

Е.Ф.Васечкина*, И.И.Казанкова**, С.В.Щуров**

*Морской гидрофизический институт, г.Севастополь

**Институт биологии южных морей, г.Севастополь

ВЕРИФИКАЦИЯ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ РОСТА КУЛЬТИВИРУЕМОЙ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* НА ОСНОВЕ НАТУРНЫХ ДАННЫХ

Рассматривается математическая модель роста и развития мидии *Mytilus galloprovincialis* на искусственных субстратах. Обсуждаются результаты выполненного натурного эксперимента, целью которого являлась верификация данной модели. Показана необходимая корректировка модельных параметризаций, которая была выполнена по результатам анализа натурных данных.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: конхиокультура, математическое моделирование

В настоящее время представляются актуальными теоретические и экспериментальные исследования, связанные с культивированием двусторчатых моллюсков, имеющем перспективу развития в прибрежной зоне Крыма. Практике масштабного применения морских биотехнологий в прибрежных экосистемах должна сопутствовать разработка информационной технологии, включающей в себя имитационную модель, систему сбора и обработки информации о функционировании реального хозяйства и изменении состояния окружающей среды. Использование подобных технологий позволяет оптимизировать функционирование морского хозяйства с учетом экологического влияния на прилегающую акваторию и снизить трудовые и финансовые затраты. Ранее нами была разработана математическая модель, воспроизводящая часть жизненного цикла мидии *M. galloprovincialis* от момента закрепления личинки на твердом субстрате [1]. Предполагается ее дальнейшее использование в качестве одного из базовых блоков объектно-ориентированной модели интегрированной марикультуры «мидии – макроводоросли» в прибрежной зоне юго-западного Крыма. Здесь мы кратко остановимся на основных положениях этой модели, а затем рассмотрим результаты натурного эксперимента, выполненного с целью ее верификации.

Материалы и методы. В качестве основной переменной модели рассматривается сухой вес мягких тканей моллюска, относительно него рассчитываются рацион, затраты на метаболизм, выделение, скорость продуцирования (соматического и генеративного), линейный и весовой рост. Поскольку перечисленные физиологические характеристики имеют разные размерности, необходимо было привести их к единому виду. Наиболее простым и логичным является приведение к энергетическим единицам и рассмотрение физиологической активности мидии в виде энергетических потоков: количества потребленной и ассимилированной энергии, затрат на обмен и рост и пр. Для перевода весовых единиц в энергетические используются коэффициенты калорийности. Принято, что в среднем 1 мг сухого веса мягких тканей соответствует 4,73 кал ($K_d = 4,73$ ккал/г) [2]. Калорийность сырой массы взвеси, которой питается моллюск, – K_c в природе существен-

но варьирует, в модели для определенности она принята равной 3 кал/мг [2].

Общий сухой вес мягких тканей тела моллюска складывается из сухого веса гонад W_g (г) и сухого веса мягких соматических тканей W_s (г): $W_d = W_s + W_g$.

Длина мидии L довольно тесно связана с общим сырым весом особи, по литературным данным [2, 3] эта зависимость хорошо аппроксимируется формулой $L = 19,8936W_w^{0,385}$, где L измеряется в мм, W_w – в г. Связь между общим сырым весом и сухим весом мягких тканей моллюска определяется соотношением, которое меняется в зависимости от трофических условий и периода жизненного цикла. В качестве первого приближения в модели принято, что эти переменные удовлетворяют формуле: $W_d = 0,038 W_w$.

