

УДК 594.124 (262.5)

Золотницкий А.П.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Среди актуальных задач, стоящих перед биологической наукой и рыбохозяйственной практикой, одной из наиболее важных является расширенное воспроизводство и рациональная эксплуатация живых ресурсов в морях и океанах. В условиях стабилизации мирового вылова на уровне 90-95 млн. т, рост добычи гидробионтов в последнее десятилетие осуществляется в основном за счет увеличения объемов их выращивания в пресноводной и морской аквакультуре [1, 2].

Из различных направлений марикультуры важнейшее значение имеет конхиокультура – культивирование раковинных (двустворчатых и брюхоногих) моллюсков. По данным ФАО [3], в настоящее время ежегодные объемы выращивания моллюсков в мире достигают почти 5 млн. т.

Черное море в силу своего физико-географического положения, климатических условий, высокой первичной продуктивности шельфа, наличия в нем значительных естественных запасов моллюсков является весьма перспективным бассейном для их крупномасштабного культивирования. Один из наиболее важных объектов черноморской конхиокультуры – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck).

К настоящему времени для Черного моря разработана биотехнология и технические средства культивирования мидий, получены конкретные результаты при промышленном выращивании этого вида [4-7]. Однако, несмотря на определенный прогресс этого направления, оно до сих пор в значительной степени базируется на эмпирическом опыте, а не на твердой теоретической основе.

Между тем известно, что с возрастанием сложности и увеличением размерностей марикультурных систем последние приобретают принципиально новые свойства, и при крупномасштабном культивировании уже невозможно обходиться только интуицией и практическими навыками [8, 9], на что указывают многочисленные случаи деформации биоты ряда акваторий при массовом выращивании в них моллюсков [10-12].

В задачу настоящей работы входило исследование закономерностей функционирования популяций мидии на различных типах гидробиотехнических сооружений (ГБТС) и изучение механизмов формирования на них урожая моллюсков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования являлись популяции мидии, выращиваемые на различных типах гидробиотехнических сооружений (ГБТС) – линейном, стержневом и непрерывном носителях, установленных в разное время в Керченском проливе.

Для культивирования использовали три типа искусственных субстратов (коллекторов), отличающихся между собой геометрической формой и разным соотношением площади ( $S$ , м<sup>2</sup>) к единице длины ( $L$ , м) коллектора, которое мы назвали относительной поверхностью коллектора (субстрата) –  $s = S/L$ . Для 1-го типа коллектора, структурным элементом (модулем) которого являлись пенопластовые пластины (размером 8х3х0,8 см),  $s$  составляла 0,09; для коллекторов 2 типа, где модулем являлись округлые шашки ( $d = 6$  см и  $h = 4$  см),  $s$  была равна 0,21; коллекторы 3 типа представляли собой кубические шашки с длиной ребра 15 см,  $s$  которого была равна 0,34 (0,34 м<sup>2</sup> на 1 м).

Для характеристики состояния моллюсков в процессе выращивания регулярно, с интервалом 0,7-1,5 месяца, с помощью водолазов брали пробы: с линейных носителей – целые (1,5-3 м) коллекторы, обычно в 3-х повторностях. На непрерывных коллекторах брали отдельные фрагменты в верхней, средней и нижней частях коллектора, длиной 0,8-2 м, в отдельных случаях обрабатывали целую полупетлю (7 м).

Моллюсков очищали от обрастателей, взвешивали и с каждой выборки брали пробы, обычно 100-200 экз. Мидий распределяли на размерные группы с интервалом 5 мм и составляли вариационные ряды. Из каждой группы 10-30 экз. использовали для проведения индивидуальных анализов – определяли общую массу (со створкой), отдельно – массу мягких тканей, створок, гонад, гепатопанкреаса, межстворчатой жидкости. Численность и биомассу мидий пересчитывали на 1 м или 1 м<sup>2</sup> площади коллектора.

Исследовали динамику численности и биомассы моллюсков в течение цикла выращивания, а также изменение их средней длины и массы.

Связи между различными переменными аппроксимировали линейными, степенными, экспоненциальными и гиперболическими функциями. Для статистической обработки полученных материалов использовали компьютерные пакеты «Statgraphics», «Microcal Origin-40» и электронные таблицы «Excel».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованиях по марикультуре черноморской мидии практически всеми авторами отмечены значительные колебания численности и биомассы моллюсков на коллекторах после их постановки в море [6, 10, 13, 14]. Указанные различия являются следствием совокупности целого ряда абиотических и биотических факторов среды.

К первым относятся океанографические особенности того или иного водоема, где производится постановка ГБТС – степенью его открытости (или закрытости), рельефом дна, преобладающими ветрами, системой постоянных и неустойчивых

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

течений, приводящих к мелкомасштабным неоднородностям, возникающим вследствие турбулентности, градиентов температуры, солености, освещения – т.е. физико-химическими граничными условиями.

