

РАЗМЕРНАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ВЗРОСЛОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ *PSEUDOCALANUS MINUTUS* АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (КАМЧАТКА)

По результатам годовых наблюдений за популяцией псевдокалянуса показано наличие в популяции большой и малой морф. Прослежено изменение половой структуры каждой из форм и средней длины самцов и самок. Популяция в Авачинской губе имеет пространственную структуру, центральная и прибрежная части различаются по многим популяционным характеристикам псевдокалянуса. На основе собственных и литературных данных сделан вывод, что бимодальность распределения особей по размерам — неспецифический механизм приспособления популяции к неоднородной среде.

Размерная и половая структура популяции в значительной степени определяет ее функционирование и динамику ее численности, поэтому их изучение должно быть взаимосвязанным. Авачинская губа служит местом откорма молоди, в частности лососевых. Веслоногие ракообразные являются основным постоянным компонентом планктона губы и в значительной степени определяют ее продукционные и самоочистительные параметры. *Pseudocalanus minutus* (Kröyer, 1848) — один из наиболее массовых представителей таксоцена копепоид в губе, который играет важную роль в рационе промысловых рыб. Научная и практическая ценность изучения популяционной биологии псевдокалянуса очевидна, но пока таких исследований в районе губы не проводили. В задачу данного исследования входило изучение сезонных изменений параметров структуры взрослой части популяции.

Материал и методика. Сбор проб в губе проводили с апреля 1985 г. по январь 1986 г. в слое 10—0 м сетью БДС (диаметр входного отверстия 37 см; газ № 36). Отбор проб производили в трех точках прибрежной части (в двух у восточного и в одной у западного побережья), а также в одной точке в центре губы. Под биноклем измеряли по 100 самок из каждой пробы и всех наличных самцов (как правило, 20—30). Результаты измерений обрабатывали статистически. Анализ характера распределения особей в выборках по размерам осуществляли с помощью вероятностной бумаги [8, 9]. Графически выборки разделяли на отдельные внутри себя квазинормально распределенные совокупности, а затем определяли средние этих совокупностей и их стандартные отклонения.

Результаты и их анализ. Анализ распределения самок и самцов по размерам показал, что популяция псевдокалянуса в Авачинской губе состоит из двух форм — большой и малой. В дальнейшем анализ каждой из форм проводили отдельно. В ряде проб самцов из-за их малочисленности не удалось разделить на формы (данные в этих случаях приведены суммарные), и не во все даты удалось взять пробы во всех точках, но часть взятых проб была качественной. Сравнение проб из трех прибрежных точек показало, что они практически не различаются по рассмотренным параметрам, поэтому данные по этим точкам были усреднены. Только однажды (30.05.85) существенные различия были отмечены между пробами, взятыми у восточной и западной частей побережья. Статистически достоверные различия по всем рассмотренным показателям отмечены между выборками из центральной и прибрежной частей губы. В частности, в центральной части значительно больше крупной формы (табл. 1—3). В прибрежной части различия в размерах самок двух форм, как это видно из таблицы 2, достоверно меньше ($\alpha = 0,1$). Средние размеры самок большой формы не различаются в разных районах губы. Средние размеры малой формы ниже в центре губы

Таблица 1. Численность взрослых особей в 1985 г. в Авачинской губе, экз./м³

Дата	Прибрежная часть			Центральная часть		
	ОЧ	МФ	БФ	ОЧ	МФ	БФ
23.04	1901	1072	829	2867	1684	1183
30.04	2100	1071	1025	13886	5367	8519
16.05	12521	4554	7967	20000	2806	17194
22.05	—	—	—	11020	1785	9235
30.05	9234	3608	5626	18600	6405	12195
04.06	—	—	—	23000	2796	20204
26.06	8911	8192	719	—	—	—
22.07	6668	6500	168	—	—	—
03.08	8875	8875	0	—	—	—
26.08	2542	2542	0	—	—	—
01.09	—	—	—	1400	1400	0
08.10	7167	6719	448	—	—	—
m_x за период	6657,7	4779,2	1864,7	12967,6	3177,6	9790,2

Примечания: 1. ОЧ — общая численность; МФ — малая форма; БФ — большая форма (здесь и в табл. 5). 2. Прочерком отмечено отсутствие количественных сборов.

