

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ОДЕССКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

УДК 591.34:574.652].001.57(262.5)

14.10.87, № 7234-384

Б.Г.Александров

Прогнозирование оседания личинок массовых обрастателей
в северо-западной части Чёрного моря

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 152 глн.

ОДЕССА - 1987

Особенности пространственного распределения сообществ прикреплённых организмов, концентрирующихся на внешних границах морей и океанов, определили их ведущую роль в функционировании прибрежных экосистем. Активное вмешательство человека в морскую среду в результате хозяйственной деятельности очень скоро привело к проблеме морского обрастания. Сущность её хорошо прослеживается на примере приустьевых акваторий Чёрного моря, в частности, в его северо-западной части, имеющей важное экономическое значение. С одной стороны, здесь ведутся работы по увеличению биомассы прикреплённых организмов с целью предотвращения загрязнения и получения кормового белка. Это достигается созданием искусственных рифов и хозяйств по выращиванию мидий. С другой - осуществляется поиск эффективных средств борьбы с обрастанием, что диктуется серьёзными убытками флота и расположенных здесь портов международного значения.

Решение проблемы лежит в области управления процессом обрастания. Важным элементом при этом становится прогнозирование массового оседания организмов.

В литературе накопилось достаточное количество данных по размножению обрастателей Чёрного моря (Зоробьёв, 1938; Виноградова, 1961; Ржепишевский, 1970; Кудинский и др., 1985; Пиркова, 1986), периодам массового появления их личинок в планктоне (Киселёва, 1959; Захваткина, 1963; Киселёва, 1965; Консулов, 1980; Petran, 1980), оседанию на естественные и искусственные субстраты (Лигнау, 1924; Гринбарт, 1948; Долгопольская, 1957; Никитин, Турпаева, 1958; Петухова, 1963; Иванов и др., 1981; Штыркина, 1983; Переладов, 1986). Однако, абсолютное большин-

ство исследований освещает лишь отдельные фрагменты единого процесса развития и потому не позволяет описать его целиком. Другая причина, осложняющая составление прогноза, — недостаток работ по определению количественных характеристик роста (развития) организмов на ранних этапах онтогенеза, а также его зависимости от факторов среды. Отмеченные трудности могут быть преодолены с помощью графической модели Ангера-Неира (Anger, Naïr, 1979), разработанной для декапод. Основной принцип её построения сводится к следующему: экспериментально установленная зависимость продолжительности развития личинок от температуры используется для определения величины смещения пиков их массового появления в планктоне вдоль временной оси, в соответствии с рассчитанной кривой среднесезонного хода температуры воды исследуемой акватории. Таким образом, модель представляет собой внутригодовое распределение вероятности нахождения животных на той или иной стадии развития, позволяющее предсказывать этапы метаморфоза личинок относительно сроков массового нереста родительских особей.

Целью настоящего исследования было составление прогноза развития и массового оседания личинок доминирующих видов животных-обрастателей северо-западной части Чёрного моря: *Mytilus galloprovincialis*, *Balanus improvisus* и *Polydora ciliata*.

В работе использовались модельные построения Ангера-Неира с некоторыми дополнениями автора.

В условиях высокой продуктивности и солёностной изменчивости северо-западной части Чёрного моря, основное допущение

модели об определяющем влиянии температуры на размножение и метаморфоз гидробионтов вполне справедливо. Другое допущение о том, что развитие животных во времени подчиняется закону нормального распределения было подтверждено хорошим соответствием результатов прогноза данным полевых наблюдений.

Материал и методика

Во избежание возможной путаницы при изложении и трактовке материала необходимо уточнить некоторые употребляемые термины и понятия.

Спецификой личиночного развития организмов является то, что их линейный рост сопровождается морфологическими изменениями. При этом оба процесса практически неразделимы. Описывая продолжительность пелагической жизни обростателей, более правильным мы посчитали употребление термина "развитие", а не "рост". Так, наряду с измерениями длины тела личинок мидии и полидоры, учитывались и морфологические изменения: появление "глаза" и "ноги" у великонхов, число сегментов у нектохет.

Термин "оседание" понимался несколько шире обычного и предполагал существование этапов активного поиска субстрата и непосредственного прикрепления (для полидоры заключительный этап оседания не исследовался).

Материалом для данной работы послужили результаты лабораторных и полевых экспериментов по культивированию личинок обростателей, подекадные сборы зоопланктона в Одесском заливе с 1985 по 1986 гг. включительно, данные по обрастанию экспе-

риментальных пластин в 1985 г. (Одесский залив; дискретность отбора 10 суток), а также ежедневные измерения температуры поверхностного слоя воды за 1984-1986 гг., любезно предоставленные Геофизической обсерваторией Одесского гидрометеорологического института.

Определение стадий развития личинок баянуса и мидии проводилось с помощью определительных таблиц (Lang, 1980; Lucas, 1982).

Культивирование усообразных осуществлялось согласно методическим рекомендациям (Freiberger, Cologer, 1966; Scheltema, Williams, 1982; Harms, 1984). Личинок выращивали в 100 мл стеклянных ёмкостях при плотности посадки 1 организм на 2 мл воды. В качестве пищи использовали монокультуры золотистых водорослей *Phaeodactylum tricornutum* и *Monochrysis lutheri* в соотношении 1:1 при концентрации $2 \cdot 10^5$ кл.мл⁻¹. Подкормку и смену воды с предварительной стерилизацией ультрафиолетовым облучением проводили через сутки. Колебания солёности воды в опытах находились в пределах от 12 до 15 ‰. Продолжительность развития баянуса анализировалась при температуре 15°C и 22°C. В процессе смены воды определялась стадия метаморфоза каждой личинки, после чего вычислялась условная средняя величина группового развития.

Общая продолжительность свободноплавающей стадии развития мидии почти вдвое больше, чем у баянуса и составляет около месяца. Данное обстоятельство привело к ряду неудач лабораторного выращивания моллюсков до начала их прикрепления к субстрату и подсказало необходимость создания специального

культиватора для выращивания личинок в полевых условиях. Данное устройство, разработанное совместно с А.С.Марченко, представляло плиту с системой изолированных камер, каждая из которых легко демонтировалась и имела вид сетяного стакана объёмом 1 литр - диаметр ячеек газа 135 мкм (Рис. 1).

Личинки мидии и полидоры, пойманные планктонной сетью, помещались в мерный цилиндр, равномерно перемешивались и переносились в равных количествах в каждую камеру, которые закрывались пробкой. Затем вся конструкция устанавливалась на глубине 1,5-2,0 м от поверхности моря. С интервалом 1-2 дня камеры поочерёдно извлекались для последующего вычисления средней стадии развития личинок. Описанным способом была определена продолжительность развития мидии и полидоры при температуре 14°C.

Для установления количественной зависимости развития личинок от продолжительности их нахождения в планктоне исходные данные обрабатывались с помощью регрессионного анализа (Лакин, 1980). Зависимость аппроксимировалась с помощью уравнения параболы. В качестве показателя развития баянуса использовался порядковый номер стадии метаморфоза их личинок (1-6 - науплиусы, 7 - циприс), для мидии и полидоры - длина тела (мкм).

Продолжительность прикрепления личинок изучалось в серии специальных лабораторных экспериментов. В 100 мл ёмкости с морской водой (14-15%) помещали по 20 педивелигеров, после чего в каждый сосуд опускали по 3 пучка свежееотпрепарированных у взрослых моллюсков биссусных нитей. Через определённое время биссусы извлекались и под биноклем определялось число

прикрепившихся к ним животных. Эксперимент в двух повторностях проводили параллельно при температуре 15,5°C и 19,5°C. Процент прикрепившихся особей анализировался при трёх экспозициях разной продолжительности. Перед началом каждой из них число личинок доводилось до исходного количества. Педивелигеры, используемые в опытах, были заранее адаптированы к установленным температурам.