Модель базируется на уравнении энергетического баланса мидии [4]:

$$K_d \frac{dW_d}{dt} = P - P_{sh}, \quad P = A - R, \quad (1)$$

где P – затраты на рост, A – количество усвоенной (ассимилированной) энергии, которая тратится на поддержание жизнедеятельности (дыхание) и рост особи, R – затраты на дыхание, P_{sh} – энергетические затраты на рост раковины. Выпишем соотношения, определяющие уровень ассимилированной энергии:

$$A = I - E, \quad I = FK_c C, \quad E = FK_c C(1 - A_e) + Ex, \quad (2)$$

где I – количество потребленной энергии (реальный рацион) (кал/сут), F – скорость фильтрации воды (л/сут), C – концентрация пищи в воде (мг/л), A_e – безразмерный коэффициент эффективности ассимиляции пищи, E – выделение, в данном случае объединяет в себе неусвоенную часть энергии, поступившей с пищей, и экскретируемую энергию Ex , которая теряется моллюском вместе с жидкими выделениями (кал/сут).

Как известно, энергетические характеристики особи, описываемые формулами (2), зависят от её веса, температуры воды (T) и концентрации пищи (C). Эмпирические соотношения для них, приведенные ниже, выведены на основании опубликованных данных лабораторных экспериментов и относятся к диапазону температуры воды 6 – 22 °C.

Скорость фильтрации F (л/сут):

$$F = F(T, W_d) \cdot F(C), \quad (3)$$

$$F(T, W_d) = (-0,4625T^2 + 13,5577T)W_d^{0,383} - 45,0088W_d^{0,329}, \quad F(C) = 0,65 + 0,23C^{1,3}e^{-0,1C^{2,3}}.$$

Скорость дыхания R (мл O_2 ·экз. $^{-1}$ ·час $^{-1}$) может быть рассчитана с помощью соотношения

$$R = aW_d^b, \quad (4)$$

где a и b являются функциями температуры воды:

$$a = \frac{0,4}{1 + e^{-0,2(T-8,5)}}, \quad b = \frac{0,95}{1 + e^{-0,15(T-5)}}.$$

Затем, используя оксикалорийный коэффициент 4,74 кал/мл O_2 , можно перейти к размерности R кал/сут.

Усвояемость пищи мидиями меняется в довольно широком диапазоне в зависимости от веса особи и сезона года. Как было показано в [2, 5], степень усвоения отфильтрованной взвеси минимальна в весенний период. Она увеличивается в конце лета – начале осени, когда у мидий наблюдается наиболее интенсивное продуцирование. Усвояемость пищи зависит также от мас-

сы животных. В модели эта характеристика задавалась с помощью следующего соотношения:

$$A_e = \frac{0,8}{1 + e^{-1,2(W_d + 0,2)}} + 0,2 \sin\left(\frac{2\pi}{365}(t - 115)\right), \quad (5)$$

где t – время (1 – 365 сут). Введение такого модельного соотношения определяет сезонную изменчивость усвояемости пищи мидиями различных весовых групп в пределах следующих диапазонов: от 1 до 5 г общего сырого веса – 0,25 – 0,69; от 5 до 15 г – 0,29 – 0,77; от 15 до 25 г – 0,37 – 0,84; свыше 25 г – 0,44 – 0,89.

Генеративный и соматический рост. В правой части уравнения (1) стоит продукционный поток энергии P . Эта энергия используется на рост мягких тканей: соматических и генеративных – и рост раковины. Затраты на рост раковины в модели согласно [6] приняты равными 20 % общей продукции. Соотношение скоростей генеративного и соматического роста мягких тканей по данным, полученным на мидийной ферме [7], мы определили как:

$$\frac{P_{gen}}{P_{som}} = \frac{1,1}{1 + e^{-0,1(L-48)}}, \quad (6)$$

где P_{gen} и P_{som} – генеративная и соматическая продукционная энергия соответственно (кал·экз.⁻¹·сут⁻¹), L – средняя длина мидий на коллекторе (мм). Изменение модельной массы гонад W_g определялось переменной P_{gen} , а динамика W_s (сухой массы соматических мягких тканей) – P_{som} . Таким образом, общая продукция P представляла собой сумму $P = P_{sh} + P_{som} + P_{gen}$.

