

Н. М. ШУРОВА, А. Ю. ВАРИГИН, С. В. СТАДНИЧЕНКО

**ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК
ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ В УСЛОВИЯХ ЭВТРОФИРОВАНИЯ И ГИПОКСИИ
МОРСКИХ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД**

Выполнен сравнительный анализ характеристик роста, продукции, возрастного состава, смертности и продолжительности жизни мидий *Mytilus galloprovincialis*, собранных в 1985, 1993 и 2001 гг. в прибрежной зоне Одесского залива на одних и тех же станциях на глубинах 2 и 8 м. Установлено, что в 1993 и 2001 гг., в сравнении с 1985 г., моллюски обладали более высокими темпами роста и показателями продукции, при этом их поселения характеризовались омоложением возрастного состава, увеличением смертности, снижением максимальной продолжительности жизни мидий. Делается вывод о том, что высокая степень эвтрофирования вод способствует изменениям популяционных характеристик моллюска, направленным на увеличение скорости оборота органического вещества, продуцируемого мидиями.

В течение последних нескольких десятилетий усилилось эвтрофирование морских прибрежных вод Мирового океана, сопровождающееся массовой смертностью морских гидробионтов и перестройкой их сообществ [18, 19]. В этой связи стратегии предотвращения негативных последствий эвтрофирования имеют большое значение в управлении прибрежными экосистемами. Разработано множество концептуальных моделей, касающихся проблем эвтрофирования морских вод [12 – 15]. Однако способы предотвращения этого процесса и механизмы управления прибрежными зонами с высокими уровнями эвтрофирования и загрязнения пока разработаны недостаточно. Особенно остро эта проблема касается внутренних морей, таких как Черное и Азовское, в которые поступают многочисленные стоки высоко эвтрофированных речных вод.

Исследования, проведенные в северо-западной части Черного моря, принимающей воды Днепра, Днестра и Дуная, показали, что за последние десятилетия здесь произошли значительные перемены. Начавшийся еще в 70-х годах прошлого века процесс эвтрофирования водоёма в 80 – 90-х годах достиг апогея. В прибрежной зоне моря гипоксия, сопровождаемая заморами бентосных организмов, стала практически ежегодной [2, 8, 9]. Некоторые обитатели бентали не выжили при таких стрессовых воздействиях. Другие, несмотря на катастрофическое снижение их численности, продолжают жизнедеятельность в изменившихся условиях среды.

К последним принадлежит мидия *Mytilus galloprovincialis* – один из наиболее массовых моллюсков Черного моря. Многие его популяционные характеристики является интегральными показателями, по характеру которых можно судить о степени благоприятности факторов среды для вида в конкретном местообитании. Ранее было отмечено, что в современных условиях северо-западного шельфа Черного моря с высокой степенью эвтрофирования вод некоторые популяционные показатели мидии претерпели значительные изменения [11]. Однако изменчивость таких важных параметров, как скорость роста и продукция черноморской мидии, практически не анализировалась.

Целью данной работы было изучение характеристик роста и продукции мидии в связи с продолжающимися процессами загрязнения и эвтрофирования вод. Для определения тенденции их изменчивости был выбран Одесский залив как один из наиболее загрязненных и эвтрофированных регионов Черного моря. Здесь в последнее время регулярно отмечается гипоксия в придонных водах [8, 9], часты и заморы бентоса.

Материал и методы. Материалом для работы послужили пробы мидий, собранные в июне – июле 1985, 1993 и 2001 гг. в прибрежной зоне Одесского залива (район мыса Большой Фонтан, где на протяжении свыше 20 лет осуществляется сброс вод со станции очистки хозяйственно-бытовых стоков г. Одессы) на глубинах 2 и 8 м.

Индивидуальный возраст моллюсков определяли методом склерохронологии по сезонным слоям роста, выявляемым во внутреннем перламутровом слое раковин на ра-

диальных (от макушки к заднему краю) срезах створок [10]. В качестве модели линейного роста мидий использовали уравнение Бергаланфи

$$L_t = L_\infty \left[1 - e^{-k(t-t_0)} \right], \quad (1)$$

где L_t – длина мидии в возрасте t ; L_∞ – предельная длина мидий; k – показатель возрастного замедления скорости роста моллюска; t_0 – возраст, при котором $L_t = 0$. Коэффициенты L_∞ , k и t_0 находили методом Форда-Уолфорда [6] с использованием средних значений длины раковины одновозрастных особей. Поскольку точность расчетов кривых роста зависит от погрешности измерения средней длины особей каждого возрастного класса, была вычислена её относительная ошибка.