Для установления продолжительности прикрепления особей в интервале от 0 до 100% по полученным данным были рассчитаны уравнения линейной зависимости.

Аналогичные вычисления для баянуса были осуществлены по данным Димова и соавторов (1970,6).

Зависимость развития личинок в период пелагической жизни и продолжительность их прикрепления от температуры воды определялись с помощью уравнения Вант-Гоффа (Медников, 1977):

$$D = S \cdot Q_{10}^{-T/10}$$

где D - продолжительность развития, S - сумма градусо-дней, Q_{10} - температурный коэффициент Вант-Гоффа, T - температура воды. Необходимые параметры определялись по формулам:

$$\lg Q_{10} = \frac{10(\lg V_2 - \lg V_1)}{T_2 - T_1}$$

$$V = \frac{1}{D} \quad (V - \text{скорость развития})$$

$$S = D \cdot Q_{10}^{T/10}$$

Для предсказания периодов массового оседания исследуемых организмов в северо-западной части Чёрного моря была использована графическая модель прогноза (Anger, Nair, 1979; Anger,

1983). Необходимые для модельных построений среднегодовые изменения температуры описывались уравнением параболы вида:

$$T = a_0 + a_1 D + a_2 D^2,$$

где T - температура воды ($^{\circ}\text{C}$), D - порядковый номер календарного дня (например: $I = I$ января, $365 = 3I$ декабря). Найденные константы представлены в таблице I. Регрессия вычислялась по многолетним данным ежесуточных измерений температуры воды.

Таблица I

Параметры уравнения зависимости температуры морской воды (Одесский залив) от порядкового дня года

П е р и о д	п а р а м е т р ы		
	a_0	a_1	a_2
И января-26 марта	4,2086	$-18,1443 \cdot 10^{-2}$	$19,1145 \cdot 10^{-4}$
27 марта-3I октября	-27,9327	$45,8190 \cdot 10^{-2}$	$-10,8600 \cdot 10^{-4}$
И ноября-3I декабря	193,8914	$-98,3425 \cdot 10^{-2}$	$12,5550 \cdot 10^{-4}$

Необходимые данные по размножению и массовому появлению личинок в планктоне наряду с собственными исследованиями заимствовались из литературных источников.

Графическое построение кривых нормального распределения в прогностической модели осуществлялось по общепринятым правилам (Лакин, 1980).

Развитие организмов - процесс непрерывный, тем не менее для составления графической модели прогноза оседания обрастателей он был подразделён на ряд условных этапов: вымет родительскими особями половых продуктов или уже сформировавшихся личинок, период пелагической жизни включая фазу поиска субст-

рата и непосредственное прикрепление животных.

Результаты исследований

Нерест обростателей и его зависимость от температуры.

Объекты настоящего исследования характеризуются обширностью распространения, выраженного в наибольшей степени у *B. improvisus*. Этот исключительно эвригалинный и эвритермный вид встречается от Чёрного до Балтийского моря и вдоль всего побережья Америки.

С географической широтой сроки размножения одного и того же организма могут претерпевать значительные изменения, как это было показано для мидии и баянуса.

У побережья Англии, на северной границе ареала, *M. galloprovincialis* нерестится с января по февраль и с апреля по август, у Аркашона (атлантическое побережье Франции) - в октябре-ноябре, январе-феврале и в апреле-мае, а на африканском побережье Средиземного моря (Бизерта) лишь с января по февраль (Lubet et al., 1981).

Первый вымет личинок *B. improvisus* у Атлантического побережья Канады происходит в мае-июне, второй - в сентябре-октябре (Bousfield, 1954); в Бискайском заливе (Флорида) усоногие этого вида нерестятся с сентября по апрель (Weiss, 1948; Reeve, 1964; Moor et al., 1974).

Описанные колебания полового цикла видов с широким географическим распространением в основном определяются температурой воды, хотя другие факторы тоже могут играть весьма сущест-

венную роль (Orton, 1920). При этом широтное распространение организмов обусловлено двумя сублетальными температурами, максимальной и минимальной (Bodoу, Masse, 1978). Для *B.improvisus* этот температурный диапазон составляет 10-27°C (Weiss, 1948; Bousfield, 1954), для *M.gallorprovincialis* - 7-19°C (Lubet, 1981).

Даже в пределах одного водоёма репродуктивный цикл животных может изменяться в связи с физико-географическими особенностями. Например, у побережья Крыма сроки нереста скальной и иловой *M.gallorprovincialis* существенно отличаются (Киселёва, 1972).

Черноморская мидия размножается два раза в год с незначительным варьированием сроков размножения в отдельных районах моря (табл.2).

Таблица 2

Сроки нереста *M.gallorprovincialis* в некоторых районах Чёрного моря

Район исследования	нерестовый период				Автор
	весенний	тогда воды	осенний	тогда воды	
побережье Севастополя	* март -	8	октябрь -	18,5	Киселёва, 1972
	май	...	ноябрь	9	
	** май -	8	август	10-7	
	июнь	...			
Одесский залив	май -	...	август -	...	Кудинский и др., 1965
	июнь	...	сентябрь	...	
Калининск кра	апрель -	9	август -	21	Консулова, 1985
	июнь	20	октябрь	15	

* - скальная и ** - иловая мидии

Период репродукционной активности мидии в северо-западной части Чёрного моря начинается в мае и завершается в августе-сентябре, с 4-6 недельной паузой в наиболее жаркие месяцы (Кудинский и др., 1985).

Особенности размножения баянуса и полидоры в Чёрном море изучены значительно слабее.

Многолетние исследования фенологии личинок обрастателей в районе Севастополя показали существование двух пиков нереста у *V.improvisus* (апрель-май, октябрь-ноябрь) и периода непрерывного размножения с апреля по октябрь у *P.ciliata* (Брайко, 1985).

Сборы планктона у Одесского побережья свидетельствовали о наличии трёх пиков численности науплиусов баянуса на первой стадии развития в мае, конце июля и сентябре-октябре, а также постоянное присутствие в пелагиали молодых личинок полидоры (200-300мкм) с мая по октябрь включительно.

Наличие дополнительного июльского нереста баянуса может быть объяснено быстрым созревaniem весенней генерации осевших личинок, которые могут достичь половой зрелости и полностью завершить эмбриогенез в течение месяца при достаточной обеспеченности пищей (Relini, Fasciana, 1982).

Опираясь на упомянутые особенности биологии размножения обрастателей и вычисленный среднегодовой ход температуры в районе исследований были приняты допущения, необходимые для последующих модельных построений (табл.3).

Допускалось, что в выделенные сроки нерестового периода в планктоне появлялось 95% от возможного количества личинок мидии, баянуса и полидоры.

Таблица 3

Общие характеристики нереста обростателей в северо-западной части Чёрного моря

Вид	№п/п	Нерестовый период (сроки)	Температура воды, °С
<i>M. galloprovincialis</i>	1	середина апреля-конец июня	10-20
	2	конец августа-начало октября	20-13
<i>B. improvisus</i>	1	начало мая-конец июня	13-20
	2	начало: через месяц после оседания первой генерации личинок; общая продолжительность - месяц	
	3	конец августа-середина октября	20-13
<i>P. ciliata</i>	1	середина мая-конец октября	15-10

Влияние температуры на продолжительность пелагической жизни личинок.

Зависимость между продолжительностью жизни организма к моменту наблюдения и стадией его онтогенеза может быть описана уравнением параболы: $y = a + vx + cx^2$, где x - показатель развития, y - продолжительность жизни.