Нерест. В модели процесс нереста охватывает особей с длиной раковины более 24 мм. Момент начала нереста определяется несколькими факторами:

- температура воды находится в интервале 7,5 – 18 °С;
- W_g превышает минимальную пороговую величину 0,015 г;
- рост гонадного индекса W_g/W_d , замедляется, его приращение за сутки становится меньше 0,001 сут⁻¹.

Приведенные числовые значения весьма приблизительны и должны подбираться на основе анализа данных наблюдений. Масса тела, которая теряется моллюском при размножении, определяется накопленным к началу нереста весом гонад W_g . Ежедневная трата массы за счет вымета половых продуктов вычисляется как W_g/T_m , где T_m – максимальный период нереста. Окончание модельного нерестового периода зависит от внешних условий, в которых находится моллюск. Если условия таковы, что траты на метаболизм начинают существенно превышать уровень ассимилированной энергии, т.е. энергия соматического роста становится отрицательной, размножение прекращается. При этом может оставаться некоторый остаток невыметанных половых продуктов, т.е. W_g в конце нереста может быть больше нуля.

Экскреция. Для расчета модельных скоростей выделения использовались эмпирические формулы, полученные по экспериментальным данным о физиологической активности мидий вне нерестового периода [8].

$$\begin{aligned} Ex_1 &= 1,1662 - 0,3235x_1 - 0,5503x_2, & Ex_2 &= 1,2439, \\ Ex_3 &= 0,1993 + 0,0782x_1 - 0,1249x_2, \\ Ex_4 &= 0,2157 + 0,0726x_1 - 0,0654x_2 - 0,0253x_1x_2, \end{aligned} \quad (7)$$

$$x_1 = \frac{C - 2,32}{1,55}, \quad x_2 = \frac{W_w - 9,75}{7,25}.$$

Здесь E_{x_1} , E_{x_2} , E_{x_3} , E_{x_4} – удельные скорости выделения аммония, органического азота, фосфатов и органического фосфора соответственно ($\text{мкг/г} \cdot \text{час}^{-1}$).

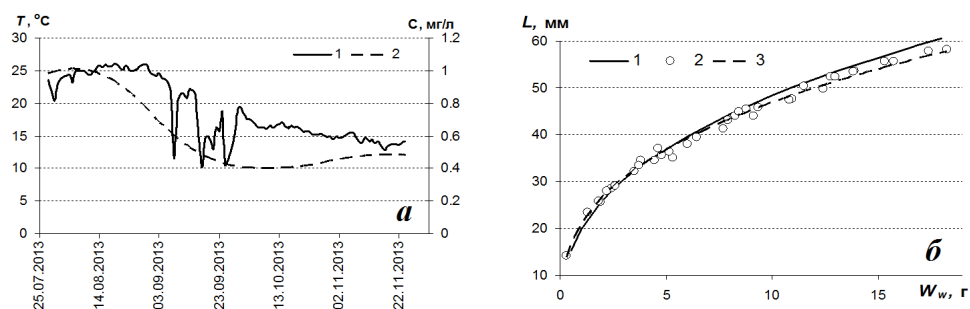
Нерест оказывает существенное влияние на уровень экскреции вследствие выброса вместе с половыми продуктами межклеточной жидкости генеративной ткани с накопленными в ней продуктами обмена. Количество выделяемых веществ во время размножения может увеличиваться в несколько раз [8]. В модели в периоды нереста рассчитанные величины экскреции удваивались.

Таким образом, с помощью соотношений (3) – (7) параметризованы все функции, входящие в уравнения (1) – (2). Пошаговое интегрирование уравнения (2) позволяет рассчитать динамику весовых и линейных характеристик особи мидии в зависимости от внешних условий существования. В [1] приведены результаты численных экспериментов, подтверждающие соответствие модели имеющимся представлениям и средним оценкам скорости роста мидий, полученным по данным наблюдений в прибрежной зоне Крыма.

