

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

А. Л. Сухотин, Э. Е. Кулаковский, Н. В. Максимович

Изучены особенности сезонных изменений линейного роста мидий в условиях подвешного культивирования и литорали в губе Чула (Кандалакшский залив, Белое море). Показана возможность моделирования сезонной периодичности роста беломорских мидий по динамике температуры воды. При перемещении литоральных мидий в подвешную культуру темп их роста был ниже, чем у культивируемых моллюсков. Последние, перенесенные на литораль, обгоняли в росте исходно литоральных мидий. Рассмотрена зависимость скорости роста моллюсков от их размеров и возраста.

В настоящее время на Белом море широко осуществляются научно-технические работы по созданию промышленной марикультуры мидии. Предпосылкой для этого явились результаты многолетних исследований биологии и жизненного цикла мидий в условиях подвешного культивирования, выполненные в губе Чула Кандалакшского залива (Кулаковский, 1987).

Большое значение в комплексных исследованиях придается изучению линейного роста мидий, обитающих в разных условиях, поскольку наибольшие размеры, темп роста и продолжительность жизни сильно варьируют не только в разных частях ареала, но и в пределах одной и той же акватории. Даже представители одной и той же группы животных в одинаковых условиях существования могут значительно различаться по темпам роста (Кулаковский и др., 1986; Theisen, 1968; Kautsky, 1982).

Цель настоящей работы заключается в исследовании сезонных закономерностей роста мидий в разных биотопах и изменений темпов роста при смене биотопов.

Работа выполнена на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР в 1987—1988 гг. Мидий (*Mytilus edulis* L.) для исследования отбирали с искусственных субстратов мидиевого хозяйства, расположенного в губе Чула (мыс Каргеш), а также с литорального поселения (Иванов-наволоки), находящегося вблизи хозяйства. Особей с каждого поселения помещали в два сетчатых садка по 50 экз. в каждом. По два садка было выставлено в отмеченных биотопах — на среднем горизонте литорали Иванова-наволоки и на глубине 1,5 м от поверхности воды на мидиевом хозяйстве, причем в каждом биотопе (литораль или толща воды) один из садков содержал мидий из другого местообитания.

Литоральные мидии были представлены десятью возрастными группами от 3 до 12 лет размерами 9,5—41,8 мм. Мидии с искусственных субстратов были представлены семью возрастными группами (2—8 лет) размерами 9,7—72,1 мм. Каждая из экспериментальных групп мидий состояла из особей, имеющих различный размер и возраст (см. таблицу). Возраст моллюсков оценивали путем анализа наружной морфологии раковин, учитывая, что метки зимней остановки роста образуют ступенчатую зону раздела соседних ростовых колец, причем приняли, что различия по частоте встречаемости одноразмерных и одновозрастных особей не скажутся на результатах анализа. В течение года было осуществлено 13 промеров всех мидий в каждом из садков. В летнее время измерения проводили три раза в месяц, весной и осенью — один раз в месяц, с ноября по апрель промеров не проводили. К концу срока наблюдений в садках, установленных на литорали, выжило 73% особей, а в условиях марикультуры — 91%. Отсев происходил равномерно, независимо от размеров и возраста экспериментальных моллюсков.

Полученные данные позволили провести реконструкцию роста мидий по уравнению Бергаланфи

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}),$$

где L_{∞} , k и t_0 — параметры; L_t — длина особи (мм) в возрасте t (лет). Параметры находили методом, описанным в работе М. В. Миной (1973).