Живородящие баянус и полидора вымётывают в водную толщу вполне сформировавшихся личинок, в то время как эмбриогенез мидии, в результате внешнего оплодотворения, целиком происходит в пелагиали. Данное обстоятельство было учтено в последующих вычислениях.

Исходная продолжительность жизни полидоры к моменту появления в планктоне (длина тела: 200-300мкм) была принята

I (сутки). Развитие баянуса до 2 науплиальной стадии при 15°C составило, по нашим данным, 0,33 суток (8 часов), а при 22°C - 0,25 суток (6 часов). Опыты по изучению развития мидии проводились со стадии прямого замка (длина раковины: 120-150 мкм). Для учёта предшествующей длительности их пребывания в планктоне продолжительность жизни до достижения этой стадии была принята 6 суткам (Bayne, 1965; Hrs-Brenko, 1974).

Результаты выращивания личинок в полевых и лабораторных условиях (рис.2) с учётом внесенных дополнений легли в основу выведенных уравнений (табл.4).

Таблица 4

Параметры уравнений регрессии для определения продолжительности нахождения личинок обрастателей в планктоне по стадии их развития

Вид	Параметры уравнений			Температура воды, °C
	a	b	c	
<i>M.galloprovincialis</i>	-27,00	0,323	$-0,004 \cdot 10^{-1}$	13
<i>B.improvisus</i>	- 5,69	3,470	-0,197	22
	-12,25	7,040	-0,378	15
<i>P.ciliata</i>	- 1,00	0,010	$-0,001 \cdot 10^{-3}$	13

Многолетние исследования планктона Одесского залива позволили установить размеры личинок мидии и полидору на этапе завершения пелагической жизни. Длина педивелигеров колебалась от 285 до 315 мкм ($\bar{x}=300$ мкм), готовые к оседанию нектохеты с 14-15 сегментами имели размеры 900-1100 мкм ($\bar{x}=1000$ мкм). Для личинок баянуса, как известно, последней стадией развития является циприс - 7 стадия.

После соответствующей подстановки необходимых значений в выведенные уравнения была вычислена продолжительность развития обрастателей до начала их оседания, которая для баянуса составила: 8,7 суток при 22°C, 18,5 - при 15°C, а для мидии и полидору при 13°C соответственно 33,9 и 8,0 суток.

На длительность метаморфоза личинок, как это видно на примере баянуса, температура воды оказывает существенное влияние. Эта зависимость для исследуемых организмов была описана с помощью уравнения Вант-Гоффа.

Температурный коэффициент Q_{10} для личинок баянуса, рассчитанный по результатам лабораторного культивирования, составил 2,94, что хорошо согласуется с данными для других видов усоногих (табл.5).

Таблица 5

Значения коэффициента Q_{10} зависимости межличинных интервалов развития усоногих ракообразных от температуры воды

Вид	Q_{10}	Температурный интервал, °C	Автор
<i>Semibalanus balanoides</i>	1,9	6 - 18	Harms, 1984
<i>Balanus balanoides</i>	2,0	9,5 - 18	Barnes et al., 1963
<i>Cyprinotus</i> sp.	2,1	17 - 31	Kurata, 1962
<i>Balanus eburneus</i>	2,5	20 - 25	Scheltema et al., 1982
<i>Elminius modestus</i>	2,8	6 - 24	Harms, 1984
	3,1	6 - 18	- " -

Температурный коэффициент Вант-Гоффа, принятый для личинок полидору равен 2,25 (Методы определения продукции ..., 1968), для мидии был также рассчитан по данным литературы

и составил 3,18. (табл.6).

Таблица 6

Значение коэффициента Q_{10} зависимости продолжительности пелагического развития мидии от температуры воды

Вид	Q_{10}	Температурный интервал, °C	Автор
<i>Mytilus edulis</i>	2,63	10-18	Bayne, 1965
<i>M. edulis</i>	3,10*	10-20	Hrs-Brenko, 1973
<i>M. galloprovincialis</i>	3,80*	15-20	Hrs-Brenko, 1978
$\bar{x} = 3,18$			

* значения, вычисленные на основе опубликованных (исходных) данных

Наконец, определив параметр s по приведенной формуле и подставив значение Q_{10} были выведены зависимости продолжительности развития личинок до начала оседания:

$$D = 93,3 \cdot 2,94^{-T/10} \quad (\text{балабус}) \quad [1]$$

$$D = 152,5 \cdot 3,18^{-T/10} \quad (\text{мидия}) \quad [2]$$

$$D = 23,0 \cdot 2,25^{-T/10} \quad (\text{полидора}) \quad [3]$$

где D - продолжительность развития, сутки; T - температура воды, °C.

Уравнения позволяют достаточно успешно предсказывать продолжительность пелагической жизни обрастателей в пределах температурного оптимума их обитания. Если, например, средняя температура воды в середине мая была +15,5°C, следовательно период развития в планктоне личинок балабуса составит 17, мидий - 25, полидоры - 6 суток, как получается после соответствующих

вычислений.

Влияние температуры на продолжительность прикрепления обрастателей

На основании лабораторных экспериментов (табл.7) были выведены уравнения линейной регрессии (табл.8), которые позволили рассчитать среднюю продолжительность 100% прикрепления личинок мидии в условиях наличия субстрата, пригодного для оседания. При температуре 19,5°C она составила 3,5, а при 15,5°C - 10,6 часов.

Таблица 7

Влияние температуры на скорость прикрепления личинок мидии.

Экспозиция, : час	Число осевших особей (%)	
	T = 15,5°C	T = 19,5°C
1,15	5,0 ± 0	22,5 ± 7,5
2,33	7,5 ± 2,5	52,5 ± 7,5
2,67	17,5 ± 7,5	75,0 ± 10,0

Таблица 8

Параметры уравнения регрессии ($y = ax + b$) для определения продолжительности прикрепления личинок мидии: y - продолжительность оседания, час; x - число осевших особей, %; r - корреляция

Температура : воды, °C	Параметры уравнения		
	a	b	r
15,5	0,0954	1,1	0,80
19,5	0,0291	0,6	0,97

Исходные данные для определения влияния температуры на прикрепление баянуса были взяты из работы Димова и др. (1970, 6).

Дальнейший ход вычислений аналогичен предшествующему разделу. В окончательном варианте уравнения температурной зависимости приняли следующий вид:

$$D = 9,46 \cdot 5,0^{-T/10} \quad (\text{баянус}) \quad [4]$$

$$D = 32,34 \cdot 15,96^{-T/10} \quad (\text{мидия}) \quad [5]$$

где D - продолжительность прикрепления, сутки; T - температура воды, $^{\circ}\text{C}$.

Особенности метаморфоза баянуса при оседании, связанные с заключительной линькой и образованием домика, объясняют более продолжительное прикрепление по сравнению с мидией, приклеивающейся к субстрату с помощью биссусной нити. Однако, данная закономерность отмечена лишь в пределах диапазона температурного оптимума, проявляясь в возрастающей степени по мере приближения к его минимуму (табл.9).

Таблица 9

Продолжительность прикрепления (сутки) мидии и баянуса при разной температуре ($^{\circ}\text{C}$)

$T^{\circ}\text{C}$:	Мидия	:	Баянус
5	8,1		4,2
10	2,0		1,9
15	0,5		0,8
20	0,1		0,4
25	0,03		0,2

Институт биологии
южных морей АН СССР

№ 152 gen.

Продолжительность прикрепления исследуемых организмов оказалась значительно короче фазы планктонной жизни. Если использовать сутки в качестве единицы времени, то период прикрепления исследуемых организмов будет влиять на суммарную продолжительность развития лишь на нижней границе зоны оптимальных температур (см. табл. 9). Таким образом, для упрощения модельных построений продолжительность непосредственного прикрепления обростателей можно не учитывать.