Ко вторым – интенсивность размножения маточных стад, выживаемость личинок на ранних фазах онтогенеза, таксисы и др. Указанные вопросы, безусловно представляющие большой научный и практический интерес, имеют самостоятельное значение и в настоящей работе не рассматриваются, поскольку освещены в ряде других публикаций [15-18]. Здесь же основное внимание уделяется закономерностям динамики численности и биомассы мидий уже после оседания на коллектор.

Анализ имеющихся материалов показал, что численность осевшего спата на различных типах коллекторов подвержена весьма значительным флюктуациям как при постановке их в разные годы, так и установленных в одно и то же время.

В связи с этим в качестве отправной точки общего анализа рассмотрим динамику наиболее важных популяционных параметров на 1 типе коллектора ( $s = 0,09$ ).

В период колонизации мидиями искусственных субстратов, продолжающийся от одного до трех месяцев, наблюдаются существенные различия в интенсивности и масштабах оседания спата. Из рис. 1 видно, что численность осевших личинок на 1 км субстрата отличалась между собой почти на 2 порядка.

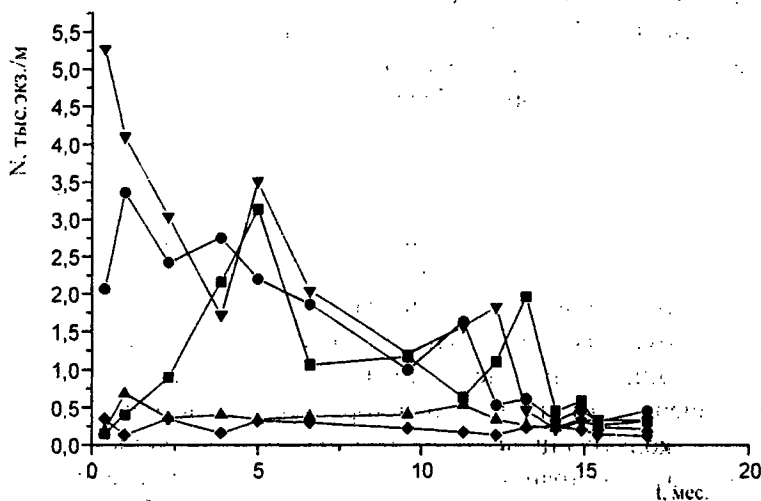


Рис. 1. Динамика численности мидий на коллекторах, установленных в разные годы (1 тип субстрата)

После оседания и в течение всего последующего цикла культивирования на коллекторах наблюдались большие или меньшие колебания численности (рис. 1), связанные, с одной стороны, с элиминацией ранее прикрепившихся к субстрату особей, с другой – с дополнительным оседанием личинок. Однако во всех случаях по прошествии определенного времени плотность моллюсков стабилизировалась возле некоторой величины (асимптоты), близкой к 300 экз./м, которую можно назвать предельной плотностью насыщения данного типа коллектора, поскольку

возле нее процессы эмиграции (элиминации) и иммиграции (дополнительного оседания) уравнивали друг друга.

Проведенный автокорреляционный анализ не выявил достоверной зависимости между начальным и последующими пиками численности, а сериальный анализ с помощью диаграмм Морана [19] показал, что угловой коэффициент ( $\text{tg}\alpha$ ) в уравнении, связывающий разность логарифмов начальной и последующей плотности ( $\ln N_i - \ln N_{i+1}$ ), в зависимости от начальной величины ( $\ln N_i$ ) колеблется в пределах 0,93-1,73, что указывает на затухающий тип колебаний.

В целом, рассматривая динамику численности моллюсков можно видеть, что в течение цикла культивирования наблюдалась общая тенденция снижения плотности особей, которую можно описать экспоненциальным уравнением вида:

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-rt),$$

где  $N_0$  и  $N_t$  – численность моллюсков в начальный период оседания и во время  $t$  (мес.),  $r$  – удельная скорость снижения численности (элиминации) ( $\text{мес.}^{-1}$ ). В частности, для кривых, представленных на рис. 1, удельная скорость элиминации колеблется в пределах 0,041-0,194  $\text{сут}^{-1}$ .

Весьма примечательным является то, что если начальные плотности моллюсков различались между собой более чем в 50 раз, то разница между максимальными и минимальными конечными их значениями ( $N_{\text{max}}/N_{\text{min}}$ ) не превышала 1,5-2. В среднем плотность мидий на данном типе коллектора составляла  $288 \pm 63$  экз./м. Следовательно, чем выше была начальная плотность, тем интенсивнее протекал процесс элиминации и наоборот. Через 12-15 месяцев популяция приходила к численности, близкой к равновесной (квазистационарной), характерной для данного типа коллектора.

