

11. *Hibbert C. J.* Energy relations of the Bivalve *Mercenaria mercenaria* on an Intertidal Mudflat. — *Mar. Biol.*, 1977, 44, № 1, p. 77—84.
12. *Pandian T. J.* Jolk utilization in the gastropod *Crepidula fornicata*. — *Ibid.*, 1969, 3, № 2, p. 117—121.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Получено 14.02.83.

Z. A. ROMANOVA

ENERGY ESTIMATION OF THE REPRODUCTIVE INDICES OF *RISSOA SPLENDIDA* (EICHW.) IN THE BLACK SEA

Summary

The annual dynamics in the structure, number and biomass of the *Rissoa splendida* (Eichw.) population in the Great Omega of the Black Sea is traced. The quantitative regularities between size, mass and absolute fecundity are established. The generative growth rate and total generative production for the whole life are determined at individual and population levels of *Rissoa splendida*.

УДК 594.124:577.4

В. Е. ЗАЙКА, Н. А. ВАЛОВАЯ

ОЦЕНКА ПРЕДЕЛЬНОЙ БИОМАССЫ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ ДЛЯ РАЗНЫХ УСЛОВИЙ

Среди представителей черноморского зообентоса наибольшей биомассой характеризуется мидия. Оценка верхнего предела биомассы, достигаемого этим видом на жестких субстратах в прибрежной зоне моря, интересна с точки зрения емкости биотопов [3] и в свете экспериментов по марикультуре. В данном сообщении обсуждаются некоторые подходы к оценке предельной биомассы мидии.

На естественных жестких субстратах обитает скаловая форма черноморской мидии. Сведения о ее распределении и биомассах стали чаще появляться с применением водолазного метода гидробиологических исследований. На рис. 1 показано изменение значений о максимальной биомассе скаловой мидии на естественных субстратах в Черном море. Очевидно, что этот «рост» связан с расширением числа и увеличением тщательности обследования биотопов, но возникают вопросы о действительном пределе биомассы.

Для выяснения этого вопроса требуется оценить емкость разных субстратов и биотопов в отношении биомассы мидий. Попытаемся подойти к оценке верхних пределов путем последовательного приближения, поочередно рассматривая возможные лимитирующие факторы и начиная от заведомо недостижимых величин биомассы.

Если для природных сообществ достаточно рассмотреть возможные биомассы в расчете на 1 м² поверхности субстрата, то для задач марикультуры важно оценить также верхний предел развития мидий под 1 м² поверхности моря. Обсудим эти аспекты.

Биомасса мидий на 1 м² поверхности плоского субстрата. С точки зрения лимитирования субстратом целесообразно проанализировать такие вопросы: а) плотность распределения («упаковка») мидий на жестком субстрате; б) возможности использования одними особями других в качестве дополнительного субстрата, т. е. вероятное число словес мидии в общем покрове.

Толщиной покрова будем считать среднее расстояние от субстрата до края верхних животных, толщину слоя примем равной длине особи с учетом того, что большинство мидий расположено длинной осью перпендикулярно к субстрату.

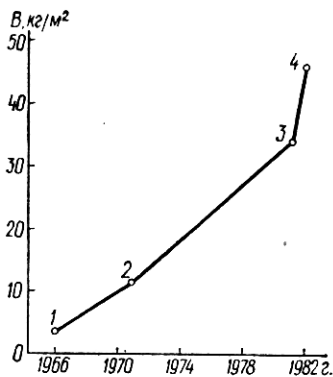


Рис. 1. Биомасса черноморской мидии на естественных жестких субстратах по данным Н. Ю. Миловидовой (1), М. Бэчмеску и др. (2), Н. А. Валовой (3, 4).

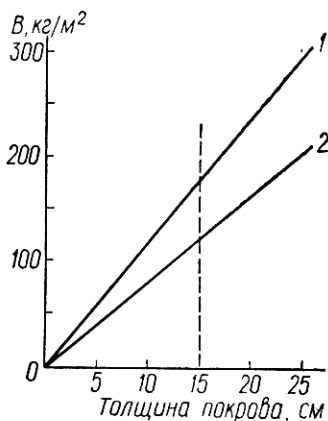


Рис. 2. Зависимость биомассы мидий от толщины покрова при условиях, что просветов между мидиями нет (1) и просветы составляют 30% (2).