Характер сезонных изменений темпа роста определяли с учетом среднемесячных значений температуры поверхностного слоя воды в губе Чула: с января по декабрь соответственно — 0,9; —0,8; —0,8; —0,2; 3,1; 9,1; 13,2; 13,8; 9,5; 4,8; 1,8; —0,3° (Бабков, 1982). Исходя из этих данных годовая сумма градусодней составляет 1932,2. Для

включения температуры в уравнение роста вместо возраста использованы накопленные величины соответствующих сумм градусодней (Ursin, 1965), причем:

$$L^D = L_{\infty} (1 - e^{-k(D-D_0)}),$$

$$k' = k/Dy; D^0 = Dy t^0,$$

где Dy —сумма градусодней в году; D —сумма градусодней в онтогенезе; D^0 —сумма градусодней к теоретическому моменту начала роста. При построении модели сезонного роста за температуру, при которой линейный рост мидий прекращается, принимали наиболее низкую — минус $0,9^\circ$.

Размерный и возрастной состав экспериментальных групп мидий

Длина, мм	П—П	П—Л	Л—П	Л—Л
5,0—14,9	2/2	5/3	5/5	6/2
15,0—24,9	1/1	6/5	18/17	13/12
25,0—34,9	9/7	4/2	13/13	25/19
35,0—44,9	18/14	11/8	14/13	6/5
45,0—54,9	6/6	10/7	—	—
55,0—64,9	6/5	10/8	—	—
65,0—74,9	8/8	4/2	—	—
2	50/43	50/35	50/48	50/38
Возраст особей в начале эксперимента, лет	П—П	П—Л	Л—П	Л—Л
1	—	1/1	—	—
2	1/1	7/4	—	1/0
3	3/0	16/13	6/6	5/3
4	27/25	21/14	5/4	5/4
5	8/6	2/0	5/5	4/4
6	5/5	2/2	6/6	8/5
7	4/4	1/1	4/4	4/2
8	2/2	—	2/2	2/2
9	—	—	7/6	7/6
10	—	—	5/5	4/4
11	—	—	7/7	8/7
12	—	—	3/3	2/1
2	50/43	50/35	50/48	50/38

Примечание: П—П — культивируемые мидии в условиях подвесной культуры; П—Л — культивируемые мидии в условиях литорали; Л—П — литоральные мидии в условиях подвесной культуры; Л—Л — литоральные мидии в условиях литорали. В числителе — количество мидий в начале эксперимента (07.08.87), в знаменателе — количество мидий через год.

Для оценки закономерностей изменения величин прироста мидий были использованы уравнения регрессии: прямолинейной — для зависимости от размеров мидий и экспоненциальной — для зависимости от возраста. Уравнение последней имело вид

$$\Delta L = Q e^{-qt}$$

где ΔL — прирост в длину за год; t — условный возраст (порядковый номер возрастной группы); Q, q — константы; e — основание натуральных логарифмов. Параметры уравнений находили методом наименьших квадратов.

В целом характер роста мидий на искусственных субстратах и литорали описывается следующими уравнениями Бергаланфи:

на субстратах плотов

$$L_t = 113,3(1 - e^{-0,140(t-0,489)});$$

на литорали

$$L_t = 52,5(1 - e^{-0,112(t-0,197)}).$$

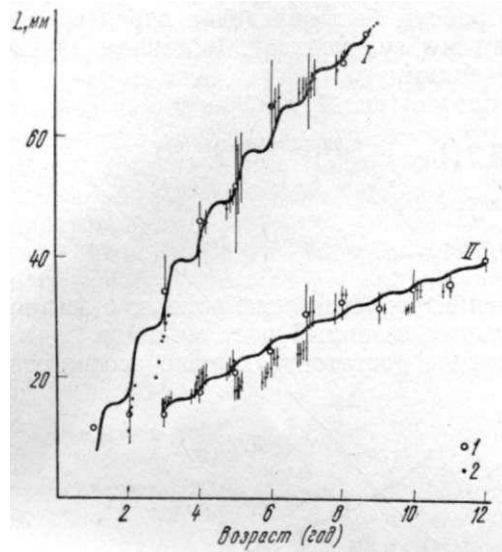


Рис. 1. Линейный рост культивируемых (I) и литоральных (II) мидий в их естественных биотопах:

1 — средний размер одновозрастных особей до начала эксперимента; 2 — средние размеры одновозрастных особей, наблюдаемые в процессе эксперимента. Вертикальные штрихи ограничивают стандартную ошибку средней.