Вместе с тем, из полученных данных можно видеть, что численность моллюсков в конце цикла выращивания на данном типе коллектора зависит от начальной плотности – чем последняя выше, тем, как правило, больше особей остается на субстратах по завершении цикла культивирования.

Таким образом, из приведенных данных следует, что в процессе культивирования мидии на искусственных субстратах имеет место четко выраженная, зависящая от плотности авторегуляция численности, обусловленная внутривидовой конкуренцией, приводящая популяцию моллюсков к квазистационарному состоянию. В свою очередь последнее определяется своеобразной «экологической емкостью» искусственного субстрата.

Параметр  $r$  можно рассматривать в качестве показателя интенсивности (напряженности) внутривидовой конкуренции за субстрат и, соответственно, пищу, которые необходимы моллюскам для осуществления своей жизнедеятельности. По своей сути этот показатель аналогичен показателю « $k$ », широко известному в популяционной экологии  $k$ -факторному анализу [19, 20].

Если обратиться к данным, полученным на других коллекторах, имеющих большую относительную поверхность ( $s = 0,21$  и  $0,34$ ) и иную геометрическую форму, то на них наблюдался аналогичный характер динамики численности, отличавшийся от предыдущей типа лишь количественными значениями.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

В начальный период колонизации, когда внутривидовая (и межвидовая) конкуренция за субстрат, как ресурс, необходимый для жизнедеятельности мидий, была еще не очень велика, их плотность на коллекторах могла даже возрастать, но после достижения определенного максимума начинала снижаться до уровня, в определенной степени «запрограммированного» архитектурой данного коллектора.

Так, на 2 и 3 типах коллекторов наблюдается более высокая начальная концентрация осевшего спата. Это объясняется, по-видимому, тем, что с увеличением относительной поверхности коллектора возрастает вероятность «захвата» им личинок мидий, находящихся в планктоне.

Как и на предыдущем типе коллектора, на 2 и 3 типах искусственных субстратов после достижения максимума, численность моллюсков начинала снижаться, причем элиминация так же достаточно хорошо описывалась указанным выше экспоненциальным уравнением. В процессе культивирования хотя и наблюдаются отдельные пики подъема и падения численности, обусловленные дополнительным оседанием личинок и элиминацией взрослых моллюсков, в конечном итоге последняя приходила к состоянию неустойчивого равновесия, причем большей начальной плотности так же соответствовала несколько более высокая конечная численность.

Таким образом, по мере увеличения площади субстрата на 1 м<sup>2</sup> коллектора конечная средняя плотность моллюсков возрастала пропорционально величине относительной поверхности субстрата.

Так, на коллекторах с  $s = 0,21$  средняя плотность в конце цикла культивирования составляла  $856 \pm 125$  экз./м, а на субстратах с  $s = 0,34$  она увеличилась до  $1588 \pm 208$  экз./м. Кроме того, следует отметить и тот факт, что конечная численность на 1 типе субстрата варьировала более значительно, чем на других типах, но по мере возрастания  $s$  разброс значений  $N_t$  уменьшался.

Анализ связи конечной численности ( $N_t$ ) с относительной поверхностью субстрата показал наличие тесной зависимости между ними, которую можно выразить в виде аллометрического уравнения:

$$N_t = 6,17 \cdot s^{1,27 \pm 0,92} \quad r=0,95. \quad (1)$$

Коэффициент регрессии в данном уравнении достоверно ( $P \leq 0,05$ ) больше единицы. Это свидетельствует о том, что скорость роста численности моллюсков опережает рост относительной поверхности субстрата.

В связи с полученными данными определенный интерес представлял вопрос о зависимости скорости элиминации от начальной плотности моллюсков не в общем виде, а конкретном, количественном выражении.

Для унификации полученных данных нами была пересчитана плотность моллюсков с 1 м<sup>2</sup> и на 1 м<sup>2</sup> поверхности каждого типа субстрата. После этого находили удельную скорость элиминации ( $r$ ) в виде функции начальной численности ( $N_0$ ).

Статистическая обработка материала показала, что связь между этими переменными хорошо аппроксимируется логарифмической функцией, имеющей вид:

$$r = 0,048 \cdot \ln N_0 - 0,046 \quad r=0,92. \quad (2)$$

Следовательно, зная начальную плотность моллюсков на единице площади любого типа коллектора, по уравнению (2) можно рассчитать ее величину в конце цикла культивирования.

Параллельно со снижением численности мидий на коллекторах происходит взаимосвязанный, но противоположно направленный процесс – возрастание биомассы моллюсков (рис. 2). Он также характеризовался определенными флуктуациями, но в отличие от численности, стабилизация биомасса на определенном уровне, характерном для данного типа субстрата, осуществлялась раньше, через 6-10 месяцев культивирования.