Модель прогноза массового оседания личинок

Техника модельных построений для каждого исследованного вида была идентичной.

С помощью выведенных уравнений (см. табл. I) была построена кривая среднегодового хода температуры воды и её возможные отклонения в пределах $\pm 1^{\circ}\text{C}$.

На временной оси, в соответствии с данными табл. 3, были отложены периоды массового нереста обростателей. Продолжительность их пелагического развития была установлена после подстановки в уравнения (I-3) значений температуры начала и окончания нереста. Полученные результаты представляли собой интервалы времени, предшествующие переходу обростателей к осёдлой жизни. Отложив длину этих интервалов от границ периодов нереста были определены сроки массового оседания.

Если принять во внимание вышеупомянутые допущения о том, что развитие животных во времени подчиняется закону нормального распределения и 95% возможного количества личинок появляется в указанные сроки нереста, то для описания динамики оседания в каждом конкретном случае может быть вычислена кривая Гауса.

Площадь ниже этой кривой, ограниченная установленными календарными днями, теоретически покрывает 95% всей популяции личинок. Объединяя процент частот этого нормального распределения (вычисленного с интервалом в один день) с прогнозируемым временем пелагического развития может быть предсказано временное распределение оседания объектов исследования (рис.3,4,5).

С повышением температуры продолжительность развития сокращается и частотная структура весеннего оседания представляет собой более крутую кривую, чем осеннего (см.рис.3,4). По этой же причине крутизна кривой нормального распределения вылупляющихся личинок выше, чем при их оседании (см.рис.5).

Смещение температурной кривой в пределах $\pm 1^{\circ}\text{C}$ позволяет учесть различные варианты отклонений от среднего хода температуры воды, связанных с последствиями необычно холодного или тёплого года, короткого лета и т.п..

Сопоставление данных полевых исследований годовой динамики численности личинок обростателей в планктоне на завершающих стадиях метаморфоза (педивелигеры мидии, циприсы баянуса, нектохеты полидоры) с модельными построениями, учитывающими особенности хода температурной кривой, показали высокую сходимость результатов (рис.6). При этом, хорошее соответствие реальным процессам было получено при прогнозировании оседания даже в аномально холодном 1985 году.

Обсуждение

Исследуемые организмы, относящиеся к различным классам

животного царства, отличаются по способам размножения и особенностям метаморфоза. Вместе с тем, используемые модельные построения позволяют одинаково успешно прогнозировать периоды их массового развития и последующего оседания. Графическая интерпретация материала с применением кривых вероятностного распределения предоставляет возможности и некоторых теоретических обобщений.

Максимальное оседание обрастателей в северо-западной части Чёрного моря в большинстве случаев происходит с июня по начало июля и с сентября до середины ноября включительно. Именно в эти периоды наблюдается почти одновременное оседание личинок мидии и баянуса. Модель предсказывает, что большая часть личинок мидии оседает на протяжении месяца, баянуса - полутора месяцев, а полидоры - до трёх месяцев. В то же время, по продолжительности раннего онтогенеза они соотносятся в обратной пропорции: 3:1,5:1 соответственно.

Вычисленная продолжительность пелагического развития баянуса хорошо согласуется с результатами изучения этого же вида в дельте реки Мирамиши - у Атлантического побережья Канады (Bousfield, 1955), находящейся практически на одной широте с Одессой, соответственно 47° с.ш. и $46,5^{\circ}$ с.ш.. В то же время, продолжительность развития полидоры оказалась значительно короче по сравнению с данными Вильсона (цит. по Киселёвой, 1957), приведенными для Британского побережья, находящегося севернее района наших исследований.

Существенные отклонения температуры воды от её среднегодового хода отражаются на сроках нереста животных. В связи с этим

в годы с затяжной холодной зимой периоды массового оседания обрастателей смещаются на временной оси вправо в пределах полу-месяца, в то время как ранняя весна оказывает обратное действие. Экстремально низкие температуры вызывают также изменения в интенсивности оседания, при котором осенний максимум превышает весенний. Необычно холодные годы укорачивают продолжительность метаморфоза (увеличивают крутизну вероятностной кривой нормального распределения), а в тёплые — наоборот растягивают этот период и уменьшают крутизну (см. рис. 3, 4, 5). Это явление можно объяснить тем, что температурный коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}) определяющий скорость развития организмов, увеличивается при низких температурах и уменьшается при высоких. В результате, весеннее повышение температуры оказывает более сильное влияние на развитие в холодные годы, чем в тёплые. Существование такой зависимости, вполне обоснованной с точки зрения физиологии процесса развития, объясняет явление массового размножения организмов под воздействием суровых зим (Пузанов, 1954; Зайцев, 1959).

В основу применявшихся модельных построений, был положен годовой ход температуры воды в районе исследований, определивший временное распределение периодов массового оседания обрастателей. Как известно, с широтой местности форма температурной кривой изменяется, что, в свою очередь, вызывает смещение сроков размножения животных (см. табл. 2). Если предположить, что солёность воды по сравнению с температурой оказывает несущественное воздействие на развитие организмов, то можно составить приближённую картину прогноза оседания обрастателей для различных районов Чёрного моря (рис. 7) с учётом изменчивости его

гидрофизических полей (Блатов и др., 1984). Полученная таким образом картина согласуется с общими закономерностями широтного изменения репродуктивного цикла беспозвоночных, в частности *M. gallorprovincialis* (Lubet et al., 1981).

Максимум весеннего оседания на юге наступает раньше, чем в более северных районах моря. Так, у мыса Калиакра первый пик оседания обрастателей наблюдается в среднем на неделю раньше, чем у побережья Севастополя и Одессы. Повышение температуры воды может вызывать угнетение гаметогенеза беспозвоночных, что отражается на сроках появления в планктоне их личинок. С продвижением от Болгарского побережья в сторону Одессы период низкой интенсивности оседания между весенним и осенним максимумами сокращается от 99 до 58 суток для мидии, а у усоногих появляется даже промежуточный максимум оседания, который не отмечен в других районах моря.

Сопоставление этой достаточно грубой схемы прогноза в общих чертах согласуется с результатами исследований обрастания искусственных и естественных субстратов у берегов Болгарии (Димов и др., 1970а; Консулова, 1985), Севастополя (Киселёва, 1972; Брайко, 1985) и Одессы (Гринбарт, 1948; собственные исследования) - см.рис.7.

Проведенные исследования подтвердили высокие прогностические возможности модели для выбранных объектов. Вместе с тем, большие резервы повышения точности прогноза может дать учёт пищевого фактора.

Литература

Блатов А.С., Булгаков Н.П., Иванов В.А., Косарев А.Н., Тужил-

кин В.С. Изменчивость гидрофизических полей Чёрного моря.-

Л.: Гидрометеиздат, 1964, 240с.

Брайко В.Д. Обрастание в Чёрном море.- Киев: Наук.думка,

1985, 123с.

Виноградова З.А. О размножении и росте моллюсков Чёрного мо-

ря в лабораторных условиях.- Тр.Карадаг.биол.ст., 1961,

17, с. 65-84.

Воробьёв В.П. Мидии Чёрного моря.- Тр.Азово-Черном.НИИ мор.

рыб.хоз.океаногр., 1938, II, с. 3-25.

Димов И., Маринов Т., Консулов А. Някои хидрологични и хидро-

биологични особености на северозападния участък на Варнен-

ското езеро и охладителната система на ТЕЦ "Варна" прел

1968г.- Изв.ин-та океаногр.рибно стопанство - Варна,

1970а, 10, с. 27-47.

Димов И., Маринов Т., Консулов А. Скорост на прикрепване на

Balanus improvisus и *Mercierella enigmatica* в зависи-

мост от температурата на водата.- Изв.ин-та океаногр.риб-

но стопанство - Варна, 1970б, 10, с. 49-53.

