

## СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЙ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ

Н. В. МАКСИМОВИЧ, А. А. СУХОТИН

С.-Петербургский государственный университет,  
Зоологический институт РАН

В анализе эффективности марикультуры мидий важнейшим показателем служит динамика структурных характеристик их поселений. Ее особенности практически полно могут быть описаны при учете динамики численности особей в возрастных группах и роста моллюсков. Развитие поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания хорошо изучено (Кулаковский, 1983; 1987; Кулаковский и др., 1985; 1988; Sukhotin, Kulakowski, 1992). Это послужило основой для решения администрации Беломорской базы гослова о расширении объема работ по выращиванию мидий от экспериментального участка марикультуры (мыс Картеш) до промышленных масштабов. Динамика параметров возрастной структуры поселений мидий на участках промышленной марикультуры описана в предыдущих исследованиях (Максимович и др., 1993). Однако изменчивость их размерно-частотных характеристик в реальных условиях выращивания не определена.

Рост также относится к наиболее полно изученным сторонам экологии *Mytilus edulis* L. в Белом море. Подробный ответ на вопрос о размахе и общих причинах изменчивости темпа линейного роста мидий дан в классической работе А. И. Савилова (1953). В результате исследований последних лет были составлены модельные представления о характере роста беломорских мидий в типичных местообитаниях (Голиков и др., 1985; 1988; Максимович, 1985; 1989;

© Н.В.Максимович, А.А.Сухотин, 2000

Максимович, Чемоданов, 1985; Сухотин и др., 1992; Sukhotin, Maximovich, 1993). Создание биотехнологии и анализ опыта промышленной марикультуры беломорских мидий также сопровождалось исследованиями их роста в специфичных условиях подвешного выращивания (Сухотин, Кулаковский, 1992; Sukhotin, Kulakowski, 1992; Sukhotin, Maximovich, 1993; Максимович и др., 1993; Maximovich et al., 1996). Цель настоящей работы - выявление групповых эффектов в пространственной неоднородности параметров поселений культивируемых мидий. В ее задачи входят: а) изучение динамики размерно-частотной структуры поселений мидий, б) сравнительный анализ линейного роста мидий в разных хозяйствах марикультуры.

С 1985 по 1992 г. в четырех хозяйствах марикультуры мидий, расположенных в прибрежных акваториях Кандалакшского залива (Максимович и др., 1993), было установлено 32 участка марикультуры. Общая площадь занимаемой ими поверхности составила около 70 га. В настоящей работе использованы данные, полученные в ходе многолетнего мониторинга шести участков марикультуры в акваториях пр. Оборина Салма, губы Никольской и Соностровского архипелага (рис. 1). В ходе регулярных ежегодных обследований нам удалось проследить развитие поселения мидий на этих участках в течение пяти—шести лет.

Особенности конструкции участков марикультуры, основные позиции и результаты долговременного мониторинга искусственных поселений мидий были подробно рассмотрены нами раньше (Максимович и др., 1993; Чивилев, Миничев, 1993). На каждом участке в трех-пяти местах отбирали пробы раз в году, в конце августа. На станции обследовали два-три субстрата, с каждого из них на глубине 0,5 и 2,5 м снимали оброст мидий с участка 10 см. Мидий в пробах подсчитывали, измеряли длину раковины (с точностью до 1 мм) и определяли их возраст на основе анализа внешней морфологии раковины.

В качестве модели онтогенетического роста использована линейная модификация уравнения роста Берталанфи

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

где  $L^t$  — длина раковины мидий возрастом  $t$ ;  $L^{\max}$ ,  $k$  и  $t^0$  — коэффициенты. Сравнительный анализ полученных кривых роста проведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессион-