Для I типа коллектора средняя конечная биомасса мидий (урожай на корню) составила  $2,85 \pm 0,64$  кг/м (рис. 2).

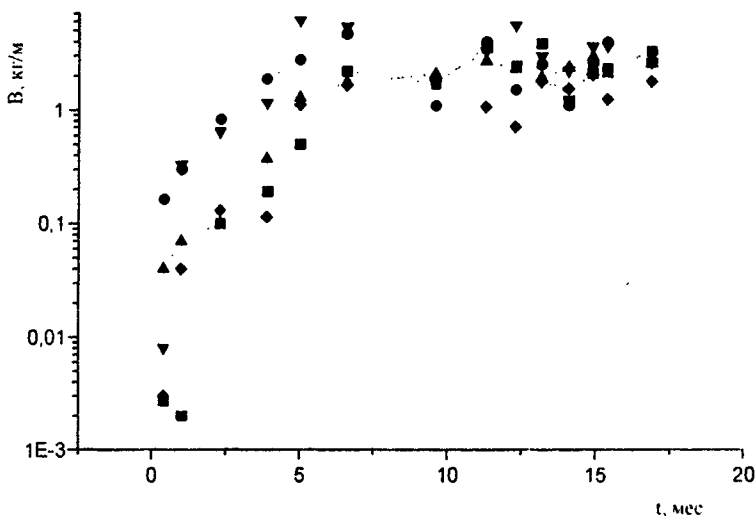


Рис. 2. Динамика биомассы мидий на коллекторах, установленных в разные годы (I тип субстрата)

Аналогичная картина изменений биомассы наблюдалась и на других типах коллекторов. Выход «на плато», т.е. достижение состояния, близкого к равновесному, у них также происходил через 6-10 месяцев, но конечная биомасса (урожай) зависела от относительной поверхности коллектора – на субстратах с  $s = 0,21$  она составляла  $6,2 \pm 0,82$  кг/м, на коллекторах с  $s = 0,34$  урожай возрастал до  $9,9 \pm 1,70$  кг/м.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что для каждого типа субстрата существует характерная предельная плотность насыщения и конечный урожай на коллекторах прямо связан с относительной поверхностью субстрата (s).

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

В общем виде зависимость изменений биомассы ( $B_t$ ) от времени выращивания можно описать логарифмической функцией:  $B_t = a + b \ln t$  или полиномом  $B_t = a + bt + ct^2$ , где  $t$  – продолжительность выращивания (сут. или мес.);  $a$ ,  $b$  и  $c$  – параметры уравнений. В частности, последнее уравнение было предложено А.А. Сухотиным с соавторами [21] для описания изменения биомассы в процессе выращивания *M. edulis* в Белом море.

Хотя обе функции хорошо аппроксимируют полевые материалы, применимость их для описания закономерностей роста биомассы мидий на коллекторах весьма ограничена. Во-первых, параметры этих уравнений не несут какого-либо биологического смысла, тогда как отмечают многие исследователи [22-24], применяемые уравнения должны отражать те или иные физиологические или биологические закономерности.

Во-вторых, каждый тип искусственного субстрата (коллектора) обладает определенной «экологической емкостью», т.е. предельной плотностью насыщения его биомассой, выше которой популяция может существовать лишь весьма ограниченное время. Для таких процессов больше подходит асимптотические (гиперболические) функции, а указанные выше уравнения этому критерию не удовлетворяют.

В связи с этим, для описания изменения биомассы ( $B_t$ ) в зависимости от времени культивирования ( $t$ ) мы использовали уравнение Михаэлиса-Ментен:  $B_t = V_{\max} \cdot t / (\alpha + t)$ , где  $V_{\max}$  – предельная плотность насыщения, характерная для данного типа субстрата,  $\alpha$  – константа полунасыщения, при которой  $B_t = V_{\max} / 2$ . По нашему мнению эта функция, в целом, лучше удовлетворяет изложенным выше требованиям, хотя применимость его строго теоретически не обоснована.

Для коллектора 1 типа уравнение, описывающее изменение биомассы в ходе культивирования имело вид:

$$B_t = (3,7 \pm 0,9) \cdot t / (6,3 + t). \quad (3)$$

Соответственно, для 2 типа коллектора  $V_{\max}$  и  $t$  были равны  $10,2 \pm 2,4$  и  $9,7$ , а для 3 типа –  $14,2 \pm 3,7$  и  $6,1$ .

В связи с полученными данными нами проанализированы изменения биомассы в конце цикла выращивания в зависимости от относительной поверхности ( $s$ ) субстрата.

Было обнаружено, что, как и численность, конечная биомасса (урожай) тесно связана величиной  $s$  – чем больше относительная поверхность субстрата, тем выше была живая масса моллюсков (рис. 3). Иными словами, на единице длины (1 пм) коллектора 1 типа конечная плотность ниже, чем на субстратах 2 типа; в свою очередь она меньше, чем на коллекторе 3 типа.