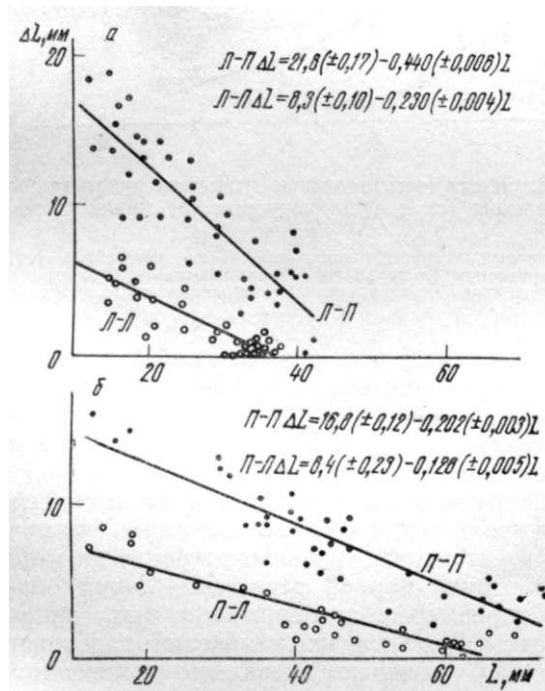


Рис. 2. Зависимость величины годового прироста особей литоральных (а) и культивируемых (б) мидий от их линейного размера:

П-П — культивируемые мидии в условиях подвесной культуры; П-Л — культивируемые мидии в условиях литорали; Л-П — литоральные мидии в условиях подвесной культуры; Л-Л — литоральные мидии в условиях литорали.

Для целей нашей работы был определен характер сезонных изменений роста, учитывая суммы градусодней. В данном случае он описывается следующими уравнениями:

на субстратах плотов (рис. 1, а)

$$L_D = 113,3(1 - e^{-7,25 \cdot 10^{-8}(D-944,8)});$$

на литорали (рис. 1, б)

$$L_D = 52,5(1 - e^{-5,80 \cdot 10^{-8}(D-380,6)}).$$

При сопоставлении теоретических кривых с эмпирическими данными, характеризующими сезонный рост мидий в садках, видно, что во многих случаях модель достаточно хорошо соответствует реальной си-

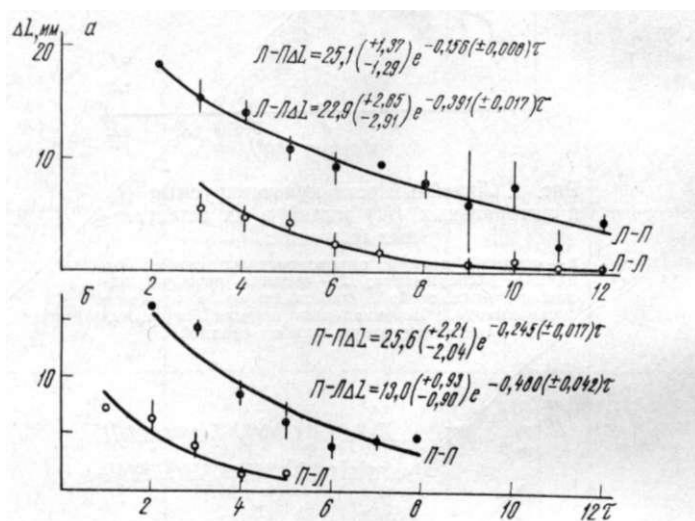


Рис. 3. Зависимость величины годового прироста особей литоральных (а) и культивируемых (б) мидий от их возраста:

t — условный возраст (порядковый номер возрастной группы).
 ΔL — прирост в длину за год. Вертикальные штрихи ограничивают стандартную ошибку средней. Остальные обозначения см. на рис. 2.

