

УДК 574.2:591.134:594.124(268.46)

РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ СРЕДЫ НА ПАРАМЕТРЫ РОСТА БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ *Mytilus edulis*

© 2006 г. А. А. Зотин, Н. Д. Озернюк

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119334 Москва, ул. Вавилова, 26

E-mail: aazotin@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2006 г.

Проведен ретроспективный анализ влияния среды на рост двух популяций беломорских мидий *Mytilus edulis* путем измерения длины последовательных годовых колец на поверхности раковины. Анализ, проведенный с помощью критерия нелинейности и рекАурентной формы уравнения роста Бер-таланффи, позволяет сделать вывод о том, что наилучшие условия среды для роста мидий из района о-ва Кастьян наблюдались в 1999 г., а для популяции из Малой Пирь-губы — в 2001 г., наихудшие — в 1998 г. для обеих популяций.

Рост животных находится под контролем многих эндогенных и экзогенных факторов (Мина, Клевезаль, 1976). Эффективность роста морских двустворчатых моллюсков и, в частности, мидий, зависит от гидрологических условий, климатических и некоторых других факторов, прежде всего, температуры среды, количества пищи и т.д. (Lubet, 1969; Bauer, 1992). В частности, за счет понижения температуры в зимний период происходит существенное снижение скорости роста, в результате чего на поверхности раковины формируются так называемые годовые кольца.

Наличие годовых колец на раковинах двустворчатых моллюсков может быть использовано, с одной стороны, для определения их возраста, с другой стороны, для оценки параметров роста отдельных особей (Кулаковский, Сухотин, 1986; Bauer, 1992; Зотин, Озернюк, 2004, 2005). В последнем случае промеряют длину ряда годовых колец и аппроксимируют полученные данные уравнением Берталанффи (Bertalanffy, 1960; Алимов, 1981):

$$L = \frac{1}{\alpha}(1 - Ae^{-\alpha t}), \quad (1)$$

где L - длина годового кольца; t - возраст, соответствующий этому годовому кольцу; $A = 1 - L_0/\alpha$; L_0 - длина раковины в начальный момент времени $t = 0$; α - коэффициенты. При этом L_∞ интерпретируется как предельная асимптотическая длина, которой стремится достигнуть моллюск, k - скорость достижения L_∞ .

Если промеряются длины последовательных годовых колец, может быть использована так называемая реккурентная форма уравнения (1) (Мина, Клевезаль, 1976; Алимов, 1981; Bauer, 1992):

$$L_{t+1} = cL_t + a, \quad (2)$$

где L_t - длина годового кольца возраста t , L_{t+1} - длина следующего годового кольца, $c = e^{-\alpha}$, $a = \frac{1}{\alpha}(1 - c)$. Заметим, что коэффициент a может быть интерпретирован как длина первого годового кольца при условии, что начальными размерами моллюска можно пренебречь ($L_0 \sim 0$). Коэффициент c определяет скорость нарастания длины раковины.

Применение уравнения (2) для определения параметров роста моллюсков выглядит предпочтительным, так как линейная форма уравнения легче поддается статистическому анализу.

Промеры длин последовательных годовых колец позволяют также оценить величину приростов раковины в соответствующий календарный год. Аппроксимация уравнением (2) данных по приростам раковины в различные года дает возможность ретроспективного анализа влияния окружающей среды на параметры линейного роста моллюсков.

В настоящей работе подобный анализ проведен для двух популяций беломорских мидий *Mytilus edulis*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мидий *M. edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) собирали в августе 2004 г. на заброшенных коллекторах в районе Беломорской биологической станции МГУ (район о-ва Кастьян) и в августе 2003 г. на литоральной зоне в Малой Пирь-губе в пределах пос. Умба (Мурманская обл., Кандалакшский залив Белого моря).

На коллекторах было собрано 367 экземпляров моллюсков в возрасте от 3 до 14 лет; в Малой Пирь-губе - 62 экземпляра в возрасте от 2 до 11 лет.

Для каждого моллюска измеряли длину (максимальный размер) раковины и длину последовательных годовых колец.

Полученные данные аппроксимировали рекуррентной формой уравнения Берталанффи (2). Для оценки пригодности использования этого уравнения применяли критерий нелинейности, основанный на сравнении коэффициента корреляции и корреляционного отношения с помощью критерия Фишера (Урбах, 1964; Зотин, 2000).