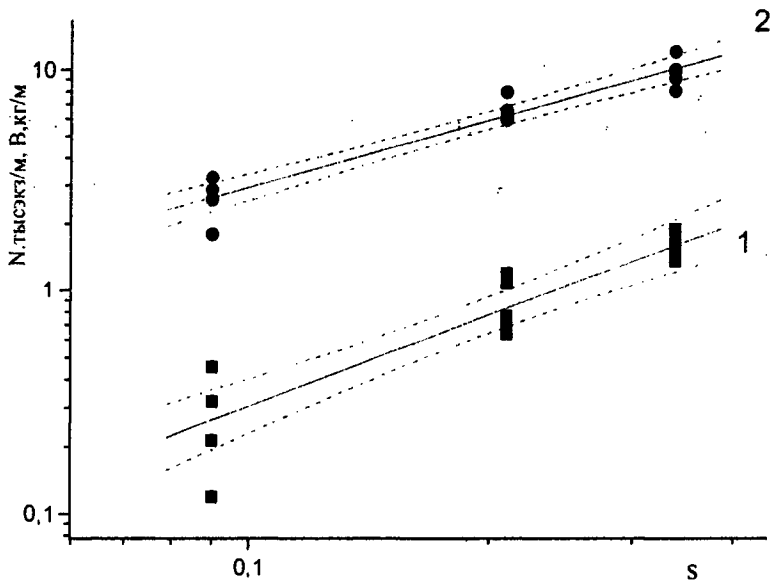


Рис. 3. Зависимость численности и биомассы мидий в конце цикла культивирования от относительной поверхности субстрата

В численном виде конечная биомасса (урожай) связана с величиной  $s$  уравнением:

$$B_t = 30,4 \cdot s^{1,030 \pm 0,080} \quad r = 0,96. \quad (4)$$

Из приведенного уравнения (4) следует, что конечная биомасса практически находится в линейной зависимости от относительной поверхности субстрата — коэффициент регрессии при  $s$  достоверно не отличается от единицы, т.е. величина урожая моллюсков на площади  $1 \text{ м}^2$  коллектора является величиной, близкой к  $30 \text{ кг/м}^2$ :

$$B_t(\text{м}^2) \approx \text{const} \approx 30 \text{ кг/м}^2. \quad (5)$$

Для оценки величины урожая на каком-либо другом типе субстрата, имеющего относительную поверхность  $s$ , уравнение видоизменяется и имеет следующий вид:

$$B_t \approx 30 \text{ кг/м}^2 \cdot s. \quad (6)$$

Следовательно, зная относительную площадь искусственного субстрата, можно с хорошим приближением определить возможную массу мидий в конце цикла культивирования.

Из уравнений (1) и (4) также следует, что средняя длина ( $L$ , мм) и масса 1 экз. ( $W$ , г) связаны обратной зависимостью с относительной поверхностью субстрата, поскольку:

$$W = B_t/N_t = 5,05 \cdot s^{-0,24}. \quad (7)$$



**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ  
УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ**

Этот вывод подтверждается конкретными материалами, указывающими на отчетливо выраженную тенденцию уменьшения средней длины и массы особей в зависимости от  $s$  (рис. 4).

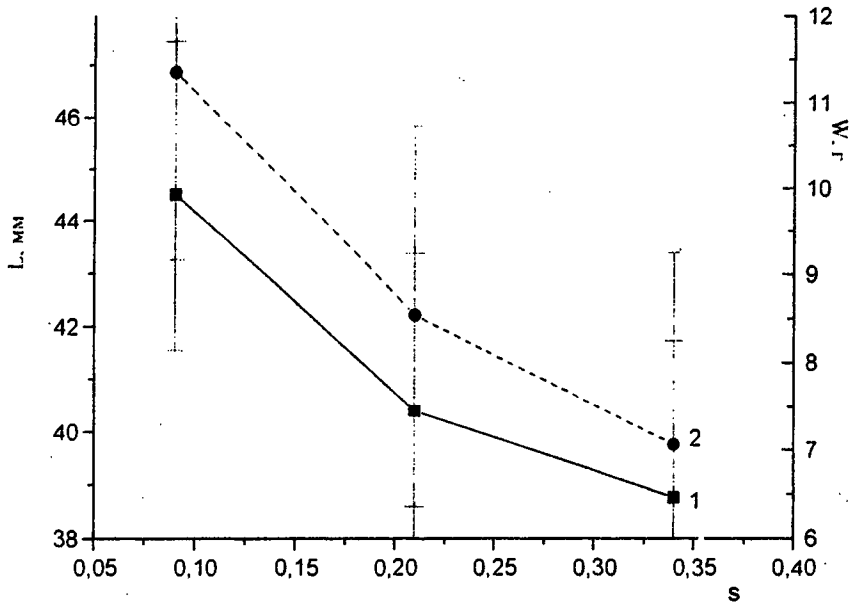


Рис. 4. Влияние относительной поверхности субстрата на среднюю длину (1) и массу (2) мидий на различных типах коллекторов