($\alpha=0,05$). Изменения размеров в течение года, если судить о них по коэффициентам вариации, несколько выше в прибрежной части. В течение года изменчивость размеров у малой формы выше, чем у большой. Изменения размеров у обеих форм происходят с невысокой взаимной корреляцией. Коэффициент корреляции равен 0,40 ($\alpha=0,1$).

Половая структура в прибрежной и центральной частях губы различается (табл. 4). Доля самцов в центральной части в среднем ниже, чем в прибрежной. Соотношение численностей самцов и самок у обеих форм в этих частях также различаются. Степень проявления полового диморфизма характеризовали отношением длин (средняя длина самки/средняя длина самца). Это отношение выше в прибрежной части (табл. 5). У малой формы этот показатель достоверно различен в сравниваемых районах губы ($\alpha=0,1$). Различия в средних длинах самцов и самок у большой формы больше, чем у малой ($\alpha=0,05$). Степень проявления полового диморфизма у большой формы более постоянна, чем у малой.

Обсуждение. Распределение длин самцов и самок у псевдокалянуса в Авачинской губе бимодально. В популяции присутствуют две размерных формы. Размерный диморфизм характерен и для иных видов copepod. В частности, это показано для *Acartia clausi* [3, 4] *Paracalanus parvus* [2] и др. Обнаружено разделение популяции на две размерные формы и у других планктонных организмов, в частности водорослей и простейших [7, 11]. Бимодальность распределения особей по размерам характерна не только для популяций планктонных организмов. Обнаружена она и в популяциях рыб, насекомых, наземных растений [10]. Из этого можно предположить, что наличие двух размерных форм является неким общим принципом организации популяций.

Вероятно, причин и механизмов образования такой бимодальности может быть множество. В каждом конкретном случае это обуславливается сложным переплетением причин внешних и внутренних. Среди внутривидовых причин этого могут быть как связанные с генетической дифференциацией популяции, так и обусловленные эпигенетическим разнообразием возможностей. Внешние причины формирования бимодальности могут действовать как через пространственно-временную неоднородность среды, так и через избирательное выедание хищниками и другие биотические связи. Несмотря на наличие ряда общих причин и механизмов формирования бимодальности в распределении особей по размерам, следует оценивать каждую популяцию конкретно [10], каждый экологический факт рассматривать как целостное явление [1]. Бимодальность (полибимодальность) распространения в популяциях особей по размерам — общий неспецифический механизм,

Таблица 2. Размерная структура самок в популяции *Pseudocalanus minutus* в Авачинской губе *

Дата	Температура воздуха, °C	Малая форма		Большая форма		L_{σ}	
		L_m	Доля в общей численности самок, %	L_{σ}	Доля в общей численности самок, %	L_m	
Прибрежная часть губы							
23.04.85	6,0	1,44 ±0,18	70,0	1,82 ±0,10	30,0	1,264	
30.04		1,31 ±0,17	65,5	1,865±0,11	34,5	1,418	
16.05		1,66 ±0,25	50,0	1,90 ±0,16	50,0	1,145	
30.05	8,5	1,59 ±0,20	43,5	1,79 ±0,16	56,5	1,125	
18.06		1,55 ±0,15	90,0	1,86 ±0,10	10,0	1,200	
26.06		1,515±0,14	94,0	1,895±0,07	6,0	1,250	
22.07	8,0	1,40 ±0,12	98,0	1,90 ±0,05	2,0	1,286	
03.08		1,38 ±0,12	98,5	1,68 ±0,06	1,5	1,217	
26.08		1,36 ±0,10	100,0	—	—	—	
19.09		1,425±0,12	100,0	—	—	—	
08.10		1,345±0,10	99,0	1,74 ±0,02	1,0	1,294	
18.10		1,345±0,10	100,0	—	—	—	
30.10		1,425±0,12	100,0	—	—	—	
25.11		1,455±0,15	100,0	—	—	—	
26.12		1,42 ±0,12	100,0	—	—	—	
07.01.86		1,44 ±0,16	55,0	1,62	45,0	1,125	
m_x		1,439±0,01	—	1,800±0,09	—	1,232±0,09	
Коэффициент вариации			0,069		0,049		0,075
Центральная часть губы							
23.04.85	6,0	1,43 ±0,18	69	1,88 ±0,12	31	1,315	
30.04		1,50 ±0,20	43	1,88 ±0,13	57	1,253	
16.05		1,27 ±0,10	10	1,88 ±0,18	90	1,480	
22.05	8,5	1,22 ±0,10	14	1,78 ±0,14	86	1,459	
30.05		1,48 ±0,18	35	1,86 ±0,16	65	1,257	
04.06		1,38 ±0,18	12	1,68 ±0,16	88	1,217	
18.06	8,0	1,52 ±0,12	81	1,88 ±0,12	19	1,213	
26.06		1,46 ±0,14	90	1,83 ±0,10	10	1,253	
03.08		1,40 ±0,10	94	1,78 ±0,20	6	1,271	
01.09		1,36 ±0,11	100	—	0	—	
19.09		1,46 ±0,11	100	—	0	—	
28.09		1,45 ±0,12	100	—	0	—	
18.10		1,43 ±0,11	100	—	0	—	
25.11		1,47 ±0,12	100	—	0	—	
m_x		1,42 ±0,09	—	1,83 ±0,07	—	1,30±	
Коэффициент вариации			0,058	—	0,049	—	±0,10
						0,076	