Для оценки нормальности распределения значений коэффициентов применяли критерий χ^2 (Урбах, 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ *

Средние значения промеров длин годовых колец у разных возрастных групп мидий и у всех моллюсков в целом приведены в табл. 1. Зависимость длины следующего годового кольца (L_{t+1}) от длины предыдущего (L_t) не является линейной и, следовательно, не может быть аппроксимирована уравнением Берталанффи (2) для моллюсков ряда возрастных групп из района о-ва Кастьян и Малой Пирь-губы.

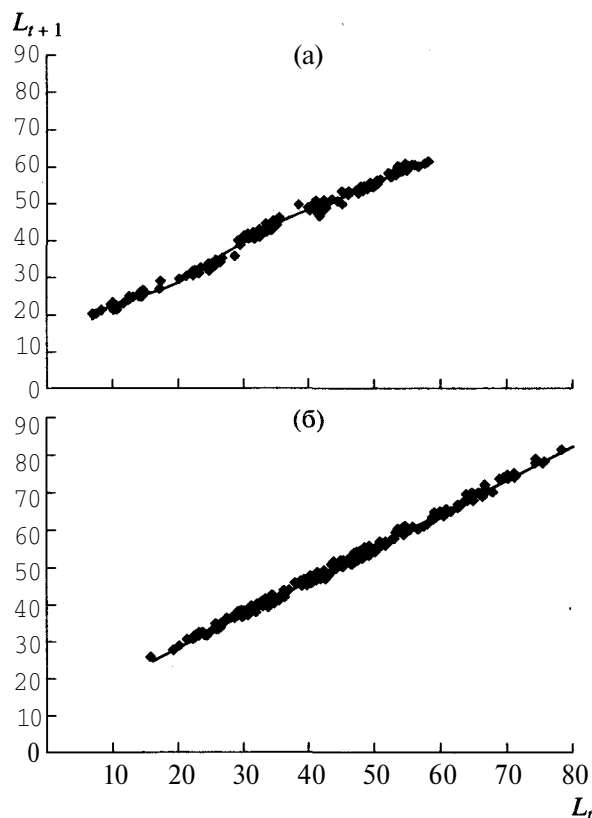
В то же время, для каждого календарного года зависимость длины кольца на конец года от длины кольца на начало этого года вполне может быть аппроксимирована уравнением (2). На рисунке, в частности, приведена зависимость $L_{t+1}(L_t)$ для моллюсков возраста 7 лет и для приростов раковин в 2003 г. В первом случае (рисунок а) наблюдали нелинейную зависимость, во втором случае (рисунок б) - линейную.

Значения коэффициентов уравнений (1) и (2), рассчитанные для ряда календарных лет, и средние значения этих коэффициентов приведены в табл. 2. Согласно критерию χ^2 можно считать, что коэффициенты a и b с распределены нормально, в то же время распределение коэффициента c , не является нормальным ($p < 0.01$).

В табл. 2 также даны расчеты возраста достижения моллюсками размера 70 мм по уравнению (1) (этот параметр обычно используется в практике разведения мидий).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Невозможность использования уравнения Берталанффи при описании роста линейных размеров мидий ряда возрастных групп, по нашему мнению, является следствием колебания условий среды в разные годы. Этот вывод подтверждается тем, что уравнение Берталанффи вполне удовлетворительно описывает увеличение линейных размеров у разных моллюсков в пределах одного и того же календарного года.



Зависимость длины следующего годового кольца (L_{t+1} , мм) от длины предыдущего годового кольца (L_t , мм): а - для 7-летних мидий из коллекторов в районе о-ва Кастьян; б - на конец 2003 г. (L_{t+1} , мм) и начало 2003 г. (L_t , мм) для всех исследованных мидий из коллекторов в районе о-ва Кастьян.

Влияние колебаний условий в различные годы может быть минимизировано при аппроксимации данных, полученных на моллюсках всех возрастных групп. Оценка ростовых параметров в этом случае дает возможность сравнительного анализа межпопуляционных различий роста мидий (Кулаковский, Сухотин, 1986; Зотин, Озернюк, 2004, 2005; Озернюк, Зотин, 2006).