Представим себе идеализированный случай «упаковки», когда мидии располагаются на субстрате покровом, в толщине которого не остается просветов — промежутков между особями. В подобном случае биомассу легко оценить умножением общего объема покрова на удельный вес мидии.

Для определения удельного веса живой скаловой мидии были получены зависимости массы P (г) и объема V (см³), от длины животных L (мм). В результате определения сырой массы 171 особи в диапазоне размеров 28—80 мм получена зависимость

$$P = 0,00024 L^{2,773}. \quad (1)$$

Объем мидии измеряли по вытеснению ею воды в мерных сосудах. На основе 48 измерений в диапазоне размеров 15—88 мм получено уравнение

$$V = 0,00014 L^{2,884}. \quad (2)$$

Используя выражения (1) и (2), легко определить, что удельный вес мидий в среднем составляет 1,2 г/см³.

На рис. 2 показана зависимость рассчитанной описанным выше способом биомассы от толщины покрова. Поскольку подобная плотность упаковки заведомо невозможна, следует оценить вероятную долю объема покрова, приходящуюся на просветы. Подойдем к этому двумя путями.

У 101 мидии в диапазоне L от 27 до 96 мм измерили максимальную площадь S (мм²) поперечного сечения (в плоскости, перпендикулярной к L). Получена зависимость

$$S = 0,142 L^{1,942}. \quad (3)$$

Примем, что мидии расположены в один слой, их длина перпендикулярна к субстрату и поперечные сечения особей полностью, без просветов заполняют поверхность 1 м². Тогда легко рассчитать, сколько моллюсков данного размера может поместиться на 1 м². Умножив значение численности на индивидуальный объем, вычисленный по [2], находим объем, занимаемый всеми особями. Объем покрова в данном случае равен произведению 1 м² на толщину слоя (длину моллюска); остается вычислить объем просветов и выразить его в долях от объема покрова. Зависимость этого показателя от длины особи показана на рис. 3. На просветы приходится от 20 до 37% мидий размерами от 10 до 100 мм, если покров состоит из одноразмерных мидий. Учитывая ха-

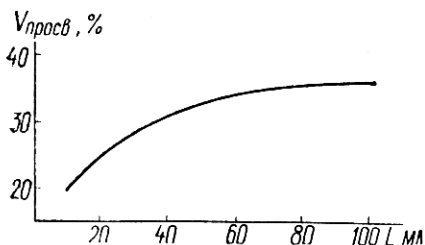


Рис. 3. Зависимость объема просветов между мидиями от длины моллюсков.

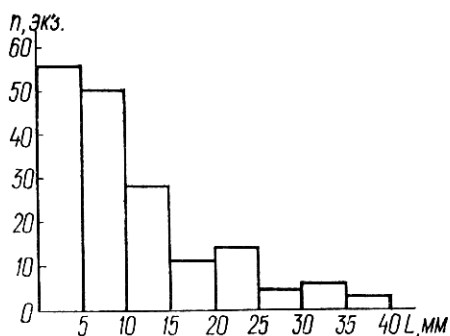


Рис. 4. Размерный состав мидий, снятых с коллектора.

рактер модели, следует исходить из того, что доля просветов в одно-слойном поселении фактически будет несколько выше.

Доля просветов была оценена также по фактическим данным. С участка коллектора размерами 50×30 мм были измерены и сосчитаны все мидии. При максимальной длине особи 39 мм средняя толщина покрова оценена в 30 мм. Общее число моллюсков составило 174 экз., т. е. поселение было весьма плотным. Размерное распределение мидий показано на рис. 4. Очевидно, что некоторые моллюски располагались в 2—3 слоя. По этим данным был рассчитан объем, занимаемый всеми мидиями, и общий объем просветов в покрове. Доля просветов составила 32,4%. Поскольку 77,6% общего числа составляли моллюски длиной до 15 мм, с учетом данных рис. 3 можно заключить, что доля просветов в поселении более крупных мидий будет не менее 40%. Тем не менее примем для последующих расчетов долю просветов на уровне 30%. Соответствующая линия изображена на рис. 2.