* L_m — длина малой формы; L_{σ} — большой формы (здесь и в табл. 3).

способствующий более надежному существованию популяций в пространственно неоднородной меняющейся среде. Модельные исследования роли карликовых форм в сохранении популяций проходных рыб показывают, что популяции с карликовыми самцами в два раза более устойчивы к внешним неблагоприятным условиям, чем таковые без карликовых самцов [6].

Переходя к веслоногим ракообразным, большую устойчивость к неблагоприятным условиям размерно полиморфных популяций можно объяснить следующим образом. Интенсивность физиологических процессов, в частности дыхания, в значительной мере определяется массой (размером) рачка [5]. Интенсивность обмена малой формы выше, она быстрее созревает и имеет более высокую скорость воспроизводства, чем большая форма, хотя последняя более устойчива к голоданию и перенесению других неблагоприятных воздействий. Пространственно-временная изменчивость среды создает чередование условий, более благоприятных то одной, то другой форме. Это поддерживает размерный

Таблица 3. Размерная структура самцов в популяции *Pseudocalanus minutus* Авачинской губы

Августинской ГЭС

Дата	Малая форма		Большая форма		L_{σ} L_M
	L_M	Доля в общей численности самцов, %	L_{σ}	Доля в общей численности самцов, %	
Прибрежная часть					
23.04.85	1,24 $\pm$ 0,22	21,5	1,47 $\pm$ 0,08	78,5	1,185
30.04	1,155 $\pm$ 0,14	22,0	1,415 $\pm$ 0,12	78,0	1,225
16.05	1,16 $\pm$ 0,11	10,0	1,40 $\pm$ 0,06	90,0	1,207
30.05	1,13 $\pm$ 0,09	15,0	1,42 $\pm$ 0,08	85,0	1,203
26.05	1,17 $\pm$ 0,09	50,0	1,51 $\pm$ 0,17	50,0	1,291
22.07	1,19 $\pm$ 0,11	95,0	1,39 $\pm$ 0,03	5,0	1,168
03.08	1,18 $\pm$ 0,10	100,0	—	0	—
26.08	1,12 $\pm$ 0,08	100,0	—	0	—
01.09	1,17 $\pm$ 0,07	100,0	—	0	—
20.09	1,20 $\pm$ 0,06	100,0	—	0	—
08.10	1,08 $\pm$ 0,06	38,0	1,23 $\pm$ 0,04	62,0	1,132
25.10	1,08 $\pm$ 0,08	25,0	1,30 $\pm$ 0,06	75,0	1,204
m_x	1,160 $\pm$ 0,047	—	1,39 $\pm$ 0,09	—	1,203 $\pm$ 0,03
Коэффициент вариации	0,041	—	0,034	—	0,038
Центральная часть					
23.04	1,34 $\pm$ 0,18	20	1,48 $\pm$ 0,07	80	1,090
30.04	1,18 $\pm$ 0,22	28	1,48 $\pm$ 0,05	72	1,254
16.05	1,17 $\pm$ 0,09	26	1,40 $\pm$ 0,10	74	1,197
22.05	1,17 $\pm$ 0,06	20	1,38 $\pm$ 0,08	80	1,179
30.05	1,17 $\pm$ 0,12	30	1,38 $\pm$ 0,08	70	1,200
04.06	1,08 $\pm$ 0,08	13	1,36 $\pm$ 0,08	85	1,259
01.09	1,15 $\pm$ 0,07	100	—	0	—
m_x	1,17 $\pm$ 0,09	—	1,41 $\pm$ 0,05	—	1,196 $\pm$ 0,07
Коэффициент вариации	0,073	—	0,037	—	0,052

полиморфизм и позволяет популяции с двумя и более размерными формами более оптимально использовать ресурсы среды.

