

ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КИЖНЫХ МОРЕЙ им. А.С. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

АЛЕКСАНДРОВ БОРИС ГЕОРГИЕВИЧ

УДК 574.5:574.652] (262.5)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК
ОБРАСТАТЕЛЕЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

03.00.18 - ГИДРОБИОЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Севастополь - 1988

Работа выполнена в Одесском отделении Института биологии
моря и океанологии АН УССР им. А.О. Ковалевского

Научный руководитель:
член-корреспондент АН УССР, доктор биологических наук
Ю.П. ЗАЙЦЕВ

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Ю.А. ГОРБЕНКО
кандидат биологических наук, доцент Г.А. КИСЕЛЁВА

Ведущее учреждение:
Московский государственный университет

Защита диссертации состоится в первой половине июля 1988 г.
в _____ часов на заседании специализированного совета

моря и океанологии им. А.О. Кова-
левушкина, проспект Нахимова,

г. Одесса, в библиотеке
АН УССР.

_____ 1988 г.

_____анного совета,

Н.Г. СЕРГЕЕВА

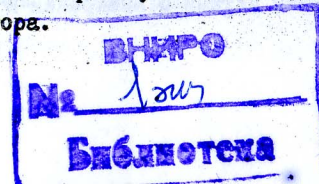
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Многие особенности биологии жи-
вотных обрастателей определяются наличием в их развитии ста-
дии свободноплавающей личинки, а также существованием нераз-
рывной связи их онтогенеза с активными (взаимодействующими)
поверхностями: море-берег, море-река, море-атмосфера и т.д..
Этим обусловлен научный интерес к личинкам обрастателей при
определении пространственно-временного распределения и функ-
ционирования как пелагических, так и донных сообществ орга-
низмов. Период раннего онтогенеза животных характеризуется
наибольшей чувствительностью к изменениям среды обитания. В
этой связи особую актуальность приобретают исследования реак-
ции личинок обрастателей на антропогенное воздействие.
Наконец, их изучение оказывается необходимым для решения ря-
да практических задач, связанных с предотвращением обраста-
ния, массовым культивированием беспозвоночных, созданием ис-
кусственных рифов, поскольку формирование ценоза обрастания
зависит от условия развития личинок, определяющих нормальное
завершение их метаморфоза.

Особое значение приобретает изучение личинок в приустье-
вых высокопродуктивных районах, в частности, в северо-запад-
ной части Чёрного моря, где отмечается максимальная концент-
рация активных поверхностей моря, а также формируется боль-
шинство проблем, связанных с обрастанием и экономическим раз-
витием данного района: создание новой морской отрасли по куль-
тивированию организмов с целью получения пищевого, кормового
и технического сырья (Морозова и др., 1984), предотвращение
обрастания судов и промышленных установок, оценка негативных
изменений прибрежной экосистемы моря в условиях возрастающе-
го действия антропогенного фактора, очистка вод и восстано-
вление их продуктивности с помощью систем искусственных рифов.

Специальные исследования экологии личинок обрастателей,
необходимые для решения упомянутых проблем в данном районе,
не проводились.

Цель работы - изучить особенности распределения и разви-
тия личинок обрастателей в приустьевых районах северо-запад-
ной части Чёрного моря в условиях растущего воздействия антро-
погенного фактора.



Задачи работы:

1. Определить видовой состав и особенности пространственного распределения личинок в аспекте их отношения к активным поверхностям моря.

2. Оценить влияние антропогенного фактора на жизнеспособность и распределение личинок.

3. Установить количественные закономерности развития личинок.

Научная новизна. С помощью специально разработанного устройства для облова планктонных организмов и традиционных орудий сбора материала впервые исследована хронология и фенология личинок обрастателей в северо-западной части Чёрного моря; представлена динамика вертикальных суточных перемещений личинок на разных этапах их развития; впервые установлено влияние температуры приповерхностного слоя моря на миграционные перемещения личинок; установлен факт температурной стимуляции массового нереста обрастателей в период сгонно-нагонных явлений в прибрежной зоне моря; впервые разработана и использована методика определения физиологической активности зоопланктона для оценки антропогенного воздействия на личинок обрастателей в различных районах моря; определена зависимость продолжительности пелагического развития и прикрепления массовых обрастателей Чёрного моря от температуры; построены прогностические модели внутригодового распределения периодов массового оседания обрастателей в северо-западной части Чёрного моря.