Долгопольская М.А. Биология морских обрастаний.- Вопр.эколо-

гии, 1957, I, с. 203-211.

Зайцев К.П. Іхтіопланктон Одеської затоки і суміжних ділянок

Чорного моря.- Киев: Вид-во АН УРСР, 1959, 95с.

Захваткина К.А. Фенология личинок двустворчатых моллюсков

Севастопольской бухты.- Тр. Севаст.биол.ст., 1963, 16,

с. 173-175.

Иванов А.И., Решетникова В.И., Крук Л.С., Ковальчук Г.Ф.

Оседание и рост мидий на коллекторах у западных берегов

- Крыма.- В кн.: Экол.-физиол.основы аквакультуры на чёрном море, М., 1981, с. 100-105.
- Киселёва Г.А. Распределение личинок полихет и моллюсков в планктоне Чёрного моря.- В кн.: Бентос, Киев: Наук.думка, 1965, с. 38-47.
- Киселёва Г.А. Размножение и развитие скальной и иловой мидий в Чёрном море.- В кн.: Биол.моря, Киев: Наук.думка, 1972, 26, с. 88-98.
- Киселёва М.И. Пелагические личинки многощетинковых червей Чёрного моря.- Тр.Севаст.биол.ст., 1957, 9, с. 58-112.
- Киселёва М.И. Распределение личинок многощетинковых червей в планктоне Чёрного моря.- Тр.Севаст.биол.ст., 1959, 12, с. 160-167.
- Консулов А. Разпределението на личинките на мидите в Черно море пред българския брег.- Рибно стопанство, 1980, 27, № 3, с. 24-26.
- Консулова Ц. Биологични основи на култивирането на черна мида *Mytilus galloprovincialis* Lam. пред българското черноморско крайбрежие.- Автореф.на дисс.получав.науч.степ.канд. биол.наук, София, 1985, 35с.
- Кудинский О.Ю., Мартынова Н.В., Столетова Т.В. Половое созревание мидий в современных условиях в северо-западной части Чёрного моря.- В кн.: Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР, М.: Наука, 1985, с. 169-180.
- Лакин Г.Ф. Биометрия.- М.: Высшая школа, 1980, 298с.
- Лигнау Н.Г. Процесс обрастания в море.- Русск.гидроб.ж., 1924,

3, № 11-12, с. 280-290.

Медников Б.М. Температура как фактор развития.- В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм, М.: Наука, 1977, с. 7-52.

Методы определения продукции водных животных /Под ред. Винберга Г.Г./.- Минск: Высш.школа, 1968, 246с.

Никитин В.Н., Турпаева Е.П. Процессы обрастания в Чёрном море.- Сседание личинок в районе Геленджика.- Докл.АН СССР, 1958, 121, № 1, с. 172-174.

Переладов М.З. Динамика оседания мидий в Судакском заливе Чёрного моря.- В кн.: 4 Всес.конф.по промысл.беспозв., Севастополь, апр., 1986. Тез.докл. 4.2, М., 1986, с. 271-272.

Петухова Т.А. Оседание личинок организмов обрастания и морских сверлильщиков (Teredenidae) в районе Геленджика-Новороссийска.- Тр.Ин-та океанолог.АН СССР, 1963, 70, с. 151-156.

Пиркова А.В. Динамика созревания гонад и плодовитость самок *Mytilus galloprovincialis* в бухте Ласпи.- В кн.: 4 Всес. конф.по промысл.беспозв., Севастополь, апр., 1986. Тез. докл. 4.2, М., 1986, с. 275-276.

Пузанов И.И. Разрушительное действие суровой зимы 1953-54г. на численность и биологию населения нижнего Приднестровья.- Тр. 3 экол.конф., 1954, 4.4, с. 294-296.

Ржепишевский И.К. Влияние температуры и питания на размножение четырёх баянусов Баренцева и Чёрного морей.- В кн.: Биол.проц.морск.континент.водоёмах, тез.докл. 11с. ВГБО, Кишинёв, 1970, с. 321-322.

Штыркина Л.Ф. Оседание и рост мидий (*Mytilus galloprovincialis* L.) на коллекторах в Керченском проливе.- В кн.: 4 Всес.совет.по науч.-техн.пробл.марикультуры, Владивосток,

27 сент. - I окт., 1983. Тез.докл. Владивосток, 1983,
с. 204-205.

Anger K., Nair K.K.C. Laboratory experiments on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae). - Helgol. Wiss.Meeresunters, 1979, 39, p. 36-54.

Anger K. Temperature and the larval development of *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae); extrapolation of laboratory data to field conditions. - J.exp.mar.Biol.Ecol., 1983, 69, p. 203-215.

Barnes H., Barnes M. The relation of water uptake and oxygen consumption of the body tissue to the molting cycle in *Balanus balanoides* (L.). - Crustaceana, 1963, 6, N 1, p. 62-68.

Bayne B.L. Growth and delay of metamorphosis of the larva of *Mytilus edulis* L. - Ophelia, 1965, 2(1), p. 1-47.

Bodoy A., Masse H. Etude expérimentale de l'influence de la température sur la survie et la biologie de quelques mollusques bivalves marins endogés. - Haliotis, 1978, 7 (1976), p. 131-132.

Bousfield E.L. The distribution and spawning seasons of barnacles on the Atlantic coast of Canada. - Bull.Natl.Mus. Can., 1954, 132, p. 112-154.

Bousfield E.L. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary. - Rep.natn.Mus.Can., 1955, N 137, p. 1-69.

Freiberger A., Cologer C.P. Rearing acorn barnacle cyprids in the laboratory for marine fouling studies. - J.Am.Soc.nav.

Engrs., 1966, 78, p. 881-890.

Harms J. Influence of water temperature on larval development of *Elminius modestus* and *Semibalanus balanoides* (Crustacea, Cirripedia).-- Helgoländer Meeresunters, 1984, 38, p. 123-134.

Hrs-Brenko M. Gonad development, spawning and rearing of *Mytilus* sp. larvae in the laboratory.-- Stud.Rev.GFCM, 1973, 52, p. 35-45.

Hrs-Brenko M. Temperature and salinity requirements for embryonic development of *Mytilus galloprovincialis* Lmk.-- Thassia Jugoslavica, 1974, 10(1/2), p. 131-138.

Hrs-Brenko M. The relationship of temperature and salinity to larval development in mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck).-- In.: "Physiology and behaviour of marine organisms" Proc.12th Europ.Symp.Mar.Biol.Stirl., Scotland, sep.1977, Pergamon Press Oxfordd and New York 1978, p. 359-365.

Kurata H. Studies on the age and growth of Crustacea.-- Bull. Hokk.Reg.Fish.Lab., 1962, N 24, p. 1-115.

Lang W.H. Crustacea.Cirripedia: Balanomorph nauplii of the NW Atlantic shores.-- Fich.Ident.Zooplan.Cons.int.explor.mer., 1980, 163, p. 1-6.

Lubet P. Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches.-- Bull.soc.zool.Fr., 1981, 106, N 3, p. 283-292.

Lubet P., Gimazane J.-P., Prunus G. Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Moll. Lamellibranch-

che) a la limite meridionale de son aire de repartition.
Comparaison avec les autres secteurs de cette aire.- Ha-
liotis, 1981, 11, p. 157-170.

Lucas A. La nutrition des larves de bivalves.- Oceanis, 1982,
8(5), p. 363-388.

Moore H.B., Albertson H.D., Miller S.M. Long-term changes in
the settlement of barnacles in the Miami area.- Bull.Mar.
Sci., 1974, 24, p. 86-100.