Определяя параметры роста моллюсков в разные годы, можно ретроспективно судить о суммарном влиянии факторов среды на рост мидий. Известно, что на рост мидий оказывает влияние целый ряд факторов среды, таких как температура, гидрологический режим, количество пищевых ресурсов и т.п. (Кулаковский, 2000). К сожалению, мы не нашли в литературе конкретных данных о климатических и гидробиологических параметрах в исследуемых районах Белого моря и, следовательно, не можем сопоставить полученные данные с конкретными характеристиками среды обитания моллюсков.

Какой из приведенных в табл. 2 параметров следует использовать для оценки влияния среды на скорость роста, зависит от целей исследования.

Таблица 1. Средние значения длины годовых колец и длины раковины у мидий разного возраста, мм

m, ГОДЫ	n	№ годового кольца														Длина раковины
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Район о-ва Кастьян																
3	20	14.9 ± 0.5	24.3 ± 0.5	32.2 ± 0.4												37.1 ± 0.5
4***	87	14.1 ± 0.3	25.4 ± 0.3	33.4 ± 0.2	40.3 ± 0.2											43.3 ± 0.2
5***	77	12.2 ± 0.3	24.6 ± 0.3	34.3 ± 0.2	41.6 ± 0.2	47.4 ± 0.2										50.2 ± 0.2
6***	91	13.0 ± 0.3	21.9 ± 0.3	33.0 ± 0.2	41.4 ± 0.2	47.9 ± 0.2	53.2 ± 0.2									55.4 ± 0.2
7***	31	12.5 ± 0.5	24.0 ± 0.4	32.2 ± 0.3	42.0 ± 0.3	49.3 ± 0.3	54.9 ± 0.2	59.7 ± 0.2								61.6 ± 0.2
8***	22	11.7 ± 0.5	22.7 ± 0.5	32.7 ± 0.4	40.6 ± 0.3	49.0 ± 0.4	55.3 ± 0.3	60.5 ± 0.2	64.6 ± 0.2							66.2 ± 0.3
9**	21	12.2 ± 0.5	23.1 ± 0.4	32.9 ± 0.4	41.1 ± 0.4	47.9 ± 0.4	55.3 ± 0.3	60.7 ± 0.3	65.2 ± 0.2	69.2 ± 0.2						71.0 ± 0.4
10	12	11.2 ± 0.6	22.2 ± 0.6	31.0 ± 0.6	40.1 ± 0.5	47.4 ± 0.4	54.7 ± 0.4	60.6 ± 0.4	65.2 ± 0.3	70.3 ± 0.2	74.3 ± 0.2					75.9 ± 0.4
11	4	12.7 ± 1.3	22.5 ± 1.2	32.3 ± 1.1	39.8 ± 0.7	48.2 ± 0.4	54.8 ± 0.1	61.2 ± 0.5	66.9 ± 0.3	70.8 ± 0.3	75.0 ± 0.4	78.0 ± 0.3				78.8 ± 0.3
12	1	14.4	25.4	33.3	40.8	45.5	53.3	59.0	66.3	71.8	75.2	78.3	81.3			82.7
14	1	8.3	21.6	30.8	40.8	48.6	56.6	60.8	66.0	70.4	75.9	79.7	81.4	84.0	86.5	88.4
Все МОЛЛЮС- КИ***		13.0 ± 0.1 и = 367	23.8 ± 0.1 п = 367	33.1 ± 0.1 п = 367	41.1 ± 0.1 п = 347	48.0 ± 0.1 п = 260	54.1 ± 0.1 и = 183	60.3 ± 0.1 и = 92	65.1 ± 0.1 п = 61 Г	69.8 ± 0.2 и = 39	74.6 ± 0.2 и = 18	78.3 ± 0.3 n = 6	81.4 n = 2	84.0 и = 1	86.5 и = 1	
Малая Пирь-губа																
2	И	9.5 ± 0.4	16.5 ± 0.3													20.5 ± 0.6
3*	12	10.5 ± 0.4	17.8 ± 0.2	23.8 ± 0.3												26.4 ± 1.0
4***	12	11.5 ± 0.4	18.5 ± 0.3	24.9 ± 0.4	31.7 ± 0.4											36.5 ± 0.6
5	7	11.5 ± 0.6	17.0 ± 0.6	24.5 ± 0.8	30.8 ± 1.0	38.9 ± 0.6										42.8 ± 0.9
6	9	11.6 ± 0.4	19.2 ± 0.7	25.4 ± 0.7	31.8 ± 0.7	38.6 ± 0.5	44.6 ± 0.4									49.2 ± 0.5
7	8	10.9 ± 0.9	17.7 ± 0.7	26.4 ± 0.7	33.0 ± 0.6	38.3 ± 0.3	44.7 ± 0.4	49.9 ± 0.3								51.6 ± 0.4
8	1	12.4	18.7	27.5	34.9	38.0	44.8	48.1	52.2							53.4
9	1	11.6	18.1	25.1	33.6	37.0	40.3	46.4	51	54.6						56.4
11	1	12.7	15.7	22.7	32.9	38.6	44.1	48.0	51.9	54.0	58.0	61.0				62.5
Все МОЛ-ЛЮСКИ		10.9 ± 0.2 п = 62	17.8 ± 0.2 п = 62	24.9 ± 0.3 п = 51	32 ± 0.3 и = 39	38.5 ± 0.2 п = 27	44.4 ± 0.3 п = 20	49.2 ± 0.4 п = 11	51.7 ± 0.4 и = 3	54.3 п = 2	58.0 и = 1	61.0 и = 1				