Практическое значение работы. Результаты исследования дают возможность прогнозировать массовое оседание обрастателей в северо-западной части Чёрного моря. Разработанная модель прогноза оседания мидии и баянуса, а также установленная зависимость продолжительности их прикрепления от температуры воды внедрены в НИР № 697 "Использование отработавших газов силовых энергетических установок для предотвращения обрастания судового оборудования, контактирующего с морской водой" кафедры термодинамики и судовых энергетических установок ОВМУ Минморфлота СССР; получен экономический эффект 103050 рублей. Практическая ценность отдельных разделов работы подтверждена соответствующими актами о внедрении и использовании их результатов.

Разработанная методика дифференцированного учёта живых и мёртвых организмов морского зоопланктона может быть использована при проведении биологического мониторинга, в частности, для оценки интегрального воздействия среды на исследуемые организмы (имеется положительное решение на выдачу авторского свидетельства по заявке № 4117623/28-13/132979).

Разработано устройство для горизонтального облова планктонных организмов, которое может быть использовано для количественных сборов планктона на различных горизонтах от дна до поверхности водоёма (Авторское свидетельство СССР № 1287813).

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на III Всесоюзном симпозиуме "Антропогенное эвтрофирование природных вод" (Москва, 1983); научно-практической конференции, посвящённой 200-летию города-героя Севастополя "Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма" (Севастополь, 1983); областной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов "Рациональное использование сырьевых ресурсов северо-западной части Чёрного моря" (Одесса, 1984); IV Всесоюзной конференции по промысловым беспозвоночным (Севастополь, 1986); научно-технической конференции "Вклад молодых учёных и специалистов в решение современных проблем океанологии" (Севастополь, 1986); заседании Всесоюзной ихтиологической комиссии (Севастополь, 1987); VIII Всесоюзном совещании по изучению моллюсков (Ленинград, 1987); конференции молодых учёных "Вклад молодых учёных в освоение и охрану биологических ресурсов морей СССР и Мирового океана" (Севастополь, 1987); конференции молодых учёных "Проблемы мониторинга гидробиоценозов" (Ларадаг, 1987); III Всесоюзном съезде советских океанологов (Ленинград, 1987); совместном научном семинаре отделов биологии обрастаний и экосистем шельфа ИнБМ АН УССР (Севастополь, 1988).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Объём и структура работы. Диссертация наложена на 146 страницах машинописного текста, содержит 28 таблиц и 23 рисунка. Работа состоит из введения, 5 глав (28 разделов), заключения и списка литературы из 217 наименований, в том числе 141 отечественных и 76 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. ИЗУЧЕННОСТЬ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ОБРАСТАТЕЛЕЙ НА ЭТАПАХ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА И ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной главе приводится терминология и определения употребляемых в ходе изложения понятий. Показана необходимость изучения личинок на границах активного взаимодействия биотопов (морские и пресные воды - приустьевое взморье, водная и воздушная среда - нейсталь) для характеристики их пространственного распределения.

На основе обзора литературы представлена история изучения личинок донных беспозвоночных в Чёрном море, проанализированы наиболее выдающиеся обобщения по меропланктону, полученные в других районах Мирового океана.

Кратко охарактеризованы основные абиотические факторы района исследований, показаны основные изменения структуры экосистемы на современном этапе в условиях антропогенного воздействия.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Исследование пространственно-временного распределения.

Фенология личинок исследовалась на основе подекадных сборов планктона в Одесском заливе с 1985 по 1986 гг. включительно (с декабря по март частота отбора проб снижалась до 1-2 раз в месяц). Отбор проб производился на трёх постоянных станциях сетью Джеди (шаг ячеи газа 135 мкм) от дна до поверхности. Для контроля оседания личинок в течение 1985 г. на глубине 3 м была установлена кассета с двойными пластинами из оргстекла. Дискретность их снятия с последующей заменой соответствовала частоте сборов планктона и методическим рекомендациям М.А. Долгопольской (1954). При анализе материала (здесь и далее) личинок баянуса дифференцировали по стадиям развития (Lang, 1980), остальные виды - по размерным группам.

Горизонтальное распределение личинок анализировалось на основе сборов планктона сетью Джеди с горизонта 0-10 м на 64

станциях в северо-западной части Чёрного моря в октябре-ноябре 1985 г. .

Вертикальное распределение исследовалось с помощью двухъярусной нейстонной сети (Зайцев, 1983) с приповерхностных горизонтов 0-5 и 5-25 см, а также специально разработанным устройством (Александров, 1987) в придонном 20-см слое. Пробы отбирались подекадно в прибрежной зоне Одесского залива в течение 1985 г.. Помимо сборов гидробиологического материала проводилось определение температуры воды и воздуха, солёности, кислорода, а также суточной деструкции органического вещества.