Orton J.H. Sea temperature, breeding and distribution in mari-
ne animals.- J.mar.Biol.Ass.U.K., 1920, 12, p. 339-366.

Petran A. Dynamique quantitative du meroplancton dans le mili-
eu portuaire de Constanta (Mer Noire) et son influence sur
la formation des salissures.- Cercetări marina, I.R.C.M.,
1980, 13, p. 125-131.

Reeve M.R. Studies on the seasonal variation of the zooplank-
ton in a marine sub-tropical inshore environment.- Bull.
Mar.Sci.Gulf Caribbean, 1964, 14, p. 103-120.

Relini G., Fasciana C. Riproduzione del genere Balanus (Crus-
tacea Cirripedia) in differenti condizioni ambientali
dell'area deltizia Padana.- Boll.Mus.Ist.Biol.Univ.Genova,
1982, 50, p. 306-312.

Scheltema R.S., Williams I.P. Significance of temperature to
larval survival and length of development in Balanus ebur-
neus (Crustacea: Cirripedia).- Mar.Ecol.Prog.Ser., 1982,
9, p. 43-49.

Weiss C.M. The seasonal occurrence of sedentary marine orga-
nisms in Biscayne Bay, Florida.- Ecology, 1948, 29, p.

153-172.

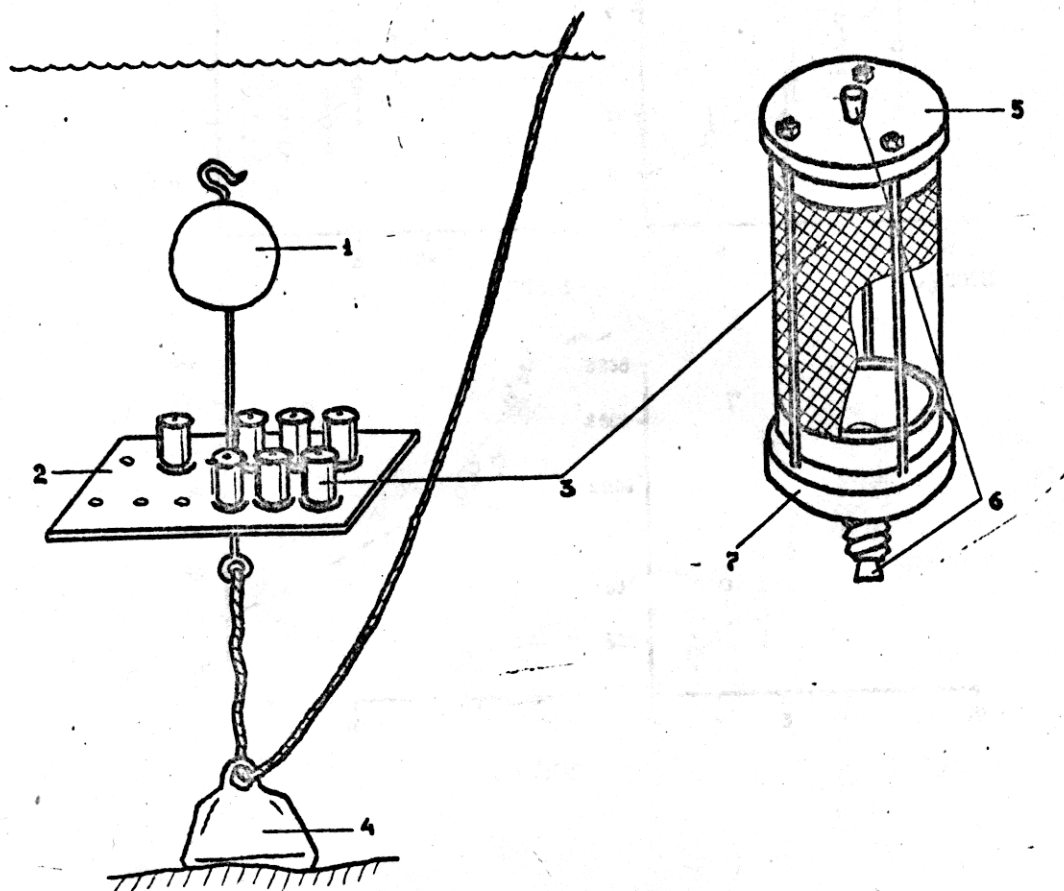


Рис. I. Устройство для выращивания водных организмов.

Обозначения:

- 1 - поплавок,
- 2 - опорная плита,
- 3 - камера,
- 4 - груз,
- 5 - крышка,
- 6 - пробки,
- 7 - основание с воронкой.

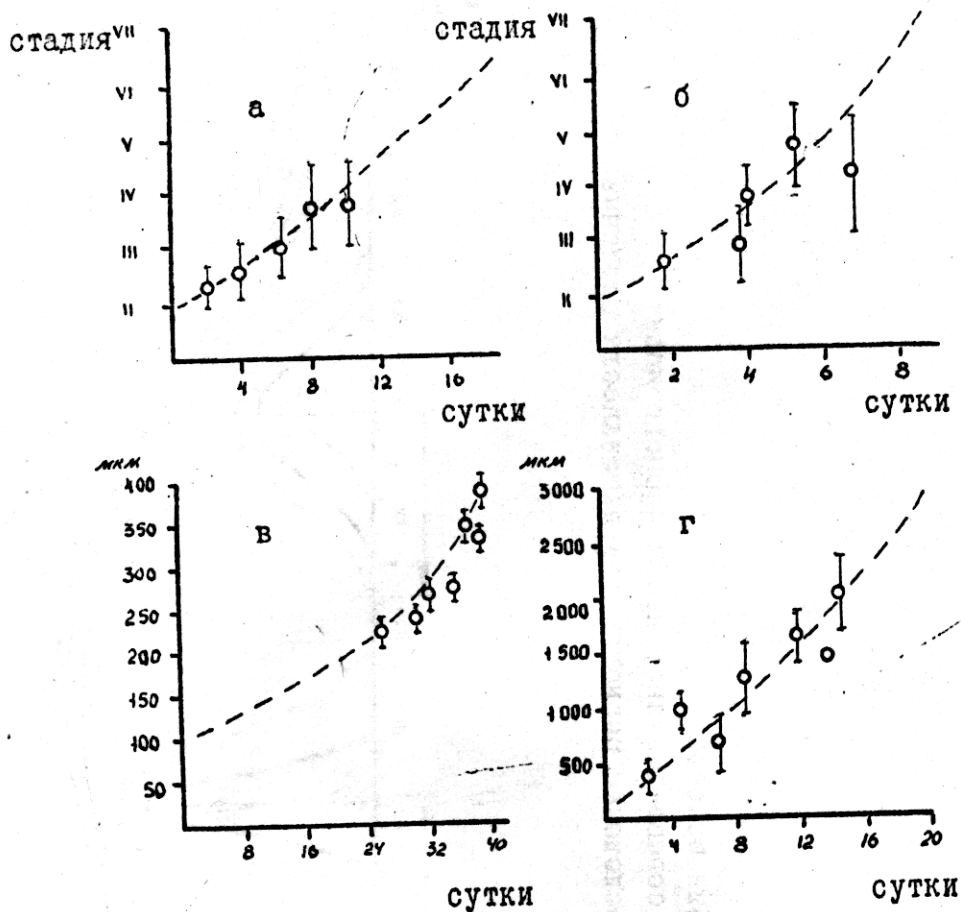


Рис. 2. Зависимость развития личинок баянуса (а- при 15°C, б- 22°C), мидии (в, 13°C) и полидоры (г, 13°C) от продолжительности их нахождения в планктоне.

По вертикали - показатель развития: стадия метаморфоза (порядковый номер) или длина тела (мкм).

По горизонтали - время (сутки).