Примечание. Звездочками отмечены строки, для которых зависимость L_{+j} от L является нелинейной с достоверностью: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. T- возраст моллюсков, и - число моллюсков.

Таблица 2. Коэффициенты уравнений Берталанффи (1) и (2), рассчитанные для прироста длины раковины мидий в разные годы

Год	<i>n</i>	<i>c</i>	<i>a</i> , мм	<i>κ</i> , год*	<i>L</i> , мм	$\overline{T}_{70}$, год
Район о-ва Кастьян						
1997	61	0.896 ± 0.010	12.2 ± 0.3	0.110 ± 0.011	117.3 ± 1.5	7.8
1998	92	0.849 ± 0.008	13.4 ± 0.2	0.164 ± 0.009	88.7 ± 0.9	9.2
1999	183	0.937 ± 0.005	9.8 ± 0.2	0.065 ± 0.005	155.6 ± 1.0	8.4
2000	260	0.856 ± 0.004	14.2 ± 0.1	0.155 ± 0.005	98.6 ± 0.5	7.6
2001	347	0.855 ± 0.004	13.3 ± 0.1	0.157 ± 0.005	91.7 ± 0.5	8.9
2002	367	0.903 ± 0.003	10.5 ± 0.1	0.102 ± 0.003	108.2 ± 0.4	9.7
2003	367	0.903 ± 0.004	10.1 ± 0.2	0.102 ± 0.004	104.1 ± 0.6	10.4
Среднее	7	0.886 ± 0.012	11.9 ± 0.7	0.122 ± 0.014	104.2 ± 2.0	8.7
Малая Пирь-губа						
1997	11	0.941 ± 0.100	7.9 ± 1.8	0.061 ± 0.106	133.9 ± 15.2	10.4
1998	20	0.858 ± 0.064	10.1 ± 1.3	0.153 ± 0.075	71.1 ± 5.9	26.4
1999	27	0.941 ± 0.042	7.1 ± 1.0	0.061 ± 0.045	120.3 ± 6.1	12.6
2000	39	0.905 ± 0.025	8.6 ± 0.6	0.100 ± 0.028	90.5 ± 2.9	13.8
2001	51	0.951 ± 0.018	7.7 ± 0.5	0.050 ± 0.019	157.1 ± 3.3	9.6
2002	62	0.947 ± 0.015	7.8 ± 0.5	0.054 ± 0.016	147.2 ± 2.7	9.9
Среднее	6	0.924 ± 0.015	8.2 ± 0.4	0.079 ± 0.016	107.7 ± 2.0	11.9

Примечание, *n* - число измерений; Γ_{70} - возраст достижения длины 70 мм. Расчет средних значений коэффициентов *κ* и $\overline{T}_{70}$ проводили по формулам, приведенным в пояснении к уравнению (2).