Когда характер роста мидий не вписывался в данную модель, для его описания использовали уравнение прямой

$$L_t = a + bt, \quad (2)$$

где a и b – эмпирические коэффициенты.

Различия кривых роста моллюсков выявлялись методом сравнительного анализа линий регрессии, построенных на основе изменений средней длины моллюсков различных возрастных классов. Для сравнения темпов роста мидий, описываемых уравнениями (1) и (2), в качестве единого расчетного показателя использовали время достижения моллюсками длины 40 мм.

Годовая продукция (по массе сырых тканей) мидии определялась как сумма продукции отдельных возрастных групп, рассчитываемой по формуле

$$P = 0,5 (N_1 + N_2)(W_2 - W_1), \quad (3)$$

где N_1 и N_2 – ретроспективная и наблюдаемая численность моллюсков анализируемого возрастного класса, экз·м⁻²; W_1 и W_2 – ретроспективное и наблюдаемое значение средней массы одного моллюска для анализируемой возрастной группы. Ретроспективные значения N_1 и W_1 принимались равными, соответственно, численности мидий и средней их массе в предшествующей возрастной группе моллюсков. Массу мидий, W_1 и W_2 , определяли на основе ранее выведенных для этого региона аллометрических соотношений массы моллюсков и длины их раковины.

Коэффициент смертности мидий (Z) вычисляли по формуле [16]:

$$Z = \ln \left(\frac{\bar{t} - t_x + 1}{\bar{t} - t_x} \cdot \frac{n}{n+1} \right), \quad (4)$$

где \bar{t} – средний возраст; t_x – начальный возрастной класс; n – численность моллюсков. Средний возраст \bar{t} рассчитывался как средневзвешенная численности возрастных групп моллюсков.

Для каждого изученного поселения мидий были определены удельная годовая продукция и P/B -коэффициент. Значение B в последнем показателе определяет биомассу моллюсков во время отбора проб, при расчетах удельной продукции – среднюю за год.

Результаты и обсуждение. Относительная ошибка средней длины моллюсков каждого возрастного класса в поселениях мидий, собранных в 1985, 1993 и 2001 гг., не превышала 10 %. В 2001 г., по сравнению с 1985 г., темпы роста и продукция моллюсков существенно возросли (см. табл.). Если в 1985 г. мидии на глубине 2 м достигали длины 40 мм в среднем за 2,9 года, то в 2001 г. – уже за 2 года. Соответственно возросла и продукция моллюска, в результате P/B -коэффициент за этот период повысился на 25 %, а годовая удельная продукция – на 18 %. Наиболее выражены увеличения темпов роста у мидий, собранных в 2001 г. на глубине 8 м. В 1993 г. для моллюсков этого же поселения была характерна максимальная удельная продукция. Если длины 40 мм мидии здесь в 1985 г. достигали в среднем за 4 года, а в 1993 г. – за 3,0, то в 2001 г. – за 1,9 года.

Таблица. Популяционные характеристики мидии *Mytilus galloprovincialis* Одесского залива
Table. Population characteristics of the mussel *Mytilus galloprovincialis* from Odessa Bay

Год	H	T_m	\bar{t}	Z	L_∞		k	t_o	P/B	C_y	A
					a	b					
1985	2,0	5	1,4	0,76	13,29		9,28		0,90	0,96	2,9
-"-	8,0	6	2,2	0,60	89,09		0,114	-1,157	0,62	0,64	4,0
1993	8,0	5	1,0	0,98	9,72		13,20		1,11	1,12	3,0
2001	2,0	3	0,9	1,20	19,71		10,52		1,13	1,13	2,0
-"-	8,0	4	1,5	0,66	21,59		9,62		0,69	0,70	1,9

Примечание: H – глубина, м; T_m – максимальный возраст, год; \bar{t} – средний возраст, год; Z – коэффициент смертности мидий; L_∞ , k , t_o – коэффициенты уравнения (1); a , b – коэффициенты уравнения (2); C_y – годовая удельная продукция, год⁻¹; A – время достижения моллюсками длины 40 мм., год.

Несмотря на высокую скорость роста мидий на глубине 8 м, в 2001 г., по сравнению с 1985 г., P/B -коэффициент и годовая удельная продукция увеличились незначительно (на 11 и 9 % соответственно), тогда как к 1993 г. эти показатели возросли на 79 и 75 %, соответственно. Высокие значения P/B -коэффициента и удельной продукции в 1993 г. объясняются большой долей сеголеток и годовиков (около 80 %). Имея среднюю биомассу, практически равную биомассе 3- и 4-летних особей, эти молодые моллюски внесли существенный вклад (более 30 %) в общую продукцию поселения мидии.