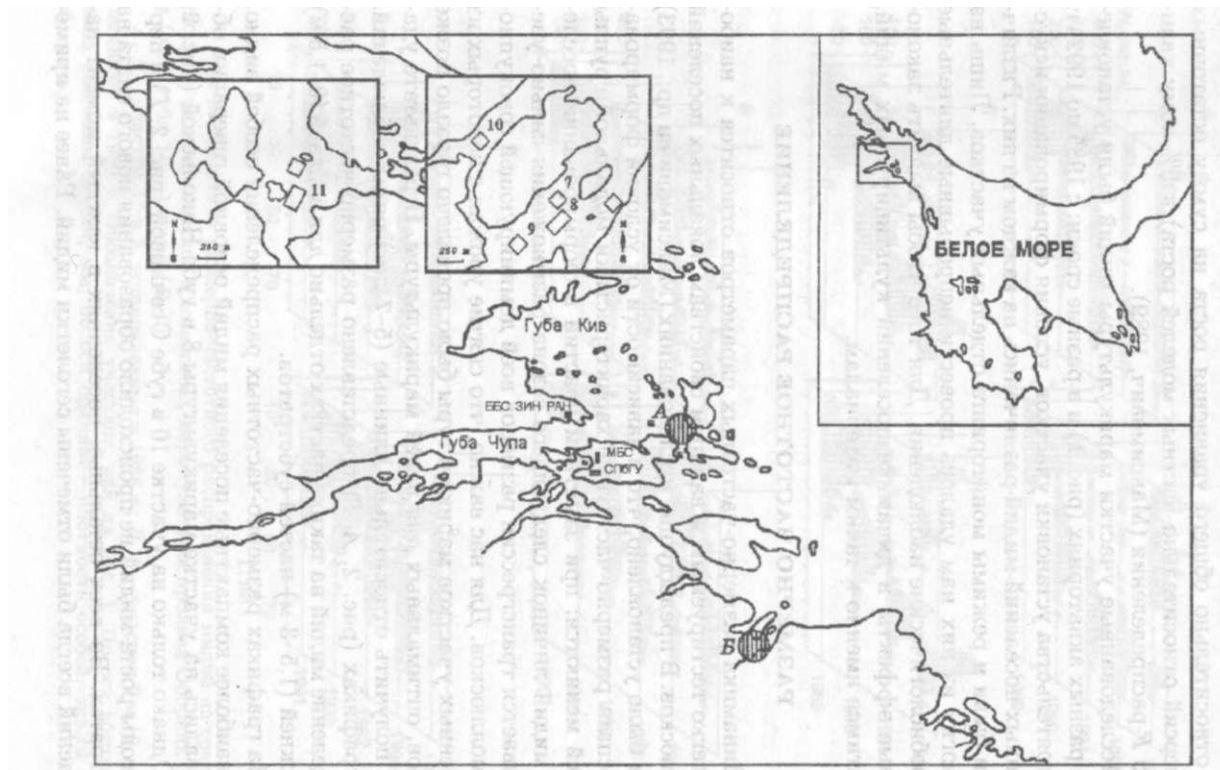


Рис. 1. Карта района исследований: положение участков культивирования мидий в хозяйствах марикультуры пр. Оборина Салма (А), губы Никольской (Б) и Соностровского архипелага (В).

ной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины F-критерия (частное от деления необъясненной дисперсии относительно общего уравнения роста на сумму остаточных дисперсий относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю F-распределения (Максимович, 1989).

Исследованные участки марикультуры мидий были установлены в разных акваториях (рис. 1) и в разные сроки: с 1985 по 1992 гг. Обстоятельства установки участков, условия формирования искусственных поселений мидий различались на каждом из них. Различными были и режимы мониторинга отдельных участков. Лишь на немногих из них нам удалось провести непрерывные длительные гидробиологические наблюдения. Для того чтобы выявить закономерные эффекты в динамике поселений культивируемых мидий, обратимся именно к таким материалам.

#### РАЗМЕРНО-ЧАСТОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Динамика размерно-частотных параметров относится к наиболее легко тестируемым и важным свойствам локальных поселений моллюсков. В предыдущих исследованиях (Максимович и др., 1993) нами было установлено, что в зависимости от условий формирования спата размерно-частотные характеристики модальной группы особей меняются: при заметном участии в формировании поселения мидий личинок следующего сезона размножения сильно увеличивается трансгрессия размеров всей доминирующей совокупности моллюсков. Для нас важно, что снятие урожая с некоторых из изученных участков марикультуры было проведено гораздо позже сроков, оптимальных для целей марикультуры. В результате удалось получить относительно длинные (5-7 лет) ряды наблюдений. На графиках (рис. 2, А-Г) представлено размерно-частотное распределение мидий на таких участках отдельно для верхней (0-1,5 м) и нижней (1,5-3 м) частей субстратов.