В практике разведения мидий обычно используют возраст достижения моллюсками товарного размера 70 мм (Γ_{70}) (Lubet, 1969; Theisen, 1968): чем меньше $\overline{T}_{70}$, тем лучше условия среды. По этому параметру наилучшими являются условия, наблюдавшиеся в 2000 г. в районе о-ва Кастьян и в 2001 г. в Малой Пирь-губе, наихудшими - в 2003 и 1998 г. соответственно (табл. 2).

Однако следует заметить, что параметр Γ_{70} пригоден не для всех популяций. В ряде природных литоральных популяций мидии никогда не достигают длины 70 мм (Кулаковский, Сухотин, 1986; Зотин, Озернюк, 2005; Озернюк, Зотин, 2006). В частности, максимальный размер мидий в популяции литоральной зоны Малой Пирь-губы по нашим данным составляет 62.5 мм (табл. 1).

В связи с этим при проведении экологических исследований лучше использовать какой-либо другой параметр роста. Основным таким параметром может служить коэффициент *κ* из формулы (1), называемый некоторыми авторами константой роста (Вауер, 1992), или связанный с ним экспоненциальной зависимостью коэффициент *c* из формулы (2). В ряде работ (Вауер, 1992; Зотин, Озернюк, 2005) была показана отрицательная корреляция константы *κ* (и, следовательно, положительная корреляция константы *c*) с максимальным возрастом двустворчатых моллюсков. При этом, как правило, линейные размеры раковины

также находятся в обратной зависимости от *κ*. Таким образом, можно считать, что условия среды тем лучше, чем меньше коэффициент *κ* или чем больше коэффициент *c*.

Сравнительный анализ коэффициента *a* из формулы (2) возможен только при равенстве коэффициентов *c* (Урбах, 1964; Умнов, 1976; Зотин, 2000). В этом случае, по-видимому, наилучшими следует признать условия, для которых коэффициент *a* имеет большее значение и, следовательно, моллюски имеют больший размер.

Сравнение коэффициентов $\overline{T}_{70}$ стандартными статистическими методами не представляется возможным, так как их распределение не является нормальным.

Учитывая вышесказанное, наилучшие условия среды для роста мидий, по-видимому, были для моллюсков из района о-ва Кастьян в 1999 г. и для популяции Малой Пирь-губы - в 2001 г., наихудшими - в 1998 г. для обеих популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 96. 248 с.
- Зотин А.А. Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 5. С. 517-524.

- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. Особенности роста мидии обыкновенной *Mytilus edulis* Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 4. С. 1-6.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. Особенности роста и дыхания беломорских мидий *Mytilus edulis* L. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX Междунар. конф. Петрозаводск, 11-14 окт. 2004 г. Петрозаводск, 2005. С. 125-127.
- Кулаковский Э.Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море // Исследования фауны морей. СПб: Наука, 2000. Вып. 50(58). 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35-43.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Озернюк Н.Д., Зотин А.А. Сравнительный анализ роста мидий *Mytillus edulis* из разных районов Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 2. С. 188-192.
- Умное А.А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 1. С. 71-86.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М.: Наука, 1964. 415 с.
- Bauer G. Variation in life span and size of the freshwater pearl mussels // J. Animal Ecol. 1992. V. 61. P. 425-436.
- Bertalanffy L. von. Principles and theory of growth // Fundamental aspects of normal and malignant growth. Amsterdam: Elsevier, 1960. P. 137-259.
- Lubet P. Biologie et exploitation des moules // Pêche Maritime. 1969? V. 110. № 9. P. 947-995.
- Theisen B.F. Growth and mortality of culture mussels in the Danish Waden Sea // Med. Dan. Fisker. Havund. 1968. V. 6. № 3. P. 47-76.

Retrospective Analysis of Influence of Environmental Conditions on Growth Parameters of White Sea Edible Mussels *Mytilus Edulis*

A. A. Zotin, N. D. Ozernyuk

Koltzov's Institute of Developmental Biology RAS,

117808 Moscow, Vavilov Str., 26, Russia

e-mail: aazotin@mail.ru

y

Abstract—Retrospective analysis of influence of environmental conditions on growth parameters of White Sea edible mussels *Mytilus edulis* has been done by measurements of successive annual rings on shell surface. Analysis by non-linear criterion and Bertalanffy's growth equation allows to deduce that the best environmental condition for edible mussels growth was in 1999 (population from Kastyan island region) and in 2001 (population of Malaya Pir-guba region). The worst one was in 1998 for both populations.