В качестве примера рассмотрим покров толщиной 15 см (рис. 2). При отсутствии просветов биомасса составляет 180 кг/м^2 , при 30% просветов — 126 кг/м^2 . Чтобы сравнить полученные величины с максимальной биомассой обрастаний, следует учесть, что в поселении мидий просветы в той или иной мере заполняются мелкими организмами разной природы и детритом, так что суммарная биомасса обрастания в нашем примере составит 126 и 180 кг/м^2 .

Толщина покрова в 15 см может быть достигнута, если мидии длиной в 7—8 см располагаются в два слоя, длиной 5—6 см — в три слоя. При размещении в несколько слоев нижний (точнее — ближайший к субстрату) слой мидий должен выдерживать дополнительную нагрузку и в достаточной мере обеспечиваться пищей. Показано [1], что на известняковых скалах крупные мидии не живут, так как при штормах они обрываются вместе с кусочками известняка. Если субстрат прочен, то задача удержания всего покрова ложится на биссус нижнего слоя мидий, причем нагрузка возрастает параллельно увеличению толщины покрова. Воздействие веса покрова и гидродинамических сил зависит от ориентации поверхности субстрата в пространстве и от условий биотопа. Вероятно, в затишных местах, в расщелинах скал толщина покрова может повышаться. Однако прочность удержания покрова может зависеть и от состояния нижнего слоя мидий. Если их снабжение пищей не будет оптимальным, это может отразиться на количестве и прочности биссусных нитей. Таким образом, при неизменной толщине покрова уменьшение среднего размера мидий несколько снижает долю просветов, но повышает число слоев, что ухудшает условия обитания нижнего слоя.

Наблюдения за естественными поселениями мидий на открытых вертикальных поверхностях скал в окрестностях Севастополя показали, что особи крупнее 5 см, как правило, прикрепляются непосредственно

к субстрату, располагаясь в один слой. В промежутках между ними мелкие мидии могут образовывать второй слой. В целом толщина покрова не превышает длину наиболее крупных особей. С учетом обычной размерной структуры таких поселений (малый процент особей крупнее 7—8 см) можно заключить, что толщина покрова не превышает 8 см и биомасса наиболее плотных поселений (при 30% просветов) достигает 70 кг/м². Здесь речь идет о биомассе собственно мидий (а не общей массе обрастаний) на плоских поверхностях площадью не менее 1 м². Как будет показано ниже, иная конфигурация поверхности субстрата может создавать условия для образования большей биомассы мидий.

Мидии на неплоских субстратах. Для обрастаний гидротехнических сооружений и тихоходных судов в Черном море указывается биомасса мидий свыше 100 кг/м² [4], а на экспериментальных пластинах за год получены обрастания общей массой до 158,6 кг/м² [2]. Отметим, что в последнем случае не указан видовой состав обрастаний и что сырая биомасса мидий в обрастаниях определяется часто без очистки от сопутствующих организмов и детрита. Тем не менее приведенные величины весьма показательны и заслуживают изучения.

Поскольку увеличение плотности мидий по сравнению с приведенными выше предельными возможностями «упаковки» практически невозможно, возрастание биомассы означает утолщение покрова. Биомасса мидий в 100 кг/м² может быть достигнута при средней толщине покрова 12 см (см. рис. 2). Следовательно, на пластинах обрастаний и некоторых других субстратах толщина покрова мидий может превышать 10 см. Кроме того, здесь сказываются эффекты, о которых будет сказано ниже.

Некоторые специалисты по обрастаниям считают большие биомассы одним из специфических свойств этого типа сообществ в отличие от поселений бентоса на естественных жестких субстратах. Фактически достижение более высоких биомасс мидии и других прикрепляющихся организмов на искусственных субстратах объясняется отличиями последних по прочности, конфигурации, ориентации в пространстве, расстоянию от дна и сопутствующими гидродинамическими особенностями.

