастной состав, танатоценоз, демографические параметры

DOI: 10.7868/S0044513417030035

Как правило, информация о характере популяционной динамики долгоживущих организмов становится доступной только через некоторое количество лет после начала ресурсного или экологического мониторинга. В то же время, при изучении динамики экосистем широко используются реконструкции колебаний численности популяций по единовременно собранным останкам животных из аэробных донных осадков (Soutar, Isaacs, 1969; Finney et al., 2010) или из культурных слоев древних поселений человека (Савинецкий и др., 2005; Антипушина и др., 2009; Крылович и др., 2013). Таким способом, например установлено, что колебания численности некоторых рыб при современной интенсивной эксплуатации промыслом не отличаются по периоду и амплитуде от колебаний, происходивших на протяжении предшествовавших двух тысячелетий (Кляшторин, Любушин, 2005; Soutar, Isaacs, 1969). Подобные результаты косвенно подтверждают мнение о том, что характер флуктуаций численности видоспецифичен, а внешние факторы оказывают лишь модифицирующее влияние (Никольский, 1974; Нестеренко, 1986).

С этих позиций перспективными в плане реконструкций популяционной динамики по единовременно собранным данным являются речные популяции долгоживущих раковинных моллюсков, прежде всего водных. Связано это с тем, что после гибели таких моллюсков их скелетные образования сохраняются на участке обитания популяции многие годы. Разумеется, с течением времени происходит деструкция раковин, и

самые мелкие объекты разрушаются быстрее остальных. Однако на этапе накопления, или танатоценоза (стадия тафономического цикла, предшествующая захоронению и фоссилизации), степень сохранности даже мелких раковин позволяет не только проводить их количественный учет, но и использовать органические компоненты их внутреннего слоя для определения постмортального возраста. Важно, что период, в течение которого сохраняются раковины, зачастую многократно превышает максимальную продолжительность жизни самих моллюсков. Среди речных остатков присутствуют скелетные образования как моллюсков, отмерших в одном возрасте, но принадлежащих к разным поколениям, так и моллюсков одного года рождения, но отмерших в разном возрасте. Очевидно, что с годами накопление раковин “обобщает” информацию о динамике смертности в популяции. Следовательно, выборку из танатоценоза можно рассматривать как форму воплощения стационарного возрастного распределения. В целом перечисленные обстоятельства позволяют воссоздавать общую картину пополнения популяций долгоживущих раковинных моллюсков по данным разового сбора материала.

Предлагаемый метод реконструкции динамики пополнения базируется на изучении возрастной структуры танатоценоза в купе с оценкой численности каждой генерации наличной популяции. Для его реализации вместе с живыми моллюсками на учетных площадках (станциях) собирают скелетные образования особей, отмерших за

Пример анализа возрастного состава танатоценоза

Возрастная группа (x)	Относительная частота (k), %	Кумулятивная частота (s), %
1+	0.6	0.6
2+	0.6	1.2
3+	0.6	1.8
4+	1.2	3.0
5+	3.0	6.0
6+	3.6	9.6
7+	4.8	14.4
8+	6.6	21.0
9+	11.5	32.5
10+	12.0	44.5
11+	23.5	68.0
12+	14.5	82.5
13+	12.7	95.2
14+	4.8	100
Σ	100	—

многолетний период. При исследовании популяции двустворчатых моллюсков выборку из танатоценоза формируют, учитывая либо только правые, либо только левые створки. Возраст объектов определяют по годовым меткам, различимым на поверхности или на спилах скелетных образований (Clark, 1974; Козминский, 2003; Arrighetti et al., 2012). Затем на основе данных анализа возрастного состава танатоценоза рассчитывают относительные частоты встречаемости объектов каждого возраста. После чего путем накопительного суммирования относительных частот (k) получают кумулятивные относительные частоты (s):

$$s_i = \sum_{k_1}^{k_i} k,$$

где s_i — кумулятивная относительная частота встречаемости объектов i -го возраста, а k_i — относительная частота встречаемости объектов i -го возраста.

Очевидно, что первую возрастную группу при этом составят объекты, возраст которых был определен как 1+. Возраст самой многочисленной в танатоценозе возрастной группы будет соответствовать типичной продолжительности жизни особей популяции, а кумулятивные относительные частоты покажут характерные для данной популяции доли особей, которые отмирают к концу каждого последующего возрастного интервала.

Общеизвестно, что из-за высокой смертности на ранних этапах онтогенеза, формирование генераций у долгоживущих моллюсков завершается только на втором году жизни (Герасимова, Максимович, 2009). Поэтому возраст 1+ является стартовым в контексте последующих изменений численности каждой новой генерации. С учетом

сказанного уровень смертности особей генерации в момент вступления в первую возрастную группу можно принять за 0%, а соответствующий ему уровень выживаемости за 100%. Вычитая из последней величины кумулятивные показатели смертности (s_i), рассчитанные для других возрастных групп, мы получим ряд значений, характеризующих присущие популяции особенности возрастного изменения уровня выживаемости (l_i):

$$l_i = 100 - s_i.$$

Вычисляемые таким образом значения являются одним из промежуточных результатов для последующей реконструкции динамики пополнения. В графической интерпретации ряд этих значений будет представлять собой кривую выживаемости изучаемой популяции (заметим, что согласно установившейся традиции, аналогичные показатели в демографических таблицах принято обозначать через l_x). Другим промежуточным результатом, необходимым для реализации предлагаемого нами метода, являются численности (n_i) всех наличных генераций. Подходы к оценке показателей n_i общеизвестны (Методы..., 1968).