Поскольку  $B = W \cdot N$ , то уравнение (5) можно переписать в виде:

$$B_t(m^2) = W \cdot N \approx 30 \text{ кг/м}^2. \quad (8)$$

Из него видно, что урожай мидий в зависимости от типа коллектора формируется вследствие изменения соотношения средней длины и массы особей с одной стороны и их численности с другой. На 1 типе субстрата биомасса образуется за счет более крупных особей, но относительно меньшего числа моллюсков на 1 м<sup>2</sup> площади коллектора, тогда как на 2 и 3 типах она зависит от более высокой численности особей заметно меньших размеров.

Полученные выше данные согласуются с материалами Бренча [25], полученными им на брюхоногом моллюске – морском блюдечке (*Patella cochlear*), в популяции которого были четко выражены эффекты обратной зависимости между плотностью и средним размером особей на единице площади. По-видимому, отмеченный выше факт варьирования конечной численности, средней массы особей и биомассы на различных типах субстрата обусловлен т.н. принципом геометрической упаковки [20]. Мелкие особи более эффективно используют жизненное пространство – субстрат и быстрее достигают динамически устойчивого состояния – предельной плотности насыщения.

Таким образом, в процессе культивирования мидий на коллекторах имеет место зависимость от плотности авторегуляция численности и биомассы моллюсков. В свою

очередь, последняя определяется относительной площадью субстрата, являющегося лимитированным ресурсом для реализации жизненно важных функций особей и популяции в целом, т.е. зависит от «экологической емкости» (величины  $s$ ) данного типа ГБТС.

Указанные выше зависимости выведены для Керченского пролива, и представляло интерес определить границы и возможности их применения для других районов Черного моря. К сожалению, таких данных очень немного и они имеют отрывочный характер, поскольку большинство авторов оперируют абсолютными значениями численности и биомассы, не приводя сведений о динамике этих показателей, площади субстрата, его форме и т.д. Тем не менее, имеющиеся материалы позволяют сделать определенные выводы.

Полученные ранее для Керченского пролива материалы [7] подтверждают полученные нами данные – через год культивирования численность годовиков мидий на коллекторах аналогичного типа составляла около 4 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

В северо-западной части Черного моря – у побережья Одесской области [26] средняя биомасса на коллекторах конструкции ЮгНИРО (2 тип субстрата) в конце цикла выращивания составила 7 кг/м, что соответствует уравнениям (5, 6). Аналогичный результат был получен при выращивании мидий в Тендровском заливе на субстрате 1 типа [2].

Указанные районы довольно сходны с Керченским проливом по ряду своих океанографических параметров (годовому циклу хода температур, изменению солености) и трофическим условиям [1, 27, 28], так что близкие величины урожая мидий при выращивании их на коллекторах хорошо объяснимы.

Значительно больший интерес представляют данные по культивированию этого вида в районах, отличающихся от Керченского пролива трофическими условиями или океанографическими характеристиками. В качестве таковых акватория оз. Донузлав, в котором наблюдается более высокая скорость первичного продуцирования, чем в проливе [29], и южное побережье Крыма, где океанографические условия (годовой ход температуры, соленость, скорость водособмена и др.) в целом более благоприятны для существования мидий, хотя кормовая база акватории ниже, чем в Керченском проливе [13].

Результаты выращивания на оз. Донузлав, проведенные в нашей лаборатории [29] на 1 и 3 типах носителей, показали, что урожай на этих коллекторах был несколько выше, чем в Керченском проливе, и соответственно составлял 4,6 и 16,7 кг/м. Однако необходимо отметить, что продолжительность цикла выращивания здесь была больше – 2,0, а не 1,4 года, как в Керченском проливе. Если же сопоставить значения обоих районов за один и тот же период выращивания, то конечная биомасса на 1 и 3 типе субстрата в оз. Донузлав была почти такая же, как и в проливе – соответственно 3,1 и 12,3 кг/м. Определенным подтверждением этого являются предельные значения биомассы мидий, имеющие место в процессе выращивания в данных районах. В частности, в Керченском проливе в отдельные сезоны биомасса на 1 типе субстрата достигала 6,2 кг/м, на непрерывном – 20-25 кг/м. Достаточно близкие предельные ее значения (но только по одному циклу выращивания) наблюдались в оз. Донузлав – 5,8 и 19,6 кг/м.