туации. Следует отметить, что размер особей двухлетнего возраста, живущих в толще воды, оказывается заметно ниже предсказанного моделью роста. В целом отмеченные сезонные изменения размеров мидий в условиях культивирования лучше соответствуют модели сезонного роста, чем в случае литоральных моллюсков.

К концу эксперимента величины прироста мидий разного размера и возраста были неодинаковы. Тенденции снижения годового прироста мидий в каждой из экспериментальных групп были формализованы использованием уравнения парной регрессии. Таким образом, связь величин прироста с размером особей может быть описана уравнением прямой линии (рис. 2), а для их изменений с возрастом моллюсков наиболее подходящей моделью оказалась экспоненциальная зависимость (рис. 3). Очевидно, что прирост литоральных и культивируемых мидий в естественных биотопах различен. В условиях осушной зоны прирост в среднем в 2—3 раза ниже, а с увеличением размера и возраста особей это расхождение увеличивается (рис. 2, 3). Причем у культивируемых мидий снижение годового прироста с возрастом происходит достоверно быстрее, чем у литоральных, что очевидно при сравнении коэффициентов регрессии соответствующих уравнений (см. рис. 3).

Более важным было установить закономерности изменений прироста мидий при улучшении и ухудшении условий их обитания. В нашей работе речь идет о реакции мидий на перемещение из литорального поселения в подвесную культуру и наоборот (рис. 4). В первом случае отчетливо прослеживается явление компенсаторного роста. При этом самые мелкие (12—16 мм) из экспериментальных особей за год почти удваивают начальные размеры (рис. 4, кривая 2). Их прирост вполне сопоставим с приростом культивируемых мидий (см. рис. 2, 3) и в два-три раза превышает увеличение размеров литоральных моллюсков в естественном биотопе. Крупные особи в среднем также имеют заметно более высокий темп роста, но снижение величин их приростов по ме-

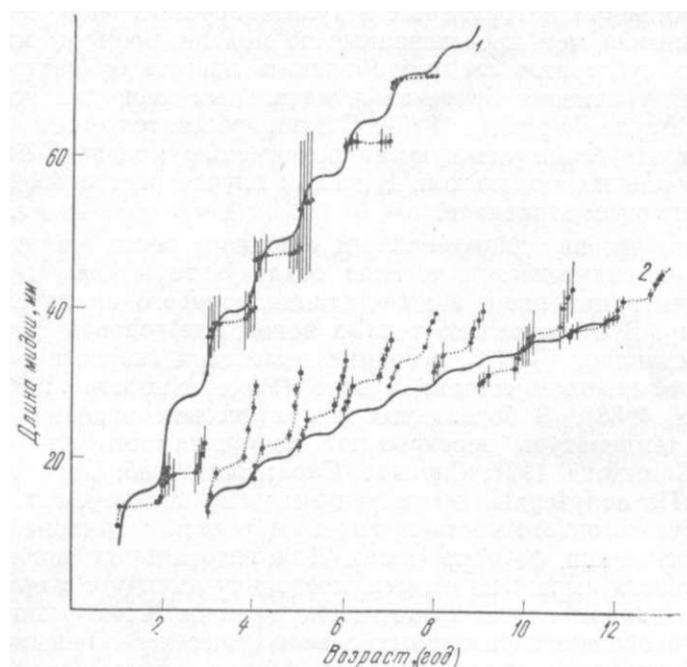


Рис. 4. Снижение и увеличение (пунктирные линии) темпов роста мидий при переносе культивируемых моллюсков на литораль (1) и литоральных в подвесную культуру (2) соответственно.