На графиках размерно-частотных распределений особей видно, что наиболее компактные поселения мидий основной генерации образовались на участке марикультуры 8 в губе Никольской (рис. 2, Б). Однако только на участке 10 в губе Осечковой (рис. 2, Г) в первые годы роста мидий не происходило образования нового спата на субстратах. Во всех остальных поселениях в каждый момент наблюдений всегда были отмечены сеголетки мидий. Ранее на приме-

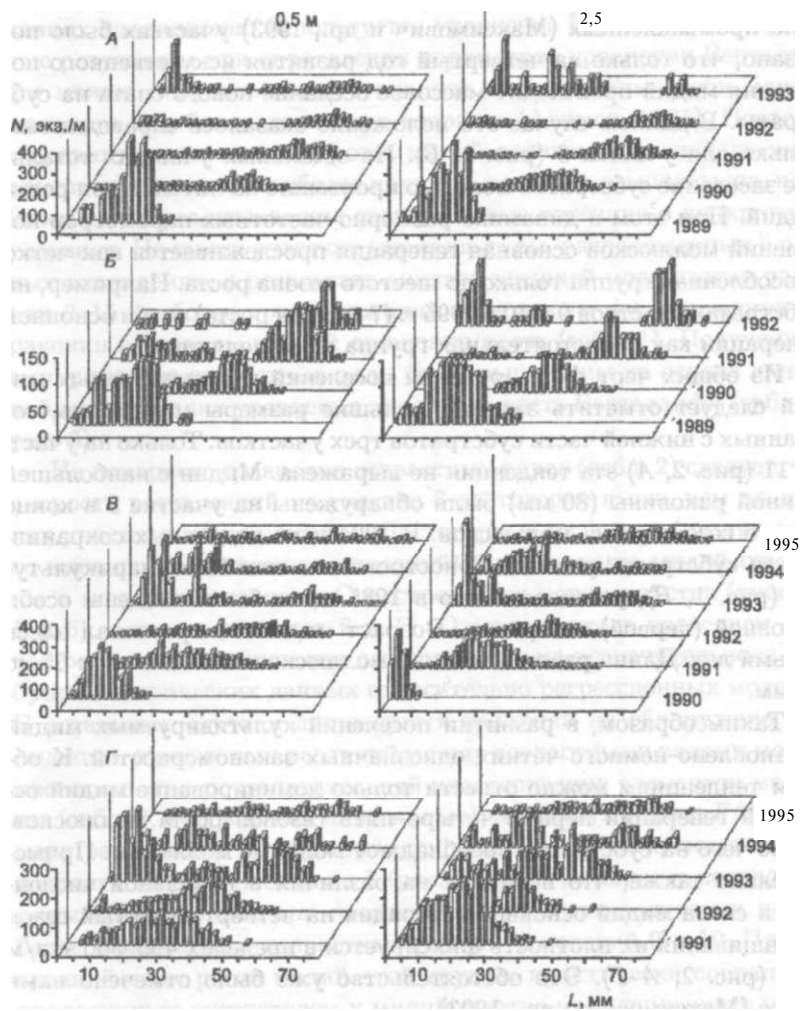


Рис. 2. Динамика размерно-частотного распределения мидий на среднем субстрате разных участков в хозяйствах марикультуры пролива Оборина Салма (А) и губы Никольской (Б-Г).

А, В — участки 11 и 8, установленные в 1988 г.; В, Г — участки 9 и 10, установленные в 1989 г. Обозначения участков, как на рис. 1. По оси абсцисс — длина раковины мидий, мм; по оси ординат — плотность особей, экз./м<sup>2</sup> пог. субстрата.