В 2001 г., так же как и в 1985 г., наибольший вклад (36 – 40 %) в продукцию вносили 3-летние моллюски. Вклад же сеголеток и годовиков в этих поселениях оказался меньшим, составив 26 % от общей продукции в 2001 г. и 13 % в 1985 г. Это свидетельствует о низком уровне пополнения поселений мидии молодь в 1984, 1985 и 2001 гг.

Как известно, темпы роста и продукция зависят от возраста моллюсков. Изучая мидий из зарослей цистозеры в прибрежной зоне г. Севастополя, Е. В. Маккавеева [5] пришла к выводу, что молодь мидий длиной 1 – 8 мм имеет в 4 – 6 раз более высокую продукцию, чем моллюски длиной 9 – 16 мм. Самую низкую суточную удельную продукцию ($C = 0,009$) на цистозере имели особи длиной 13 – 16 мм. Однако и это значение оказалось выше рассчитанного [3] для мидий Одесской банки. Среди изученных нами моллюсков наиболее высокая удельная суточная продукция была также у самых мелких особей (сеголеток) – от 0,0075 до 0,0055. По мере увеличения возраста мидий до 5 лет она снизилась до 0,002 – 0,0006. Средняя для поселений удельная продукция в целом возросла: на глубине 2 м от 0,0026 в 1985 г. до 0,0031 в 2001 г., а на глубине 8 м – от 0,0017 в 1985 г. до 0,0031 в 1993 г. и до 0,0019 в 2001 г.

Ранее кривая линейного роста черноморских мидий описывалась уравнением Берталанди [4], характеризующим возрастные замедления скорости их роста. Однако такой тип роста наблюдался у мидий Одесского залива только в 1985 г. на глубине 8 м. На глубине 2 м уже в то время поселения имели более упрощенную возрастную структуру, рост моллюсков описывался уравнением прямой (см. табл.). В последние годы в структуре поселений мидий изучаемого района произошли дальнейшие изменения, о чем свидетельствует снижение их среднего возраста почти на 30 % на обоих горизонтах.

Уменьшение среднего возраста моллюсков может быть обусловлено двумя причинами: повышением смертности мидий старших возрастных групп либо увеличением пополнения популяции. Как показали предыдущие исследования [11], коэффициент смертности мидий в северо-западной части Черного моря в 90-х годах прошлого столетия стал в два раза выше, чем в 80-е годы. В результате ежегодных заморозов, при которых наибольшая гибель приходится на мидий старших возрастных групп [17], в популяции резко снизилась доля наиболее старых особей, что привело к омоложению и упрощению возрастной структуры поселений мидии.

Анализируя данные таблицы, нетрудно заметить, что коэффициент смертности мидии повышается с уменьшением глубины обитания моллюсков. Это явление, характерное как для 1985 г., так и для 2001 г., объясняется, по-видимому, возрастанием степе-

ни загрязнения и нестабильности условий среды по мере снижения глубины обитания мидий.

Омоложение возрастного состава мидий повлекло изменения характеристик их роста. Так, если в 1985 г. рост мидий с глубины 8 м описывался уравнением (1), в соответствии с которым скорость роста с возрастом снижалась, то в 1993 и 2001 гг. зависимость между возрастом моллюсков и их длиной стала прямолинейной. Рост мидий в этом случае описывается уравнением (2), согласно которого скорость роста не зависит от возраста. Такой характер роста обычно наблюдается в поселениях моллюсков с упрощенной возрастной структурой, поскольку наиболее высокие темпы роста всегда отмечаются у моллюсков младших возрастных групп. При малом числе возрастных групп в поселении, где его основу составляют быстрорастущие сеголетки и годовики, кривые роста мидий характеризуются слабым возрастным уменьшением годовых приростов в рассматриваемом временном интервале и незначительно отличаются от отрезков прямой.

Сравнительный анализ кривых роста мидий из Одесского залива (рис. 1, 2) показывает, что в 1993 и 2001 гг., по сравнению с 1985 г., во всех возрастных группах мидий увеличилась их средняя

длина в поселениях на обоих анализируемых горизонтах.