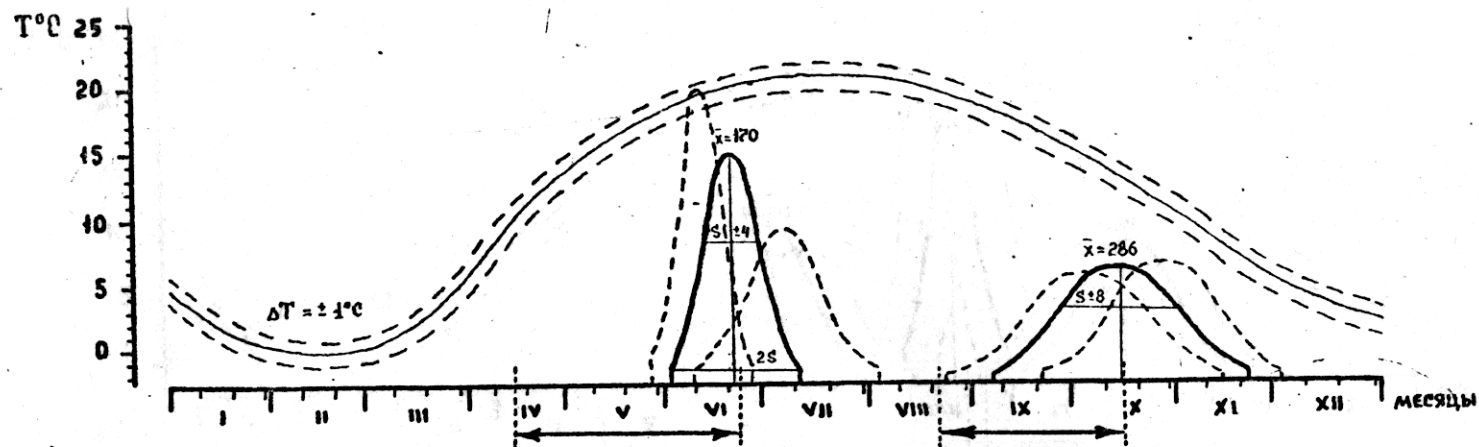


Рис. 3. Теоретически рассчитанное распределение периодов 95% вероятности оседания личинок *M. gallorprovincialis* в северо-западной части Чёрного моря. Стрелками обозначены периоды нереста.

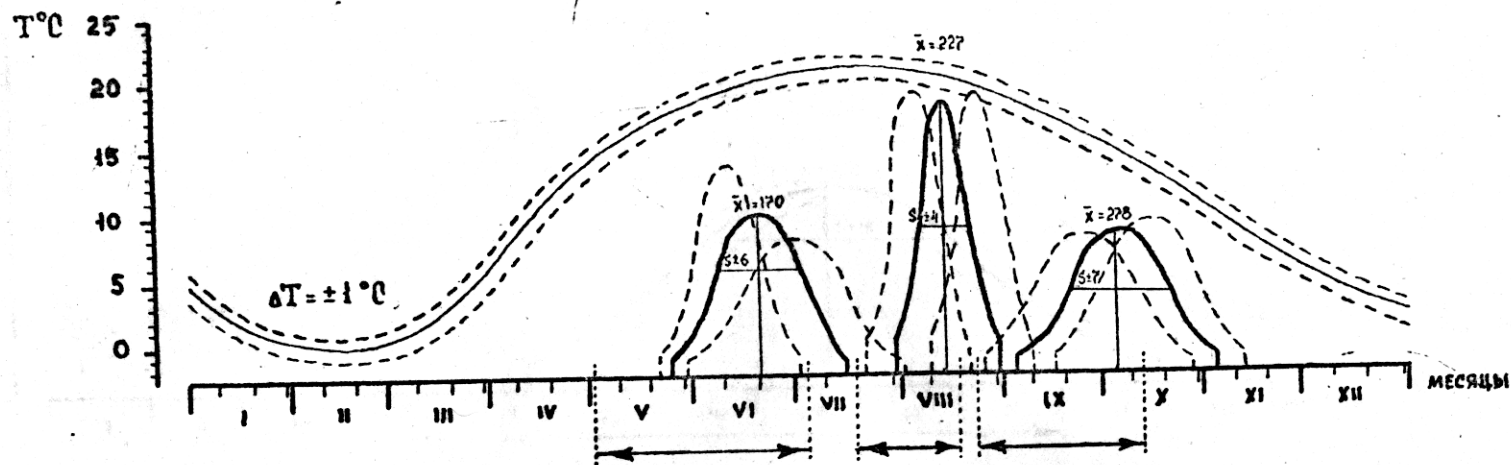


Рис. 4. Теоретически рассчитанное распределение периодов 95% вероятности оседания личинок *B. improvisus* в северо-западной части Чёрного моря. Обозначения те же, что на рис.3.

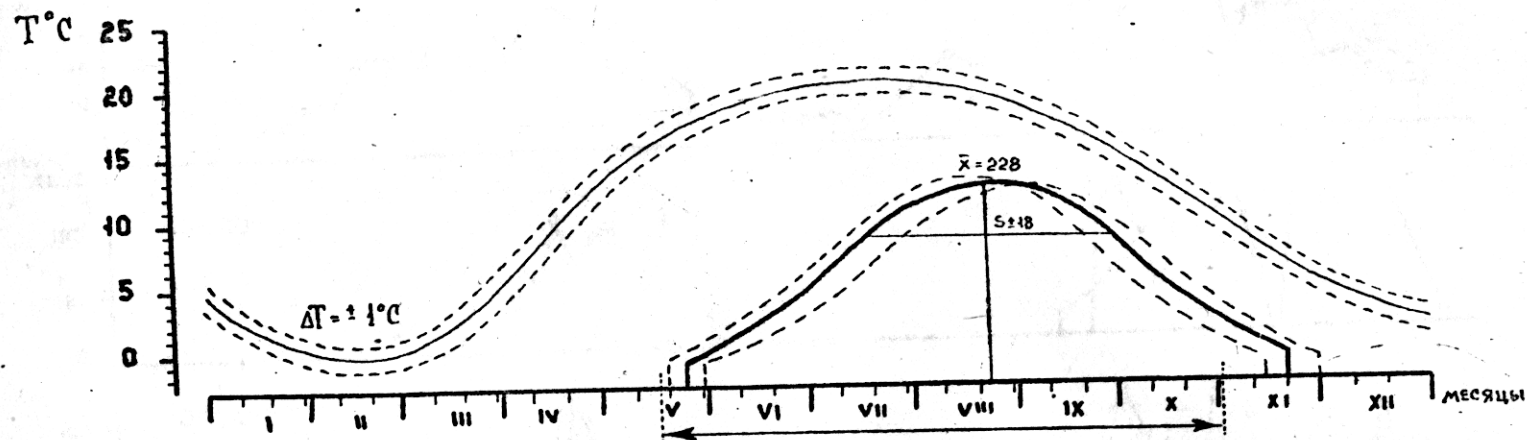


Рис. 5. Теоретически рассчитанное распределение периодов 95% вероятности оседания личинок *P. ciliata* в северо-западной части Чёрного моря. Обозначения те же, что на рис.3.