ре оброста мидий на опытно-промышленном (Сухотин и др., 1992) и на промышленных (Максимович и др., 1993) участках было показано, что только на четвертый год развития искусственного поселения мидий происходит массовое оседание нового спата на субстраты. В данном случае это положение оказалось справедливым только для участка 8 (рис. 2, *Б*). На остальных участках тотальное заселение субстратов молодью произошло на пятый сезон роста мидий. При этом в динамике размерно-частотных параметров поселений моллюсков основная генерация прослеживается как четко обособленная группа только до шестого сезона роста. Например, на субстратах участков 9 и 10 в 1995 г. (7-й сезон роста) особи основной генерации как самостоятельная группа не выделяются.

Из общих черт формирования поселений культивируемых мидий следует отметить заметно меньшие размеры моллюсков, собранных с нижней части субстратов трех участков. Только на участке 11 (рис. 2, *А*) эта тенденция не выражена. Мидии с наибольшей длиной раковины (80 мм) были обнаружены на участке 9 в конце пятого сезона роста моллюсков. В 1994 г. на отдельных сохранившихся субстратах участка Соностровского хозяйства марикультуры (рис. 1, *В*), установленного в 1985 г., не были найдены особи основной (первой) генерации. Возраст мидий не превышал здесь восьми лет. Длина раковины таких моллюсков колебалась от 65 до 79 мм.

Таким образом, в развитии поселений культивируемых мидий установлено немного четких однозначных закономерностей. К общим тенденциям можно отнести только доминирование мидий основной генерации первые четыре-пять сезонов роста моллюсков, после чего на субстратах преобладают молодые моллюски. Примечательно также, что несмотря на различия в начальной численности спата мидий основной генерации на четвертый-пятый сезон выращивания их плотность фиксируется в пределах 400-500 экз/м пог. (рис. 2, *А-Г*). Это обстоятельство уже было отмечено нами ранее (Максимович и др., 1993).

### ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ

Исследования роста можно проводить с использованием разных методических приемов. Самым простым способ его анализа состоит в реконструкции онтогенетического роста мидий по структурным

меткам на раковине. Для этих целей в гидробиологических исследованиях традиционно используется уравнение Берталанфи. Надежные результаты при определении параметров уравнения Берталанфи можно получить, если в анализе использованы особи максимального или близкого к нему возраста (Алимов, 1981). Поэтому в сравнительном анализе роста мидий разных поселений логично ориентироваться на наиболее крупных особей, т. е. моллюсков, наиболее полно реализовавших свои ростовые потенции в конкретных условиях. На шести участках марикультуры, расположенных в разных акваториях, в результате анализа внешней морфологии раковин 8-15 наиболее крупных мидий определены средняя длина их раковин в периоды зимней остановки роста (табл. 1). Полученные эмпирические возрастные ряды были выровнены на основе линейной модификации уравнения линейного роста Берталанфи (табл. 1, рис. 3).