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ**

Следовательно, более высокая первичная продуктивность и большая концентрация ВОВ в озере, по-видимому, увеличивают предельную плотность насыщения, но, тем не менее, эти факторы не оказывают такого воздействия на величину урожая мидий, как относительная поверхность субстрата.

Результаты работ, проведенные ИНБЮМ НАН Украины [26] в открытых районах Черного моря, также свидетельствуют, что, несмотря на значительные различия в абиотических условиях пролива и ЮБК, урожай мидий на веревочно-пластинчатых коллекторах (1 тип) практически такой, как и в Керченском проливе. Судя по приведенным в указанной выше работе данным, средняя биомасса через 15 месяцев выращивания в среднем составляла около 3 кг/м, что хорошо соответствует сформулированному выше правилу постоянства урожая.

Т.е., ни более высокая, чем в Керченском проливе трофность вод, ни лучшие океанографические условия не оказывают на величину урожая мидий столь сильного влияния, как ограничение площади субстрата (s), являющейся для них жизненно необходимым ресурсом.

Таким образом, в процессе культивирования на коллекторах имеет место зависимость от плотности саморегуляция численности и биомассы мидий. Последняя, в свою очередь, определяется относительной площадью субстрата, как ресурса, необходимого для реализации жизненно важных функций особей и популяции в целом, т.е. зависит от «экологической емкости» субстрата (величины s) данного типа ГБТС.

В связи с полученными данными представляет интерес остановиться на роли абиотических факторов среды в формировании урожая мидий.

В работах, посвященных культивированию моллюсков в Черном море, определяющую роль в изменении численности и биомассы авторы обычно отводят физическим факторам среды – температуре, волнению моря и т.д. или трофическим условиям водоема [4, 6, 13, 30].

Анализ полученных данных показал, что их влияние на продуцирование биомассы на ГБТС действительно весьма существенно. Именно в наиболее благоприятные для мидий периоды жизни (весной и осенью), с прогревом воды и возрастанием интенсивности и продолжительности освещенности, усиливается фотосинтетическая активность альгофлоры, увеличивается концентрация бактериопланктона и детрита. Именно в это время можно наблюдать картины овершуттов (рис. 2), когда приросты численности и биомассы часто весьма значительно превышают ее стационарный уровень. Однако на увеличение размеров и массы особей и биомассы популяции на единице площади субстрата в целом мидиевое сообщество отвечает усилением внутривидовой конкуренции, что в свою очередь вызывает повышенную элиминацию и, как правило, после значительного возрастания биомассы в популяции следует ее резкое снижение.

Иную картину можно наблюдать в «критические» периоды онтогенеза, характерные для зимнего и летнего сезонов. При сублетальных или близких к ним температурах воды, сильных штормах, снижении кормовых условий водоема и др., в популяции мидий происходит элиминация менее жизнеспособных и слабоконкуренстных особей, сопровождающаяся значительным снижением

численности и биомассы популяции – происходит массовое опадание моллюсков с коллекторов и на отдельных участках субстрата образуются свободные поверхности.

Но этот процесс приводит к ослаблению внутривидовой конкуренции между особями за жизненно важные ресурсы – субстрат, пищу и т.д., на что оставшаяся часть популяции отвечает ускоренным ростом и, соответственно, общим увеличением биомассы, в конечном итоге «подгоняющей» ее к необходимому стационарному уровню. Заметим, что уменьшение числа мидий на коллекторах позволяет успешно существовать вновь осевшему на него спату, обладающему повышенной скоростью роста и, соответственно, компенсировать резкое уменьшение численности и биомассы.

Таким образом, несмотря на важную роль физических факторов внешней среды в жизнедеятельности мидий на ГБТС (если не считать самого искусственного субстрата), они, тем не менее, не являются определяющими в формировании урожая. Их действие лишь ослабляет или усиливает процессы внутривидовой конкуренции, т.е. оказывает модифицирующее действие на регуляцию плотности, которая осуществляется преимущественно за счет внутрипопуляционных (биотических) отношений между особями. И только критические значения абиотических факторов среды, выходящие за пределы нормы жизнедеятельности, могут иметь катастрофические последствия для популяции моллюсков, выращиваемых на коллекторах.

## ВЫВОДЫ

1. В условиях экстенсивной культуры регуляция численности и биомассы мидий на коллекторах осуществляется зависимыми от плотности внутрипопуляционными отношениями, обусловленными конкуренцией между особями за субстрат.
2. Установлена тесная корреляционная связь скорости элиминации с начальной плотностью осевшего на коллекторы спата мидий.
3. В процессе выращивания моллюсков величина урожая определяется предельной плотностью насыщения, которая в свою очередь зависит от относительной поверхности субстрата ( $s = S/L$ ).
4. На основе проведенных работ установлено правило постоянства урожая - конечная биомасса моллюсков на коллекторе с площадью  $s$  определяется из соотношения:  $B_1 = W_1 \cdot N_1 \cdot s \approx 30 \text{ кг/м}^2 \cdot s$ .