Нами сделана попытка объяснить изменение доли большой формы заносом из океана. Если бы это происходило благодаря заносу из океана, то увеличение численности большой формы происходило бы прежде всего у мыса Сигнальный, возле которого приливное течение максимально. Однако, как показало сравнение проб из разных точек, это не так. Изменение соотношения форм, вероятно, обусловлено процессами в губе. Смена условий среды изменяет соотношение важности задач, стоящих перед популяцией. И популяция реагирует изменением соотношения форм. В дальнейших исследованиях интересно было бы выяснить, как генетически связаны эти формы, являются ли они отражением генетического полиморфизма или следствием эпигенетической изменчивости.

Различия в соотношении форм и их характеристиках в прибрежной и центральной частях свидетельствуют о пространственной дифференциации популяции псевдокалянуса в губе. Пространственная подразделенность популяции обусловлена особенностями динамической структуры водных масс губы. Пространственную структуру популяции псевдокалянуса в губе можно представить в виде нескольких (двух и более) пространственных ячеек, интенсивность обмена особями между которыми колеблется во времени. Число этих ячеек в течение года может меняться, о чем свидетельствует наличие различий между восточными и западными побережьями, в сборах 30.05.85 и отсутствие различий в другие сроки. Планктоноядные рыбы (в частности, молодь лососевых) неодинаково используют при откорме всю акваторию губы. Отсюда вытекает не только теоретическая, но и практическая необходимость более

Таблица 4. Доля самцов во взрослой части популяции *Pseudocalanus minutus* Авачинской губы, %

Дата	Прибрежная часть			Центральная часть		
	В популяции в целом	У малой формы	У большой формы	В популяции в целом	У малой формы	У большой формы
23.04.85	28,01	10,7	50,5	20,9	7,1	40,6
30.04	33,3	14,5	53,1	29,0	21,0	34,0
16.05	34,1	9,4	48,2	25,6	47,2	22,0
22.05	29,8*	—	—	36,8	45,5	35,2
30.05	15,5	6,0	21,7	11,3	9,8	12,1
04.06	9,3*	—	—	16,5	17,7	16,4
26.06	4,7	2,6	29,1	33,9*	—	—
22.07	17,0	16,6	33,9	—*	—*	—*
03.08	10,0	10,0	—	4,4*	—	—
26.08	12,4	12,4	—	—*	—*	—*
01.09	16,5	16,5	—	14,3	14,3	—
19.09	18,0	18,0	—	1,3*	—	—
08.10	—	3,5	85,5	11,4*	—	—
25.11	20,5	6,1	100	14,7*	—	—
7.01.85	13*	—	—	—*	—*	—*

Примечание. Звездочка у цифры указывает на невозможность разделения форм, а звездочка у прочерка — на отсутствие проб.

глубокого изучения пространственной структуры популяций планктонных животных в губе и факторов, ее определяющих.

Суммируя результаты работы, следует еще раз подчеркнуть, что к популяциям планктонных животных и псевдокалануса в губе, в частности, необходим целостный подход, учитывающий взаимосвязь динамики популяции с ее полиморфизмом и пространственной структурой. Основы такого целостного подхода в планктонологии еще не разработаны, но хотелось бы надеяться, что и наша работа в какой-то степени будет содействовать его созданию *.

1. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. — Киев: Наук. думка, 1977. — 271 с.
2. Ковалев А. В. Изменчивость некоторых планктонных Сопероо (Crustacea) в морях Средиземноморского бассейна // Биология моря. — 1967. — Вып. 17. — С. 144—196.
3. Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1957. — 9. — С. 39—57.

Таблица 5. Степень проявления полового диморфизма в размерах в популяции *Pseudocalanus minutus* Авачинской губы *

Дата	Прибрежная часть		Центральная часть	
	МФ	БФ	МФ	БФ
23.04	1,161	1,238	1,05	1,27
30.04	1,139	1,314	1,271	1,270
16.05	1,431	1,357	1,085	1,343
22.05	—	—	1,043	1,290
30.05	—	1,261	1,287	1,348
04.06	1,347	—	1,278	1,235
26.06	1,295	—	—	—
22.07	1,176	1,295	—	—
03.08	1,169	—	—	—
26.08	1,214	—	—	—
01.09	—	—	1,183	—
08.10	1,245	1,415	—	—
m_x	$1,242 \pm 0,10$	$1,305 \pm 0,06$	$1,171 \pm 0,11$	$1,293 \pm 0,04$
Коэффициент вариации	0,079	0,048	0,095	0,035

* Приведены величины отношения средняя сумма самок / средняя длина самцов.