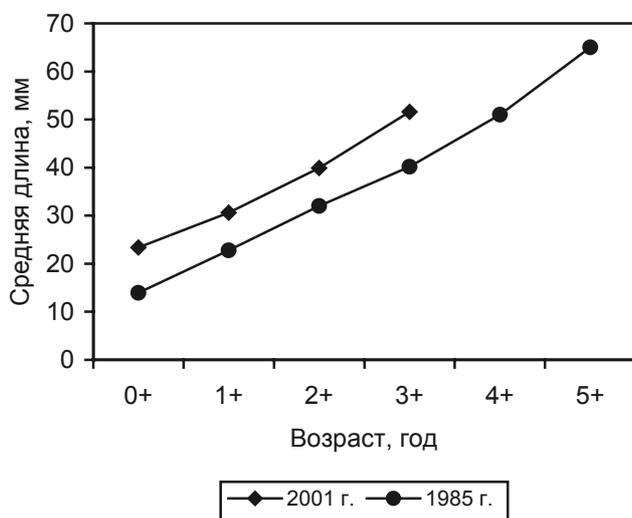


Рисунок 1. Кривые роста мидий Одесского залива на глубине 2 м
Figure 1. Growth curves of the mussels from Odessa Bay at 2 m of depth

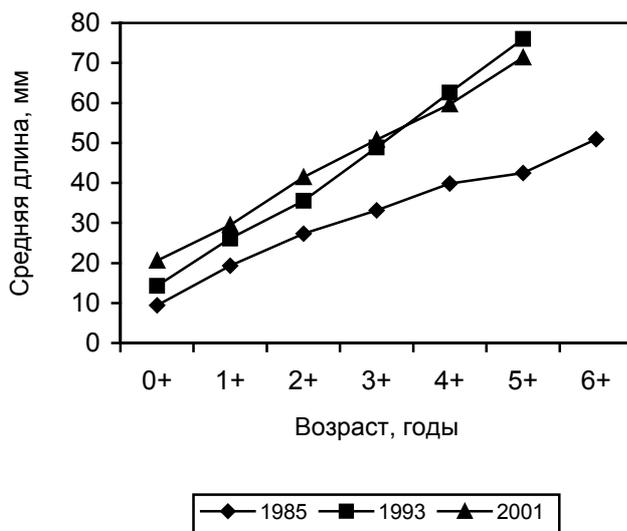


Рисунок 2. Кривые роста мидий Одесского залива с глубины 8 м
Figure 2. Growth curves of the mussels from Odessa Bay at 8 m of depth

Различия кривых роста для этих двух сравниваемых периодов времени, как в первом, так и во втором случае, оказались достоверными ($p < 0,001$). Причем для мидий, обитавших на глубине 2 м, кривые роста параллельны, но различаются коэффициентом a уравнения (2), а для мидий с глубины 8 м кривые роста различаются значениями углового коэффициента b .

Таким образом, из полученных данных можно заключить, что продолжающийся и в настоящее время процесс эвтрофирования прибрежных вод Одесского залива вызывает повышение темпов роста и продукции мидии. С другой стороны, усиление эвтрофирования способствует появлению гипоксии в придонных слоях вод, созданию заморных зон и увеличению смертности моллюсков. Причем, в условиях гипоксии наибольшая выживаемость характерна для молодых, мелкоразмерных особей. Поэтому популяции мидий, находящихся в таких условиях, постоянно омолаживаются – на смену более старым крупным особям приходят молодые мелкоразмерные, но более быстрорастущие и продуктивные моллюски. При этом максимальная продолжительность жизни мидий в этом регионе (см. табл.), как и во всей северо-западной части Черного моря [11], постоянно снижается.

Увеличение продукции и сокращение жизненного цикла у планктонных организмов рассматривается [1] как один из способов физиологической адаптации гидробионтов к условиям усиления эвтрофирования. Эвтрофирование вызывает структурную перестройку и макрофитобентоса [7], при которой на смену видов с малой удельной поверхностью приходят макрофиты с большей удельной поверхностью. Анализ общих изменений биологической структуры экосистемы Черного моря показывает преимущественное развитие мелкоразмерных, короткоциклических видов гидробионтов [19]. Установленные нами изменения популяционных характеристик черноморской мидии также свидетельствует о том, что в условиях высокого загрязнения и эвтрофирования морской среды в популяции этого моллюска преобладают короткоживущие, малоразмерные, но высокопродуктивные особи.