## Список литературы

1. Альтман Л.П. Черное море. – Л.: Знание, 1968. – 40 с.
2. Бегань Ю.П., Колесник Л.Л., Резников Е.А. О возможности выращивания мидий в заливах северо-западной части Черного моря // Тез. докл. IV Всес. конф. по научно-техн. проблемам марикультуры. – Владивосток, 1983. – С. 142-143.
3. FAO Yearbook. Production. Statistics series // Rome: FAO, 1999. – No 147. – 705 pp.

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ МИДИИ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ**

4. Заграничный С.В., Куликова В.А., Переладов М.В. Динамика размножения, оседания и роста мидий юго-западного берега Крыма // Тез. докл. IV Всес. конф. по научно-техн. проблемам марикультуры. – Владивосток, 1983. – С. 159-160.
5. Золотницкий А.П., Кузнецов Ю.В., Крючков В.Г., Борисов Л.А. Культивирование мидий в Черном море // Рыбное хоз-во. 1983. – № 11. – С. 38-40.
6. Иванов А.И. Предварительные результаты работ по культивированию и выращиванию *Mytilus galloprovincialis* в Керченском проливе и некоторых районах Черного моря // Океанология. 1971. – Т. 9. – В. 5. – С. 889-900.
7. Иванов А.И., Полова В.С. Биологические и экономические предпосылки культурного выращивания мидий в Черном море // В. сб.: Вопр. рац. мор. рыболовства и вопр. морских рыб и беспозвоночных. – М.: ВНИРО. 1973. – С. 200-213.
8. Морская аквакультура: экономика, организация, планирование, управление. – Киев: Наукова думка, 1979. – 392 с.
9. Хайлов К.М. Возможны ли экологические принципы аквакультуры? // В сб.: Биологические основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. – М., 1985. – С. 40-54.
10. Душкина Л.А. Новое научное и рыбохозяйственное направление – марикультура // В сб.: Биологические основы марикультуры. – М.: ВНИРО. 1998. – С. 7-28.
11. Arakawa K.J. Scatological studies of the Bivalvia (Mollusca) // Aqv. Mar. Biol. 1970. – V. 8. – Pp. 307-436.
12. Rosenthal N., Stewart J.E., Castell J.O., Askefors H. Report of the Working Group on «Environmental Impacts of Mariculture» // ICES, 1988. – F: 32. – 91 p.
13. Иванов В.Н., Холодов В.И., Сеничева М.И., Пиркова А.В., Булатов К.В. Биология культивируемых мидий. – Киев: Наукова думка, 1989. – 97 с.
14. Садыхова И.А. Биологические основы культивирования моллюсков в морях России // В кн.: Биологические основы марикультуры. – М.: ВНИРО. 1998. – С. 56-70.
15. Брайко В.Д. Обрастание в Черном море. – Киев: Наукова думка, 1985. – 123с.
16. Кулаковский Э.Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. – Л.: Зоологический ин-т РАН, 2000. – 167 с.
17. Парсонс Т.Р., Такакаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1982. – 432 с.
18. Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. – Л.: Изд-во СпГУ, 1998. – 271 с.
19. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. – М.: Мир, 1975. – 271 с.
20. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества / В 2-х томах. – Т. 2. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
21. Сухотин А.А., Кулаковский Э.Г., Максимович Н.В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология. 1992. – № 5. – С. 71-77.
22. Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Усп. совр. биологии, 1966. – Т. 61. – В. 2. – С. 274-293.
23. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных (Анализ на уровне организма). – М.: Наука, 1976. – 202 с.
24. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробонтов. – Киев: Наукова думка, 1983. – 206 с.
25. Branch G.M. Intraspecific competition in *Pantella cochlear* Born. // J. of animal ecology, 1975. – V. 44. – Pp. 263-281.
26. Иванов А.И. Результаты товарного выращивания мидий в открытых районах Черного моря // Тез. докл. Международного симпозиума по современным проблемам марикультуры в соц. странах. – М., 1989. – С. 138-139.
27. Основы биологической продуктивности Черного моря / Ред. В.Н. Грезе. – Киев: Наукова думка, 1979. – 392 с.
28. Сорокин Ю.И. Черное море: природа, ресурсы. – М.: Наука, 1982. – 217 с.
29. Вижевский В.И. Биологические основы промышленного культивирования мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в различных районах Черного моря / Дисс. канд. биол. наук. – Керчь, 1990. – 174 с.
30. Переладов М.В., Заграничный С.В. Культивирование мидий у южного берега Крыма // Рыбное хоз-во, 1988. – № 12. – С. 37-38.

Поступило в редакцию 15 октября 2001 г.