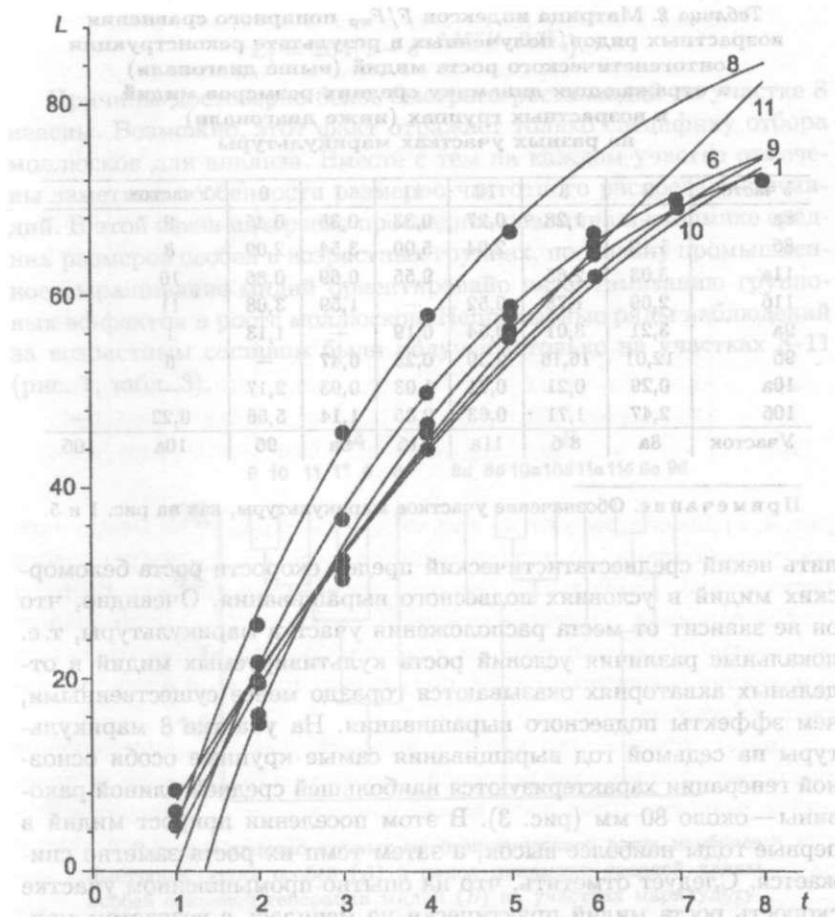
Из попарного сравнения возрастных рядов (табл. 2) следует, что скорость роста мидий на участке 8 достоверно выше, чем на других участках марикультуры. Достоверные различия (но при много меньшем расхождении описаний) в темпе роста мидий отмечены и между поселениями Соностровского марихозяйства (участки 1 и 6), а также участков 6 и 11. Отметим, что в последнем случае различия возникли как следствие весьма незначительного разброса эмпирических данных относительно регрессионных моделей. В остальных случаях достоверных различий не обнаружено. Валидность отмеченных различий между возрастными рядами можно проверить при последовательной кластеризации элементов матрицы (табл. 2, матрица наддиагональю), используя индекс  $F/F_{кр}$  как меру расстояния. В результате сохраняется обособленность только возрастного ряда поселения 8 (рис. 3; 4, А). Остальные возрастные ряды объединились при последовательном присоединении к наиболее близкой паре возрастных рядов — поселений 9 и 10. Причем средний темп роста мидий этой группы практически совпадает с аналогичным показателем у мидий опытно-промышленного участка марикультуры (Кулаковский, Сухотин, 1986) и составляет около 60 мм за пять сезонов роста: средняя длина раковины этой группы мидий в возрасте 8 лет достигает примерно 72 мм. На участке 8 хозяйства губы Никольской к концу пятого сезона роста средняя длина раковины группы быстрорастущих мидий основной генерации достигла 67 мм. Осенью 1992 г. урожай с этого участка был

**Таблица 1.** Средняя длина раковины в периоды зимних остановок роста и коэффициенты модели линейного роста быстрорастущих мидий на участках марикультуры

Номер участка	Длина раковины, мм, мидий возрастом								n	L <sub>max</sub>	k	t <sub>0</sub>	
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+					
9	6,5	15,6	30,7	46,3	56,7	64,4	69,4	72,0	8	113,24	0,151	0,779	
8	4,9	25,8	46,2	58,3	67,0	Нет данных			15	99,27	0,278	0,969	
10	6,4	20,0	31,8	46,0	55,4	62,4	69,1	72,1	11	101,99	0,035	0,712	
11	8,4	19,8	32,7	44,3	55,6	65,5	Нет данных			15	371,89	0,035	0,406
1	Нет данных	16,4	32,0	46,8	58,2	64,5	69,2	72,3	13	85,87	0,294	1,314	
6	»	20,0	37,0	50,1	59,1	66,7	70,2	Нет данных	8	85,87	0,286	0,980	

Примечание. Здесь и в табл.3  $L_{max}$   $k$  и  $t_0$  — коэффициенты уравнения роста Бергаланфи; n — число исследованных особей. Обозначение участков марикультуры, как на рис. 1.





**Рис. 3.** Реконструкция линейного онтогенетического роста культивируемых мидий.

Цифровые обозначения кривых роста соответствуют номерам участков марикультуры на рис. 1. По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер ростовой метки на раковине) мидий, годы; по оси ординат — длина раковины моллюсков, мм.