Для верификации модели был выполнен натурный эксперимент по измерению скорости роста мидий на коллекторе. Исследование проводилось в восточной части б.Ласпи (Черное море) на мидийной ферме, расположенной над глубинами 14 – 20 м. Моллюски были помещены в две длинные полимерные сетки таким образом, что в каждой из них находились мидии, сгруппированные по длине раковины: 20 – 30; 30 – 40; 40 – 50 и 50 – 60 мм, по 20 экз. каждого размера. Группы мидий в сетках были разделены перетяжками. Мелкие мидии длиной 10 – 20 мм располагались отдельно в садке. Особый интерес представлял рост мидий в зависимости от места расположения их на ферме, вытянутой вдоль берега на 500 м, поскольку в этом районе наблюдается довольно сильное вдольбереговое течение с востока на запад. Поэтому сетки с мидиями были выставлены условно на входе и выходе течения с акватории, занятой фермой. Глубина экспозиции составляла 3 м. Эксперимент проходил с августа по декабрь с двумя промежуточными измерениями.

Результаты и их обсуждение. Таким образом, на двух коллекторах мидийной фермы, отстоящих друг от друга на 500 м, получены данные по динамике средних веса и длины мидий 4-х размерных групп на протяжении 4-х месяцев. Для верификации модели в этот же период времени рассчитывалась динамика этих показателей от заданных в начальный момент условий, соответствующих начальным условиям эксперимента. Входными (управляющими) переменными модели являются концентрация кормовой взвеси в воде и температура верхнего слоя воды. Первая задавалась, исходя из представлений о средней концентрации фитопланктона в б.Ласпи в этот период. Для этого были использованы оценки, полученные в период с 1983 по 1986 гг. Осредненный ряд концентрации фитопланктона представлен на рис.1, а. В качестве второй входной переменной использовался ряд температуры воды, измеренной на глубине 1,5 м на океанографической платформе в районе п. Кацивели (рис.1, а).

В результате модельных расчетов получены ряды переменных: сухой вес мягких тканей и общий сырой вес моллюска; длина раковины; энергетические характеристики: ассимиляция, затраты на обмен, продукция с раз-



Р и с . 1 . Входные переменные модели (а): температура воды на глубине 1,5 м (1); концентрация кормовой взвеси в верхнем слое (2); зависимость длины мидии от ее общего сырого веса (б): график эмпирической зависимости, использованной ранее в модели (1) – (1); данные натурального эксперимента – (2); аппроксимация данных степенной зависимостью (10) – (3).

делением на соматический и генеративный рост; экскреция органического и неорганического азота. Морфометрические характеристики сравнивались с полученными *in situ*, в результате чего была выполнена следующая корректировка модели.

1. Соотношение, описывающее зависимость длины от сырого общего веса моллюска, было откорректировано и представлено в виде:

$$L = 20,9647 W_w^{0,3495}, \quad (10)$$

Полученную зависимость в сравнении с той, что использовалась в модели ранее, иллюстрирует рис.1, б.

2. Формула, описывающая зависимость коэффициента усвояемости пищи от сухого веса мягких тканей, была приведена к виду:

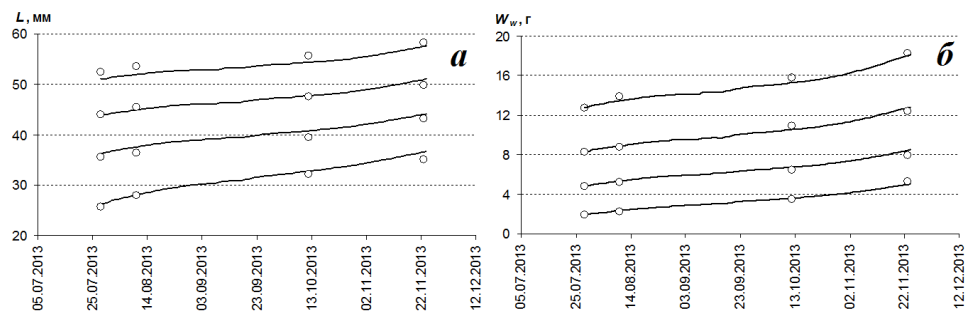
$$A_e = \frac{0,92}{1 + e^{-2,2(W_d + 0,05)}}. \quad (11)$$