ре увеличения размеров происходит быстрее, чем в норме (см. рис. 2). Напротив, при учете возрастного состава экспериментальных групп оказалось, что у литоральных мидий в условиях культивирования величины приростов снижаются с возрастом менее резко (рис. 3, Л—П). Аналогичные отношения прослеживаются и у мидий, выращенных в условиях подвесного хозяйства и перенесенных на литораль (рис. 3, П—Л). Таким образом, меньшие по размерам мидии во всех случаях «переноса» наиболее резко реагируют на изменение условий обитания.

При ухудшении условий обитания с увеличением возраста особей приросты снижаются более резко, чем с увеличением линейных размеров. Следует отметить, что величины годового прироста культивируемых мидий в осушной зоне несколько меньше зависят от их возраста, чем у находящихся в соседнем садке изначально литоральных моллюсков. За время наблюдений удалось отметить следующую тенденцию: особи, перенесенные из толщи воды на литораль, сохраняют в среднем более высокие приросты по сравнению с литоральными моллюсками тех же размеров и возраста, и наоборот.

Известно, что у мидий на литорали более низкий темп роста по сравнению с сублиторальными особями (Савилов, 1953; Baird, 1966; Seed, 1969; 1973), а наибольший темп роста характерен для мидий, находящихся в толще воды, — в садках, на буях, плотках и т. д. (Резниченко, Солдатова, 1976; Rodhouse et al., 1984; Fréchette, Bourget, 1985). Разница в скорости роста мидий, находящихся в пелагиали и сублиторали, возможно, обусловлена различием в количестве и качестве доступной пищи. Резкие различия характера роста беломорских мидий на литорали и в подвесной культуре подчеркивают разницу условий их обитания в данных биотопах в Кандалакшском заливе Белого моря.

Нами было отмечено некоторое несоответствие эмпирических данных моделям роста литоральных и культивируемых мидий. Возможно, что более низкие, чем предсказанные по модели, размеры мидий с искусственных субстратов следует объяснить известным фактом слабого соответствия уравнения Берталанфи начальным периодам роста (Theisen, 1975; Waune, Worrall, 1980). С этим обстоятельством, вероятно, следует связать более удачную аппроксимацию моделью Берталанфи роста литоральных моллюсков. В нашем случае рост особей младших поколений не рассматривался.

Известно, что на закономерности сезонного роста моллюсков влияют такие изменяющиеся в течение года факторы, как температура воды, концентрация пищи в воде, стадия полового цикла самих моллюсков и др. В относительно теплых водах, где годовой перепад температур составляет 5–7°C, сезонные изменения скорости роста определяются количеством сестонона в воде (Page, Hubbard, 1987; Thompson, Nickols, 1988). В бореальных и арктических водоемах сезонные изменения температуры перекрывают по значимости все остальные факторы (Садыхова, 1971; Сиренко, Саранцова, 1985; Darg, 1976; Theisen, 1968). По полученным нами данным, у культивируемых мидий закономерности сезонного роста лучше соотносятся с влиянием температуры как основного фактора роста. Для литоральных моллюсков такая зависимость выражена слабее, поскольку наряду с влиянием температуры в данном случае существенно влияние более резких изменений условий обитания, связанных с периодическим осушением. Таким образом, мы считаем, что в условиях Кандалакшского залива Белого моря, где разница среднемесячных температур зимой и летом достигает 15°C, сезонная периодичность роста мидий достаточно хорошо может быть предсказана по динамике температуры воды.