Выводы. Исходя из вышеизложенного, следует заключить, что в 1993 и 2001 гг., по сравнению с 1985 г., на фоне продолжающегося эвтрофирования и загрязнения прибрежной зоны моря, проявляется тенденция увеличения скорости роста и продукции мидий. Одновременно с этим увеличивается смертность моллюсков, происходит омоложение и упрощение возрастной структуры их популяции, и, как следствие, сокращение продолжительности жизни черноморской мидии (с 5 – 6 лет до 3 – 4). Увеличение роста и продукции моллюска, сопровождающееся повышенной смертностью и сокращением жизненного цикла мидий, свидетельствуют о более быстром обороте органического вещества, который можно рассматривать в качестве результата высокого уровня эвтрофирования и загрязнения прибрежных зон Черного моря.

1. Александров Б. Г., Зайцев Ю. П. Биоразнообразие придунайского района Черного моря в условиях эвтрофирования / Экосистема взморья Украинской дельты Дуная. – Одесса: Астропринт, 1998. – С. 304 – 322.
2. Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журнал. – 1992. – 28, № 4. – С. 3 – 18.
3. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1983. – 208 с.
4. Золотарев В. Н., Шурова Н. М., Варигин А. Ю. Особенности роста мидий *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Черного моря // Биология моря. – 1991. – № 4. – С. 70 – 79.
5. Маккавеева Е. Б. Продукция массовых видов биоценоза цистозире // Биологическая продуктивность южных морей. – Киев: Наук. думка. – 1974. – С. 57 – 70.
6. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
7. Миничева Г. Г. Проблемы оценки и управления автотрофным процессом в береговых зонах эвтрофируемых экосистем // Доп. Нац. Акад. наук України. – 1998. – 12. – С. 192 – 197.
8. Орлова И. Г., Белевич Р. Р. и др. Динамика гипоксических процессов в придонных водах северо-западного шельфа Черного моря. // Океанология. – 1999. – 39, № 4. – С. 548 – 554.
9. Практическая экология морских регионов. Черное море / Под ред. В. П. Кеонджяна, А. М. Кудина, Ю. В. Терехина. – Киев: Наук. думка, 1990. – 252 с.

10. *Шурова Н. М., Золотарев В. Н.* Сезонные слои роста в раковинах мидии Черного моря // Биология моря. – 1988. – №1. – С. 18 – 22.
11. *Шурова Н. М., Стадниченко С. В.* Изменения популяционных характеристик черноморской мидии и стратегия формирования её популяции в современных условиях среды // Вісн. Житомир. Пед. Унів. – 2002. – **10**. – С. 137 – 139.
12. *Cloern J. E.* Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2001. – **210**. – P. 223 – 253.
13. *Gray J. S.* Eutrophication in the sea / Marine eutrophication and population dynamics: Proc. 25 th Eur. Mar. Biol. Symp., Fredensborg. – 1992. – P. 3 – 15.
14. *Nixon S. W.* Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. // *Ophelia*. – 1995. – **41**. – P. 199 – 219.
15. *Smetacek V., Bathmann U., Nothig E.M., Scharek R.* Coastal eutrophication: causes and consequences // Ocean margin processes in global change. – New York: John Wiley and Sons. – 1991. – P. 251 – 279.
16. *Ssentongo G. W., Larkin P. A.* Some simple methods of estimating mortality rates of exploited fish populations // J. Fish. Res. Board of Canada. – 1973. – **30**, № 5. – P. 695 – 698.
17. *Shurova N. M.* Influence of hypoxia on the state of the population of the Black Sea mussels // The Black Sea ecological problems: Collected papers / SCSEIO. – Odessa: SCSEIO, 2000. – P. 286 – 290.
18. *Wu R. S. S.* Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses // Mar. Poll. Bull. – 2002. – **45**. – P. 46 – 52.
19. *Zaitsev Yu. P.* Impact of eutrophication on the Black Sea fauna // Studies and Reviews, General Fisheries Council for Mediterranean. – 1993. – **64**. – P. 63 – 86.

ОФ Института биологии южных морей НАН Украины,
г. Одесса

Получено 07.07.2004

N. M. SHUROVA, A. Yu. VARIGIN, S.V. STADNICHENKO

**DIFFERENT POPULATION CHARACTERISTICS OF BLACK SEA MUSSELS
UNDER EUTROPHICATION AND HYPOXIA IN COASTAL WATERS**

Summary

Variations in growth and production characteristics, age structures, mortality, life span of the mussels from Odessa Bay (the Black Sea) result from high eutrophication of marine coastal waters. In 2001 the growth rate, mortality and production of mussels were found higher than in 1985. The average age and life span of mollusks were registered less than in 1985. Eutrophication seems to be a reason for the faster turn of organic matters in mussel population.