* Авторы приносят благодарность научному сотруднику КО ТИНРО В. И. Карпенко за предоставленные данные и всем сотрудникам КОП ТИГ, помогавшим в сборе материала.

4. Прусова И. Ю., Шадрин Н. В. Сезонные изменения численности и размеров двух форм *Avartia clausi* Giesbr. в Севастопольской бухте // Экология моря. — 1983. — Вып. 15. — С. 17—20.
5. Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 196 с.
6. Шапиро А. Л. О роли карликовых форм в сохранении популяции проходных рыб // Моделирование биологических сообществ. — Владивосток: ДВНЦ, 1975. — С. 62—78.
7. Byorklund K. R., Swanberg N. R. The distribution of two morphotypes of the radiolarian *Amphimelissa sitosa* Cleve (Nassellarida): A result of environmental variability // Sarsia. — 1987. — 72, N 3. — P. 245—254.
8. Cassie R. M. The analysis of polymodal frequency distribution by the probability paper method // New Zealand Sci. Rev. — 1950. — 8, N 1. — P. 89—91.
9. Harding J. P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution // J. Mar. Biol. Ass. UK. — 1949. — 29, N 1. — P. 141—153.
10. Huston M. A., De Angelis D. L. Size bimodality in monospecific populations: a critical review of potential mechanisms // Amer. Natur. — 1987. — 129, N 5. — P. 678—707.
11. Комаркова J. Morphological variation in natural populations of *Anabaena lemmermanii* in respect to existence of *Anabaena ufermoelii* // Arch. Hydrobiol. Suppl. — 1988. — 80, N 1—4. — P. 93—108.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН Украины, Севастополь
Камчат. отд-ние Тихоокеан. океанол. ин-та,
Петропавловск-Камчатский

Получено
12.02.90

N. V. SHADRIN, V. E. SOLOKHINA

DIMENSIONAL AND SEXUAL STRUCTURE OF THE ADULT PART OF POPULATION OF PSEUDOCALANUS MINUTUS IN THE AVACHINIAN INLET (KAMCHATKA)

Summary

Results of annual observations of *Pseudocalanus* population are described. The population has two dimensional morphs: big and small ones. Change in the sexual structure of each form as well as in average length of males and females are traced. The population in the inlet has a spatial structure. Central and coastal parts differ in many population characteristics of *Pseudocalanus*. Proceeding from the authors' own data and from those available in literature it is concluded that bimodality of size distribution of individuals is a nonspecific mechanism of the population adaptation to inhomogeneous environment.

УДК 577.475(26):591

О. В. КОСИХИНА

ИССЛЕДОВАНИЕ ПИТАНИЯ ЩЕТИНКООЧЕЛЮСТНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ МОРЕЙ

Установлен качественный и размерный состав пищи сагитт из Атлантического и Индийского океанов (*Flaccisagitta inflata*, *F. hexaptera*, *Pterosagitta draco*, *Onittosagitta bakulata*, *F. robusta*). У всех сагитт преобладающим кормовым объектом являются копеподы (предпочитаются мелкие особи). У видов *P. draco*, *O. bakulata* и *Ferrosagitta robusta* отмечена избирательность в питании. У массовых *F. inflata*, а также *F. hexaptera* избирательность не наблюдалась. Выявлено два типа организации кишечника. Время переваривания пищи у *F. inflata* — 1,3 ч (вакуолизированный кишечник), *P. draco* — 2,5 ч (невакуолизированный кишечник). Определены суточные рационы. У мелких сагитт они достигают 150%, а у половозрелых — 12% массы тела.

Хетогнаты относятся к постоянным и наиболее характерным представителям планктона морей и океанов всех широт. Иногда они образуют, особенно в период размножения, плотные скопления, составляющие до 30% общей биомассы планктона при абсолютной массе до 100 мг/м³ [1, 5]. Щетинкоочелюстные могут превышать по своей биомассе копепод [23, 25], что подтверждают и собственные наблюдения.

© О. В. Косихина, 1992