Сформулированное ранее на основе литературных данных предположение о сезонном изменении коэффициента усвояемости и базирующаяся на нем параметризация, включающая тригонометрическую зависимость от времени (11), оказались несостоятельными.

С учетом сделанных поправок соответствие модели полученным натурным данным можно признать удовлетворительным. Среднеквадратические ошибки модели составили: при оценке общего веса мидии 0,3 г для левого и 0,5 г для правого коллекторов; при оценке длины раковины – 1 мм для обоих коллекторов. На рис.2 показана динамика общего веса и длины раковины мидий в ходе эксперимента в сопоставлении с модельными данными.

Для группы 10 – 20 мм модель давала заниженную оценку роста мидий по сравнению с натурными данными. Это можно объяснить тем, что данная группа в ходе эксперимента находилась в существенно лучших условиях, располагаясь на садке, в то время как другие группы находились в сетке в условиях уплотнения, что, возможно, затрудняло рост моллюсков.

Сравнение показателей роста мидий в двух точках расположения экспериментальных коллекторов (на входе и выходе вдольберегового течения) показало, что средние характеристики практически одинаковы, таким образом, можно предположить, что плантация не влияет на изменение концент-



Р и с . 2 . Сопоставление модельных и натурных данных (длина (а) и общий вес (б) мидии) для четырех размерных групп: 20 – 30; 30 – 40; 40 – 50 и 50 – 60 мм.

рации пищевой взвеси в воде. Дальнейшая работа по отладке и верификации модели предполагает постановку экспериментов, в которых должны осуществляться комплексные измерения, включающие в себя определение средних характеристик роста мидий с учетом влияния степени агрегации мидий на их функционирование, измерения температуры воды, взвешенного органического вещества, концентрации фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васечкина Е.Ф., Казанкова И.И. Математическое моделирование роста и развития мидии *Mytilus galloprovincialis* на искусственном субстрате // Океанология.– 2014.– 54, 6.– С.1-9.
2. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Экологическая энергетика черноморской мидии / Биоэнергетика гидробионтов.– К.: Наукова думка, 1990.– С.32-71.
3. Марикультура мидий на Черном море / Под ред. Иванова В.Н.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007.– 314 с.
4. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов.– Киев: Наукова думка, 1983.– 208 с.
5. Аболмасова Г.И. Скорость роста черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в экспериментальных условиях // Экология моря.– 1987.– вып.25.– С.62-70.
6. Золотницкий А.П. О соотношении соматической и генеративной продукции у черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в онтогенезе // Морской экологический журнал.– 2004.– т.3, № 4.– С.42-47.
7. Биология культивируемых мидий / Под ред. Иванова В.Н. и др.– Киев: Наукова думка, 1989.– 100 с.
8. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Функциональные характеристики типовой мидийной фермы // Рыбное хозяйство Украины.– 2011.– № 5.– С.48-55.

Материал поступил в редакцию 13.11.2014 г.

АНОТАЦІЯ Розглядається математична модель росту і розвитку мідії *Mytilus galloprovincialis* на штучних субстратах. Обговорюються результати виконаного натурного експерименту, метою якого була верифікація даної моделі. Показано необхідно коригування модельних параметризацій, яке було виконано за результатами аналізу натурних даних.

ABSTRACT The mathematical model of growth and development of mussel *Mytilus galloprovincialis* on artificial substrates is considered. The results of the field experiment performed with the purpose to verify the model are discussed. The adjustment of model parameterizations executed according to the obtained data is shown.