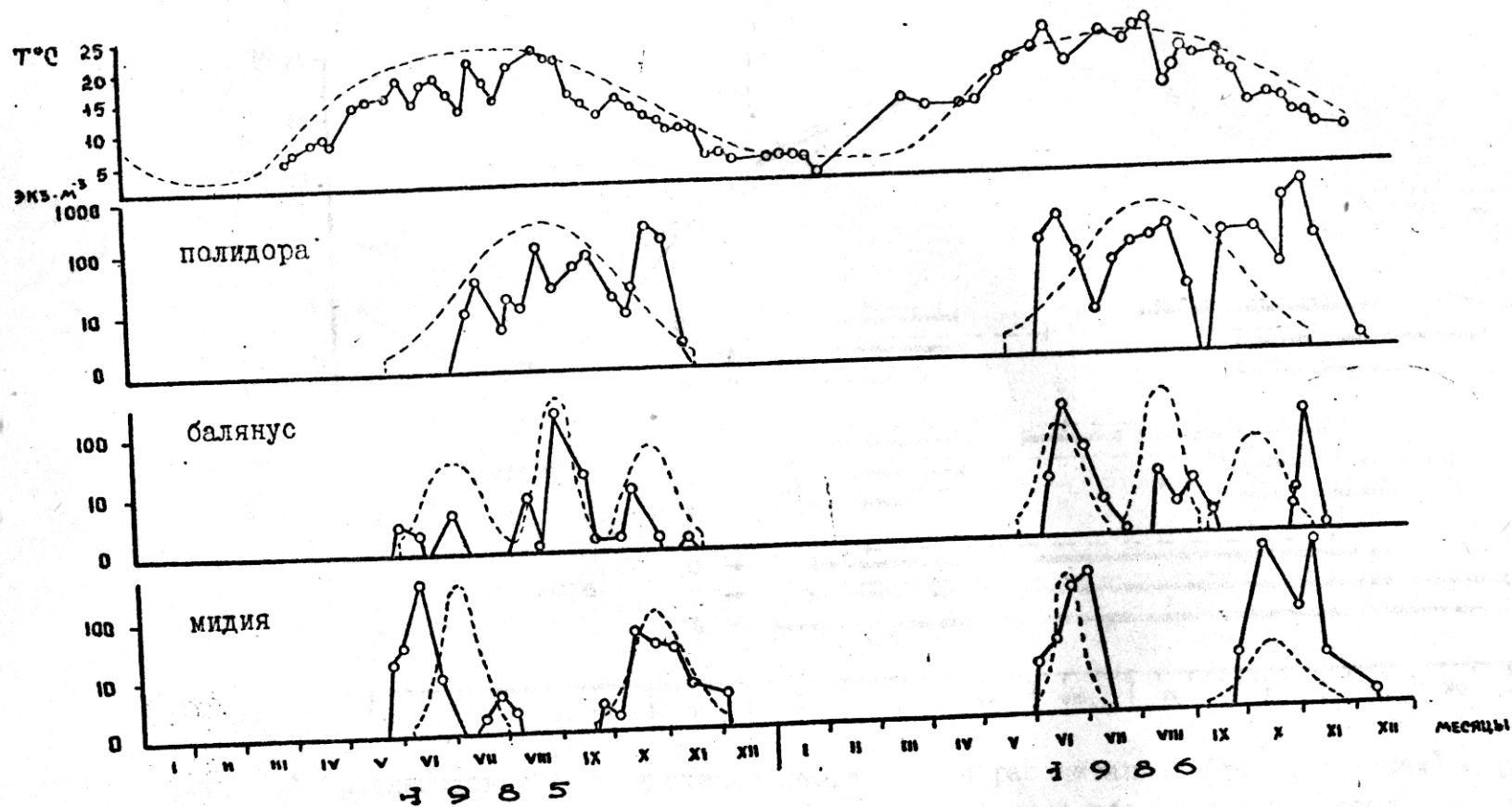


Рис. 6. Сезонная динамика численности (экз. м^{-3}) личинок обрастателей на завершающих этапах пелагической жизни (сплошная линия) и прогнозируемая вероятность их оседания (пунктирная линия).

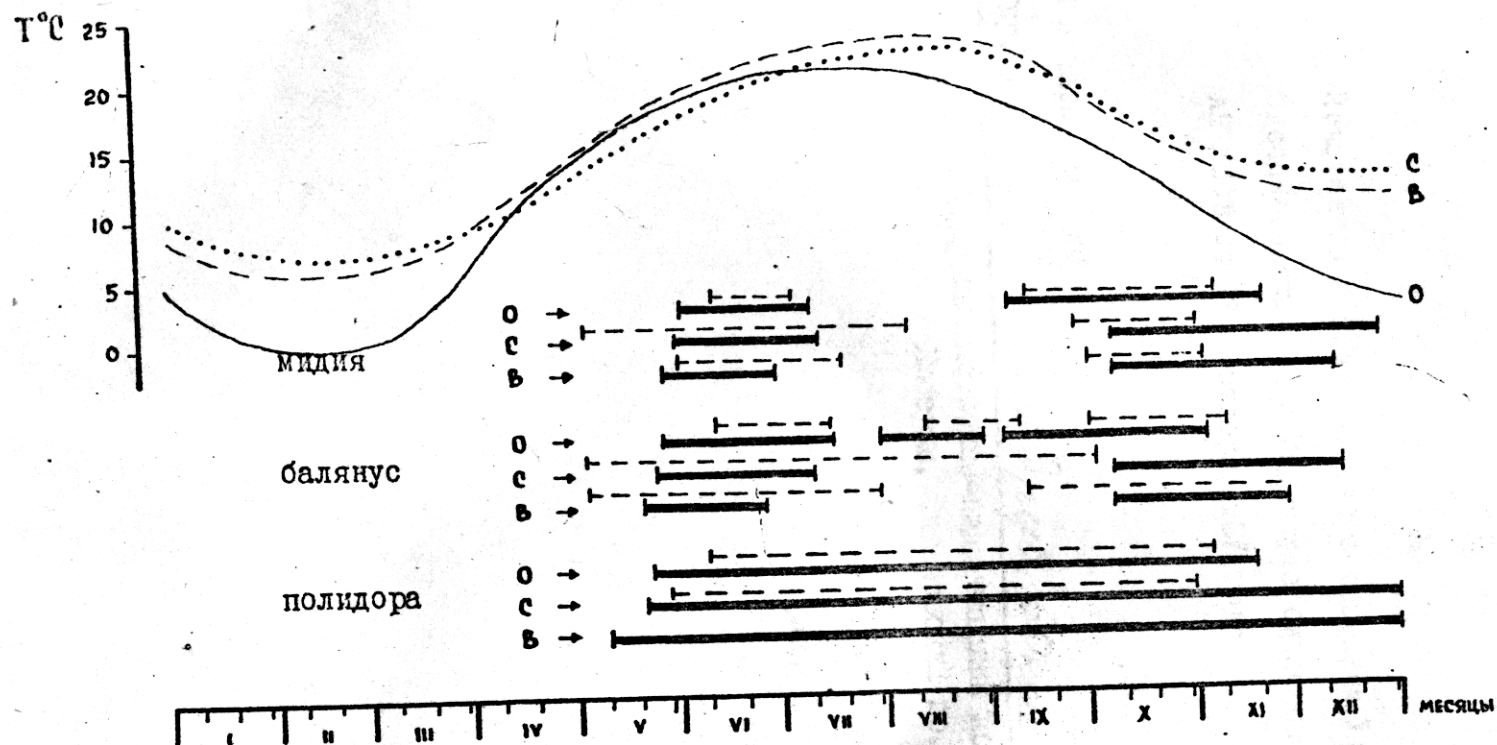


Рис. 7. Среднегодовое распределение теоретически рассчитанных (толстая линия) и реальных (пунктирная линия) периодов массового оседания обрастателей в различных районах Чёрного моря. Обозначения: О - побережье Одессы (46°31' с.ш.);
 С - " Севастополя (44°36' с.ш.);
 В - " Варны (43°13' с.ш.).

Печатается в соответствии с решением Учёного Совета
Одесского отделения Института биологии южных морей
АН УССР от 17 сентября 1987 года.

В печать от 2-X 87

Тир. ,

Цена 3 руб. 60 коп. Зак. 32792

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403