снят, и дальнейшие изменения в темпе роста мидий изучить не удалось.

Учитывая способ отбора мидий, есть основания полагать, что проведенный анализ не столько выявил различия (сходство) в условиях роста мидий на разных участках, сколько позволил опреде-

**Таблица 2.** Матрица индексов  $F/F_{Kp}$  попарного сравнения возрастных рядов, полученных в результате реконструкции онтогенетического роста мидии (выше диагонали) и отражающих динамику средних размеров мидий в возрастных группах (ниже диагонали) на разных участках марикультуры

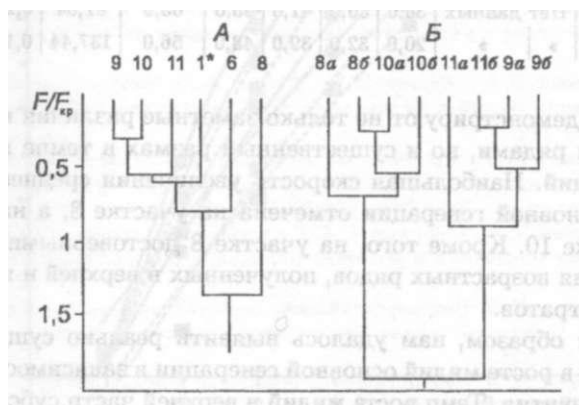
Участок	9	8	10	11	1	6	Участок	
8а	—	1,28	0,27	0,33	0,35	0,45	9	
8б	1,12	—	2,94	5,00	3,54	2,09	8	
11а	3,03	2,65	—	0,55	0,69	0,86	10	
11б	2,09	1,78	0,52	—	1,59	3,08	11	
9а	3,21	3,01	0,54	0,19	—	1,13	1	
9б	12,01	16,16	2,39	0,25	0,47	—	6	
10а	0,29	0,21	0,71	1,03	0,93	2,17	—	
10б	2,47	1,71	0,63	0,85	1,14	5,56	0,22	
Участок	8а	8 б	11а	11б	9а	9б	10а	10б

Примечание. Обозначение участков марикультуры, как на рис. 1 и 5.

лить некий среднестатистический предел скорости роста беломорских мидий в условиях подвешного выращивания. Очевидно, что он не зависит от места расположения участка марикультуры, т.е. локальные различия условий роста культивируемых мидий в отдельных акваториях оказываются гораздо менее существенными, чем эффекты подвешного выращивания. На участке 8 марикультуры на седьмой год выращивания самые крупные особи основной генерации характеризуются наибольшей средней длиной раковины—около 80 мм (рис. 3). В этом поселении прирост мидий в первые годы наиболее высок, а затем темп их роста заметно снижается. Следует отметить, что на опытно-промышленном участке скорость роста мидий практически не менялась с возрастом моллюсков и кривая их группового роста мало отличалась от прямой линии (Кулаковский, Сухотин, 1986). В наибольшей степени этому отвечает характер роста быстро растущих мидий участка 11. Вероятно, 80 мм нужно рассматривать как предельное значение средней длины раковины мидий основной генерации в условиях подвешной марикультуры мидий в Белом море. Такое значение параметра марикультуры достигается не ранее седьмого года выращивания моллюсков. Характер оптимального роста беломорских мидий в типичном поселении марикультуры может быть передан следующей регрессионной моделью:

$$L_t = 204(1 - e^{-0,177(t-0,75)}).$$

Причины достоверно более быстрого роста мидий на участке 8 неясны. Возможно, этот факт отражает только специфику отбора моллюсков для анализа. Вместе с тем на каждом участке отмечены заметные особенности размерно-частотного распределения мидий. В этой связи интересно проследить различия в динамике средних размеров особей в возрастных группах, поскольку промышленное выращивание мидий ориентировано на оптимизацию групповых эффектов в росте моллюсков. Непрерывные ряды наблюдений за возрастным составом были получены только на участках 8-11 (рис. 1, табл. 3).