Поскольку отмеченные нами процессы, связанные с явлением компенсаторного роста, достаточно хорошо известны (Baird, 1966; Lande, 1973), мы не будем их рассматривать. Более интересным представляется обсуждение закономерностей изменений величин прироста экспериментальных особей в связи с различиями их размера и возраста. Широко известно и используется на практике явление снижения темпа роста животных с возрастом (Baird, 1966; Seed, 1968). Многие исследователи считают, что величина прироста мидий определяется в основном их размерами (Савилов, 1953; Lande, 1973; Samtleben, 1977). Как свидетельствуют полученные нами данные, последнее положение не всегда справедливо. Хотя мелкие мидии более резко реагируют на изменение условий, к угнетающему действию осушения более чувствительными оказались особи старших возрастов: так, с увеличением возраста темп роста снижается быстрее, чем с увеличением размера экспериментальных особей. Факт более резкого снижения приростов с увеличением размеров и возраста литоральных моллюсков по сравнению с культивируемыми требует специальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря. — В кн.: Исследования фауны морей. Л., 1982, т. 27/35, с. 3—16.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря. — В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987, с. 64—76.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А. Характеристика поселения съедобной мидии в условиях опытно-промышленного хозяйства на Белом море. — Биол. моря, 1986, № 4, с. 35—40.
- Мина М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях). — В кн.: Рост животных. Зоология позвоночных. Итоги науки и техники, 1973, т. 4, с. 68—115.
- Резниченко О. Г., Солдатова И. Н. Экспериментальное обоснование специфики ценозов обрастания. — В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 150—153.
- Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*. — Труды Института океанографии АН СССР, 1953, т. 7, с. 198—256.
- Садыхова И. А. Рост дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в подводных садках залива Петра Великого (район острова Путятин): Автореф. дис. ... канд. биол. наук М., 1971.
- Сиренко Б. И., Саранчова О. Л. Двухлетние наблюдения за ростом мидий *Mytilus edulis* L. в садках в губе Чупа (Белое море). — В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л., 1985, с. 23—28.
- Baird R. P. Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis* L.). — Fish. Invest., Ser. II, 1966, N 2, p. 11—33.
- Bavne B. L., Woghall C. M. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. — Mar. Ecol. Progr. Ser., 1980, 3, N 4, p. 317—328.
- Dare P. J. Settlement, growth and production of mussels, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England. — Fish. Invest., Ser. II, 1976, N 1, p. 1—25.
- Fréchette M., Bourget E. Food limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. — Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1985, 42, N 6, p. 1166—1170.
- Kautsky N. Growth and size structure in a baltic *Mytilus edulis* population. — Mar. Biol., 1982, 68, N 2, p. 117—133.
- Lande E. Growth, spawning and mortality of the blue mussel (*Mytilus edulis* L.) in Prestvaagen, Trondheimsfjorden. — K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Miscellanea, 1973, 11, p. 1—26.
- Page H. M., Hubbard D. M. Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1987, 111, N 2, p. 159—179.
- Rodhouse P. G., Roden C. M., Burnell G. M., Hensey M. P., McMahon T., Ottway B., Ryan T. H. Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. — Mar. Biol. Ass. U. K., 1984, 64, N 3, p. 513—529.
- Samtleben C. Klappenwachstum und Entwicklung von Größenverteilungen in Population von *Mytilus edulis* L. — Meyniana, 1977, 29, S. 51—69.
- Seed R. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1968, 48, N 3, p. 561—584.
- Seed R. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. II. Growth and mortality. — Oecologia, 1969, 3, N 3/4, p. 317—350.
- Seed R. Absolute and allometric growth in the mussel *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia). — Proc. Malac. Soc. London, 1973, 40, N 5, p. 343—357.
- Theisen B. F. Growth and mortality of culture mussels in the Danish Wadden Sea. — Meddr. Danm. fisk-og Havunders N. S., 1968, 6, N 1—4, p. 47—78.
- Theisen B. F. Growth parameters of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) estimated from tagging data. — Meddr. Danm. fisk-og Havunders N. S., 1975, 7, p. 99—110.
- Thompson J. K., Nickols F. H. Food availability controls seasonal cycle of growth in *Macoma balthica* (L.) in San Francisco Bay, California. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1988, 116, N 1, p. 43—61.
- Ursin E. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. — Meddr. Danm. fisk-og Havunders N. S., 1965, 4, N 1, p. 1—16.