При расчете максимально возможной плотности поселений на плоском субстрате в качестве лимитирующего фактора рассматривалась, в сущности, не сама поверхность, а плотность упаковки мидий в пространстве над субстратом. Даже в самых плотных поселениях концевые диски биссусных нитей покрывают небольшую часть субстрата, так что всегда остается большой резерв поверхности. Благодаря этому выпуклые поверхности позволяют закрепить большее количество животных при той же площади субстрата.

В качестве примера рассмотрим метровый отрезок сваи диаметром 32 см, площадь поверхности которого равна 1 м². На плоском субстрате такой площади мидии длиной 5 см при расположении в один слой, с учетом (3), будут иметь численность до 3600 экз. Наибольшее поперечное сечение мидий этой длины отстоит от поверхности субстрата на 2,5 см. Над сваем диаметром 32 см площадь соответствующей поверхности будет не 1, а 1,16 м². Поэтому и биомасса мидий на свае будет в 1,16 раза больше, чем на плоском субстрате.

С уменьшением диаметра сваи этот эффект возрастает, и при диаметре сваи 5 см биомасса мидии может быть вдвое выше, чем на плоском субстрате той же площади. Аналогичные расчеты несложно сделать и для мидий иного размера. Наибольшая биомасса мидий в расчете на 1 м² может достигаться на тонких стержневидных субстратах. Примером жестких субстратов такой формы могут служить стальные тросы-растяжки. Как известно, на провисающих капроновых канатах, подверженных изгибанию в условиях волнения, плотные поселения крупных мидий обычно не образуются.

Эффект выпуклых поверхностей объясняет и повышенные биомассы обрастаний на экспериментальных пластинах. Поселение мидий

охватывает края пластины, где и проявляется обсуждаемый эффект. Поэтому, чем меньше пластина, тем больше может быть биомасса обрастаний в расчете на 1 м^2 при прочих равных условиях. Однако это справедливо в определенных пределах, поскольку на очень малых пластинах возникают иные эффекты. Если изучаются свойства плоского субстрата, то в строгих опытах с пластинами не следует брать во внимание краевые зоны.

Изложенное свидетельствует о том, что в определенной мере плоские субстраты не сравнимы с выпуклыми, так же как большие по площади поверхности не совсем сравнимы с малыми. Поэтому сравнивать достигаемые на них биомассы мидий в расчете на 1 м^2 можно лишь с оговорками. Сказанное справедливо и для субстратов любой другой конфигурации, например для вогнутых поверхностей.

В качестве примера таких поверхностей рассмотрим внутреннюю поверхность морского водовода, трубы. Здесь уменьшается возможная плотность одного слоя мидий в расчете на 1 м^2 поверхности, но зато возрастает возможность образования многослойного покрова, так как каждый последующий слой состоит из меньшего числа особей, но связанных между собой не менее прочно. Кроме того, в водоводах мидии не подвержены ударам волн, а равномерный поток обеспечивает благоприятные условия питания для всех слоев покрова.

Таким образом, лимитирование субстратом проявляется по-разному в зависимости от конфигурации поверхности и гидродинамических особенностей. На выпуклых и вогнутых поверхностях биомасса в расчете на 1 м^2 может быть существенно выше, чем на плоских субстратах. Однако перерасчет биомассы на 1 м^2 в этих случаях не всегда оправдан. Для ряда задач важно рассмотреть общую биомассу, достигаемую на субстратах разных типов в пределах определенного объема пространства, например под 1 м^2 поверхности моря.

Биомасса мидий под 1 м^2 поверхности моря. При лимитировании количеством и качеством субстрата максимальная биомасса мидий под 1 м^2 поверхности моря связана с суммарной площадью пригодных для обитания поверхностей в рассматриваемом столбе воды. Как бы ни были разнообразны по конфигурации природные субстраты, в процентном отношении, по-видимому, резко преобладают поверхности, которые в данном случае можно считать плоскими и близкими к таковым. Как известно, валуны и небольшие камни, суммарная поверхность которых под 1 м^2 может быть относительно велика, обычно не заселены крупной мидией, поскольку не сохраняют своего положения неизменным при штормах. Таким образом, естественные биотопы с биомассой свыше 70 кг под 1 м^2 моря могут встречаться, но в ничтожно малых участках акватории, в частности в области расположения крутых или отвесных скальных стен. Поэтому вопрос о возможном верхнем пределе биомассы мидий под 1 м^2 наибольший интерес приобретает по отношению к искусственным субстратам в условиях мариккультуры.