**Рис. 4-** Сходство кривых онтогенетического роста наиболее быстрорастущих особей (А) и рядов динамики средней длины особей основной генерации мидий (Б) на участках марикультуры.

А—звездочкой отмечен участок культивирования 1, на котором не удалось собрать мидий основной генерации. Б — возрастные ряды раздельно для верхней (а) и нижней (б) частей субстратов. Обозначения участков, как на рис. 1. По оси абсцисс— номера участков марикультуры; по оси ординат — отношение экспериментальной величины F-критерия к его критическому значению.

Показатели среднего размера мидий основной генерации в последовательном ряду лет также можно аппроксимировать уравнением роста Берталанфи. Соответствующие построения (табл. 2, 3;

Таблица 3. Коэффициенты уравнений линейного роста и средняя длина раковины мидий основной генерации на участках марикольтуры в верхней (а) и нижней (б) частях субстратов

Номер участка	Длина раковины, мм, мидий возрастом							$L_{max}$	$k$	$t_0$
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+			
8а	1,8	24,0	41,0	54,0	60,0	Нет данных		79,80	0,366	0,975
8б	2,5	20,0	35,0	50,0	62,0	>	>	158,85	0,121	0,897
11а	1,5	20,0	39,0	45,0	57,0	>	>	125,29	0,122	0,885
11б	1,5	16,0	32,0	45,0	55,0	>	>	192,61	0,066	1,154
9а	2,0	14,0	30,0	40,0	51,0	56,0	66,2	548,97	0,132	0,511
9б	1,5	5,0	23,0	32,0	47,0	52,0	60,8	105,78	0,132	1,399
10а	Нет данных		30,0	36,0	41,0	53,0	65,0	81,84	0,287	0,962
10б	>	>	20,0	32,0	39,0	48,0	56,0	137,44	0,128	0,966

рис. 4, 5) демонстрируют не только заметные различия между возрастными рядами, но и существенный размах в темпе группового роста мидий. Наибольшая скорость увеличения среднего размера особой основной генерации отмечена на участке 8, а наименьшая на участке 10. Кроме того, на участке 8 достоверными оказались и различия возрастных рядов, полученных в верхней и нижней частях субстратов.

Таким образом, нам удалось выявить реально существующие различия в росте мидий основной генерации в зависимости от условий ее развития. Темп роста мидий в верхней части субстратов всегда несколько выше, чем в нижней. Однако эти различия хотя и заметны, но не всегда достоверны. В результате кластеризации матрицы индексов  $F/FK_p$  все возрастные ряды (табл. 3) разделились на два кластера (рис. 4, Б), что свидетельствует о достоверности различий характера роста мидий на участках, установленных в разные годы. Реальные пространственные градиенты параметров среды в акватории исследований невелики и, по-видимому, не могут обусловить выявленные различия. Возможно, что в данном случае проявились особенности внутривидовых отношений мидий, как отражение условий формирования спата. Ранее (Максимович и др., 1993) было показано, что достоверное влияние на темп роста мидий искусственных поселений оказывает величина общей плотности мидий на субстратах. В проведенном анализе достоверными оказались и различия в характере роста мидий на участках, установленных в