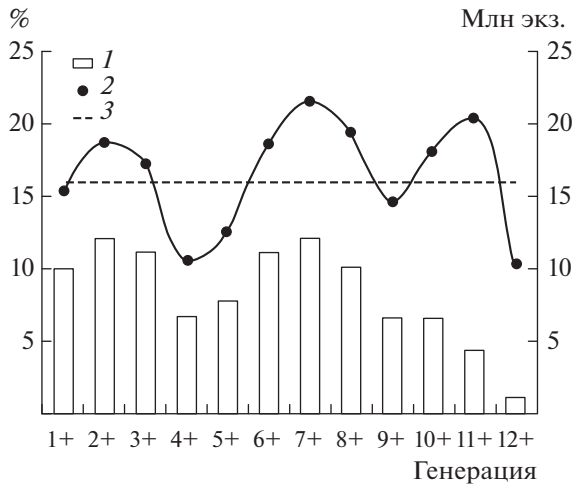
Сам метод определения величин пополнения (r_i) за счет каждой i -й генерации прост. Сначала нужно найти частное от деления показателя численности (n_i) каждой наличной генерации на соответствующий возрасту генерации уровень выживаемости (l_i), а затем это частное (по сути представляющее собой 1% от пополнения за счет данной генерации) умножить на 100:

$$r_i = n_i/l_i \times 100.$$

Что касается величины пополнения за счет генерации 1+, то в грубом приближении ее допустимо принимать равной количеству годовиков (n_1) наличной популяции. Наш опыт показывает, что в таком случае искомая величина оказывается несущественно ниже результата, получаемого по представленной выше формуле.

Нередки ситуации, когда в пробах даже из хорошо развитых поселений моллюсков отсутствуют особи младших возрастов (Наумов, 2006; Герасимова, Максимович, 2009). Однако отсутствие информации по одной или нескольким младшим возрастным группам не может препятствовать выявлению общего характера многолетней динамики пополнения в популяции долгоживущих организмов.

Предлагаемый метод ранее был протестирован на популяциях двустворчатых моллюсков *Corbicula japonica* Prime 1864 из р. Раздольная (Приморский край) и *Anadara broughtoni* (Schrenck 1867) из залива Петра Великого Японского моря (Астахов, Олифиренко, 2002; Олифиренко, 2007; Астахов,



Пример реконструкции пополнения популяции раковинных моллюсков:

1 — возрастной состав наличной популяции на момент исследования (слева), 2 — кривая пополнения, 3 — среднее многолетнее значение пополнения (справа).

2014). Следует подчеркнуть, что в перечисленных работах описание метода представлено не было.

Здесь в качестве примера приведены результаты (таблица, рисунок) реконструкции динамики пополнения численности *C. japonica* из Тавричанского лимана Японского моря (43°18' с.ш., 131°47' в.д.). Материал для расчетов — выборки из танатоценоза ($n = 166$) и наличной популяции ($n = 90$) — был получен после обследования 54 станций (дночерпатель Петерсена, 1/40 м²), рассредоточенных по акватории лимана (площадь ~10 км²) в августе 2001 г. Средняя плотность распределения живых особей составила 138 экз./м², а их общая численность ~153 млн экз. Возраст объектов оценивали по годовым слоям роста, различимым на спилах (Clark, 1974). Из рисунка видно, что данная популяция характеризуется 4–5-летними циклами пополнения. При этом максимальная спектральная плотность приурочена к периоду 4 года (анализ Фурье, ППП STATISTICA 10 StatSoft Inc.). Типичная продолжительность жизни в популяции составила 11 лет, максимальная 14 (таблица); возраст живых особей достигал 12+, а среднее многолетнее значение пополнения оказалась близкой к 16 млн экз. (рисунок). Последний показатель определяли в соответствии с рекомендацией по вычислению средних приростов за период времени, т.е. как среднюю геометрическую (Плохинский, 1970).

Таким образом, в настоящей работе нами предложен простой метод получения данных для расчета среднееголетней величины пополнения, которую мы рассматриваем как меру фонового состояния популяции. Сопоставляя с этим показателем численность учтенных в том или

ином году моллюсков возраста 1+ можно оценить изменения состояния популяции в ходе долгосрочного мониторинга. Основанием для этого является тот факт, что именно на базе межгодовых флуктуаций пополнения формируется результирующая динамика популяции. Очевидно, что проведение реконструкций динамики пополнения актуально при планировании (перед началом) промысловой эксплуатации популяций.