Поскольку нет теоретических ограничений на возможность насыщения водной толщи искусственным субстратом, то следует ожидать, что при определенной концентрации субстрата будет наблюдаться смена лимитирования. Дальнейшее повышение количества субстрата не будет сопровождаться увеличением биомассы мидии, поскольку лимитирующим фактором станет, скорее всего, обеспеченность пищей. Лимитирование пищей вызывает прежде всего отставание мидии в росте, отчего при данной численности и возрастной структуре покрова его биомасса меньше оптимальной. Такое явление наблюдалось в бассейнах Очаковского экспериментального хозяйства (Кинбурнская коса) в 1982 г., где мидия в большом количестве была размещена на устричных контейнерах и линейных коллекторах. Мидии в возрасте 2—3 года имели среднюю длину 35 мм .

В условиях бассейна возможный предел биомассы мидии под 1 м^2 можно оценить, сравнивая среднее количество поступающего в систему

с водой корма и оптимальный рацион мидии. Поскольку цель такого хозяйства — быстрое получение максимально возможной биомассы товарной мидии, расчет предельной биомассы должен вестись для мидии товарного размера. При этом необходимо или размещать соответствующее количество посадочного материала, или периодически удалять лишних животных, если посадка произведена с избытком в расчете на отход. Расчеты будут реальными только при условии, что за время выращивания не происходит лимитирования развития иными факторами, например, сезонными изменениями температуры, колебаниями в содержании кислорода, различиями в водообмене между отдельными участками бассейна.

На мидиевых фермах в море подобные оценки усложняются, поскольку обеспеченность пищей здесь в большей мере зависит от гидрологических условий, обеспечивающих перемещение водной массы в зоне расположения мидии. Поэтому вопрос можно решать только экспериментально. Количество субстрата, при превышении которого биомасса на 1 м² его поверхности падает, предельно для данных условий. Дальнейшее повышение биомассы в объеме воды может быть достигнуто только снятием лимитирования по пище или другому фактору, который стал тормозящим.

1. Валовая Н. А. Формирование поселений черноморских мидии и митилястера в связи с особенностями биотопа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1981. — 23 с.
2. Долгопольская М. А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море. — Тр. Севастоп. биол. станции, 1954, 8, с. 157—178.
3. Заика В. Е. Емкость среды — содержание понятия и его применение в биологии. — Экология моря, Киев, 1981, вып. 7, с. 3—9.
4. Зевина Г. Б. Обрастания в морях СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. — 212 с.
5. Миловидова Н. Ю. Донные биоценозы Новороссийской бухты. — В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. Киев: Наук. думка, 1966, с. 75—89.
6. Bacescu M., Muller G., Gomoiu M. Cercetari de ecologie bentale in Marea Neagra — analiza cantativa, calitativa si comparata a faunei bentale Pontico. — Ecol. mar., 1971, 4, p. 1—111.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского
АН УССР, Севастополь

Получено 15.02.83

V. E. ZAIKA, N. A. VALOVAYA

EVALUATION OF THE MAXIMUM BLACK SEA MUSSEL BIOMASS FOR DIFFERENT CONDITIONS

Summary

The maximum permissible biomass of the Black Sea mussel is calculated for different surfaces of rigid substrates of the plane, convex and concave form from standpoint of substrate limitation. The problem on upper permissible limit of the mussel biomass under 1 m² of the sea surface is discussed.

УДК 597.08:577.475(261.6)

А. Д. ГОРДИНА

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ PSENES ARAFURENSIS GÜNTHER, 1889 (NOMEIDAE, PISCES) В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ

До настоящего времени личинки, молодь и взрослые экземпляры *Psenes arafurensis* были известны из открытых вод тропической зоны Тихого океана [3, 4]. Н. В. Парин [1] высказывал предположение о том, что *P. arafurensis* является типичным обитателем тропических вод