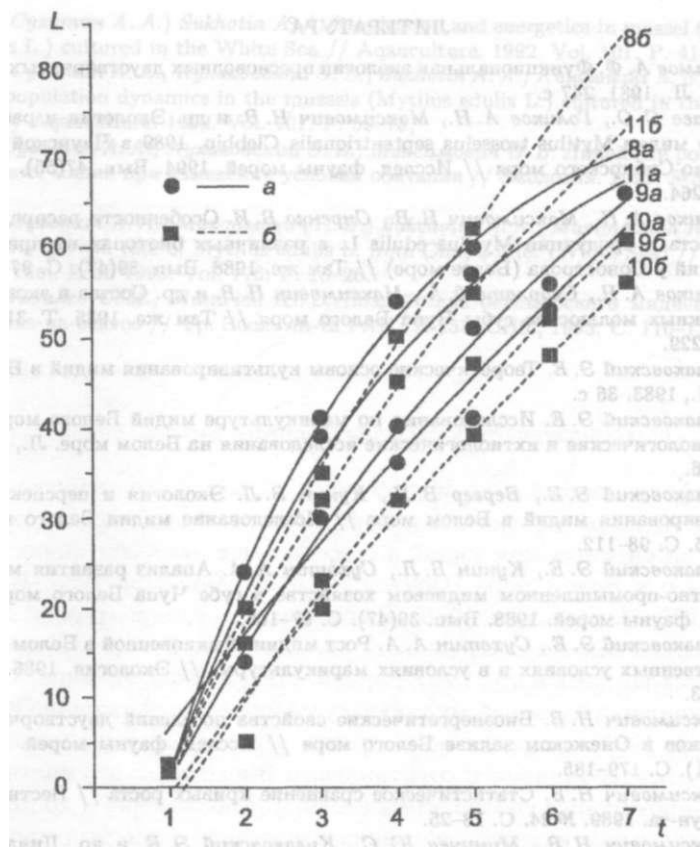


Рис. 5. Модели Берталанфи группового линейного роста мидий на участках марикультуры в верхней (а) и нижней (б) частях субстратов. По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер возрастной группы) мидий, годы; по оси ординат — средняя длина мидий в возрастной группе, мм.

1988 и 1989 гг. (рис. 4, Б). Возможно, в этом проявились межгодовые различия в условиях формирования спата мидий основной генерации, поскольку известно (Максимович, Лысенко, 1986; Гагаев и др., 1994), что от величины прироста двустворчатых моллюсков в первый сезон роста самым существенным образом зависит темп их роста в следующие вегетативные сезоны.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф.** Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 247 с.
- Гагаев С. О., Голиков А. Н., Максимович Я. В.** и др. Экология и распределение мидии *Mytilus trosselus septentrionalis* Clebbin, 1989 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Исслед. фауны морей. 1994. Вып. 47(55). Ч. 1. С. 250-264.
- Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И.** Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова (Белое море) // Там же. 1988. Вып. 39(47). С. 97-106.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Максимович Н. В.** и др. Состав и экология прибрежных моллюсков губы Чупа Белого моря // Там же. 1985. Т. 31(39). С. 185-229.
- Кулаковский Э. Е.** Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.
- Кулаковский Э. Е.** Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64-76.
- Кулаковский Э. Е., Бергер В. Я., Кунин Б. Л.** Экология и перспективы культивирования мидий в Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 98-112.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А.** Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. 1988. Вып. 39(47). С. 97-106.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А.** Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. №2. С. 35-43.
- Максимович Я. В.** Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря // Исслед. фауны морей. 1985. Т. 33(41). С. 179-185.
- Максимович Я. В.** Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. 1989. № 24. С. 18-25.
- Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е.** и др. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 61-82.
- Максимович Н. В., Лысенко В. Я.** Рост и продукция двустворчатого моллюска *Musculina incognita* в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. 1966. № 1. С. 25-30.
- Максимович Я. В., Чемоданов А. В.** Биоэнергетические свойства поселений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе // Пробл. рац. использ. и охраны прир. ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 137-138.
- (Максимович Н. В., Сухотин А. А., Миничев Ю. С.) Maximovich N.V., Sukhotin A. A., Minichev Yu. S.** Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea) // Aquaculture. 1996. Vol. 147. P. 191-204.
- Савилов А. И.** Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря. *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. Ин-та океанологии. 1953. Т. 7. С. 198-258.

(*Сухотин А. А.*) *Sukhotin A. A.* Respiration and energetics in mussel (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture*. 1992. Vol. 101. P. 41-57.

(*Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е.*) *Sukhotin A. A., Kulakowski E. E.* Growth and population dynamics in the mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture*. 1992. Vol. 101. P. 59-73,

*Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В.* Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // *Экология*. 1992. № 5. С. 71-77.

(*Сухотин А. А., Максимович Н. В.*) *Sukhotin A. A., Maximovitch N. V.* Variability growth rate of *Mytilus edulis* L. from Chupa Inlet (White Sea) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1993. Vol. 176. P. 15-26.

*Чивилев С. М., Миничев Ю. С.* Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 253. СПб., 1993. С. 110-122.