Динамика пополнения численности любой популяции закономерно отражается на межгодовых флуктуациях скорости ее роста. На популяциях позвоночных показано, что если периодичность колебаний скорости роста популяции много меньше времени, в течение которого производился сбор костных останков для выявления уровня повозрастной смертности, то на основании таких данных можно составлять достаточно точные демографические таблицы (Коли, 1979). В нашем случае периодичность пополнения, а значит и периодичность колебаний скорости роста популяции, не менее двух раз укладывается в пределах временного промежутка, сопоставимого с типичной для особей популяции продолжительностью жизненного цикла. Важно, что последний значительно короче периода, за который были накоплены створки отмерших моллюсков. Следовательно, рассчитанные по выборке из танатоценоза показатели выживаемости ($l_i \equiv l_x$) можно использовать для вычисления таких демографических параметров популяции, как смертность (d_x), удельная смертность (q_x) и удельная выживаемость (p_x) (Коли, 1979; Бигон и др., 1989; Erickson et al., 2006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипушина Ж.А., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф., Пахневич А.В., Крылович О.А. и др., 2009. Динамика фауны беспозвоночных литорали о. Адак (Алеутские о-ва) в позднем голоцене по археозоологическим данным // Экология. № 2. С. 140–148.
- Астахов М.В., 2014. Динамика пополнения популяций двустворчатых моллюсков: подход к оценке, использование в производственных расчетах // XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук: тез. докл., Красноярск, 22–26 сент. 2014 г. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://gbo.sfu-kras.ru/publication>.
- Астахов М.В., Олифиренко А.Б., 2002. Производственный потенциал скопления двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* в реке Раздольной // V Региональная конференция Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии: тез. докл., Владивосток, 21–24 нояб. 2002 г. Владивосток: ДВГУ. С. 10–11.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир. 667 с.

- Герасимова А.В., Максимович Н.В., 2009. О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Вып. 3. С. 82–97.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А., 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО. 235 с.
- Козминский Е.В., 2003. Рост, демографическая структура популяции и определение возраста у *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. Т. 82. № 5. С. 567–576.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. Пер. с англ. М.: Мир. 364 с.
- Крылович О.А., Савинецкий А.Б., Савинецкий А.Б., 2013. Динамика добычи рыб древними алеутами острова Адак (Алеутские острова, Аляска) в среднем и позднем голоцене // Зоологический журнал. Т. 92. № 9. С. 1117–1128.
- Методы определения продукции водных животных, 1968. Под ред. Винберга Г.Г. Минск: Вышэйшя школа. 246 с.
- Наумов А.Д., 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб.: ЗИН. 367 с.
- Нестеренко В.А., 1986. Специфичность динамики численности трех видов грызунов Приморского края // Экология. № 5. С. 43–48.
- Никольский Г.В., 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность. 447 с.
- Олифиренко А.Б., 2007. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* в заливе Петра Великого (Японское море). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИПРО-центр. 24 с.
- Плохинский Н.А., 1970. Биометрия. М.: МГУ. 368 с.
- Савинецкий А.Б., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф., 2005. Некоторые проблемы исторической экологии: объекты, методы, результаты, интерпретация // Зоологический журнал. Т. 84. № 10. С. 1188–1201.
- Arrighetti F., Teso V., Brey T., Mackensen A., Penchaszadeh P.E., 2012. Age and growth of *Olivancillaria de-shayesiana* (Gastropoda: Olividae) in the Southwestern Atlantic Ocean // Malacologia. V. 55. № 1. P. 163–170.
- Clark G.R., 1974. Growth lines in invertebrate skeletons // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. V. 2. 77–99.
- Erickson G.M., Currie P.J., Inouye B.D., Winn A.A., 2006. Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology // Science. V. 313. P. 213–217.
- Finney B.P., Alheit J., Emeis K.-C., Field D.B., Gutiérrez D., Struck U., 2010. Paleoecological studies on variability in marine fish populations: A long-term perspective on the impacts of climatic change on marine ecosystems // Journal of Marine Systems. V. 79. P. 316–326.
- Soutar A., Isaacs J.D., 1969. History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California // CalCOFI Reports. V. 13. P. 63–70.

A METHOD FOR RECONSTRUCTING THE RECRUITMENT DYNAMICS IN POPULATIONS OF SHELL-BEARING MOLLUSKS

M. V. Astakhov

*Institute of Biology and Soil Sciences, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: mvastakhov@mail.ru*

Based on the notion of age distribution stationarity in thanatocenoses, a reconstruction algorithm of the recruitment dynamics in Conchifera populations is advanced. The number of individuals that achieved an age of 1+ is taken as the recruitment size because in the populations of long-lived mollusks the formation of generations is completed not earlier than during the second year of life. The average long-term annual value of recruitment is proposed to be considered as an index of the background state of such populations.

Keywords: mollusks, population dynamics, age structure, thanatocenosis, demographic parameters