Отбор проб для изучения суточных вертикальных миграций личинок осуществлялся горизонтально буксирными сетями одновременно с горизонтов 0, 1, 2 и 3 м над глубинами 3,2-4,0 м с дискретностью 3 ч. Сборы осуществлялись в течение 1981-1984 гг. на 3 односуточных станциях в апреле, июне, августе и одной двухсуточной в октябре. фактор естественной освещённости учитывался с помощью косинуса угла отклонения солнца от его положения в "зените". В качестве показателя температурного воздействия рассчитывалась разность температуры воды и воздуха. Отношение численности личинок в нейстали к их плотности на нижележащих горизонтах использовалось как показатель их вероятностного распределения. Наличие суточных вертикальных миграций исследовалось с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Силу влияния факторов (глубина, время суток) определяли по методу Плохинского. Зависимость миграционных перемещений от температуры приповерхностного слоя устанавливалась с помощью регрессионного анализа (Лакин, 1980).

Влияние стонно-нагонных явлений исследовалось в июле 1985 г.. Ежедневными измерениями температуры воды у побережья был выявлен интенсивный стгон, который продолжался в течение 7 суток. С изменением направления ветра на противоположный (нагонный) частота измерения температуры, а также солёности и скорости ветра была увеличена до получаса, а с подходом тёплых поверхностных вод - до 15 минут. Каждые 2-3 часа двухъярусной сетью отбирались пробы нейстона.

2.2. Способы изучения антропогенного воздействия.

Исследования проводились в биотопе нейстали - месте основного сосредоточения личинок и загрязняющих веществ. Сборы

проб осуществлялись двухъярусной нейстонной сетью.

Влияние берегозащитных сооружений оценивалось на основе материала, обираемого с интервалом 7-20 дней с 1981 по 1983 гг. в двух акваториях, отличающихся степенью изолированности. Определялась разность численности организмов отдельных таксономических групп в районах с частично ограниченным и свободным водообменом. Достоверность различий оценивалась с помощью критерия знаков (Лакин, 1980).

Изучение влияния различных загрязняющих веществ антропогенного происхождения потребовало создания специальной методики. Из-за разной скорости окрашивания беспозвоночных различных систематических групп и их частичной гибели в высоких концентрациях применяющихся красителей известные методы дифференцированного учёта живых и мёртвых особей (Кастальская-Карзинкина, 1935; Dressel et al., 1972; Crippen, Perrier, 1974; Seepersad, Crippen, 1978; Fleming, Coughlan, 1978; Иванов, 1982) оказались неприемлимыми для изучения личинок обростателей. Отмеченные трудности удалось преодолеть с помощью флуоресцентной микроскопии. Разработанная методика представляла собой следующее: свежесобранную пробу планктона окрашивали 0,0002% р-ром акридинового оранжевого в течение 10 минут, затем после промывки морской водой фиксировали в фосфатном буфере (рН= 7,3-7,5) - 2 мин, вторично промывали и переносили пробу в консервирующий р-р (45 мл пробы + 5 мл буфера + 5 мл 40% нейтрализованного формалина). Дифференциацию организмов на живые и мёртвые проводили непосредственно в счётной камере Богорова под бинокуляром МБС-1 (увеличение 2x8) с использованием осветителя ОИ-1В с ртутно-кварцевой лампой СВД-120А. Живые особи хорошо выделялись благодаря интенсивному зелёному (реже желтоватому) свечению всего тела, либо отдельных его частей.

Для оценки реакции организмов на антропогенное воздействие использовался индекс физиологической активности (ИФА) - процент активных (светящихся) особей от их общей численности.

Исследование влияния хозяйственно-бытовых стоков на личинок проводилось синхронно в 3-х пунктах побережья, удалённых друг от друга на расстояние от 3 до 20 км. Наиболее удалённый от города - служил контролем, остальные находились в непосредственной близости от источников поступления стоков.

В качестве показателя данного воздействующего фактора использовалась численность бактерий группы кишечной палочки. Пробы бактериопланктона были обработаны в течение часа с момента их взятия.

Влияние нефтепродуктов и СПАВ исследовалось в 4-х районах морского порта, где их концентрация определялась одновременно со сбором нейстонных проб.

2.3. Определение температурной зависимости развития личинок.

Развитие *Balanus improvisus* исследовалось в серии лабораторных экспериментов при температуре 15 и 22°C. Личинок выращивали в 100 мл ёмкостях при плотности посадки 1 организм на 2 мл воды. В качестве пищи использовали монокультуры золотистых водорослей *Phaeodactylum tricorputum* и *Monochrysis lutheri* в соотношении 1:1 при концентрации $2 \cdot 10^5$ кл.мл⁻¹. Поддержание необходимой концентрации кормовой смеси на одном уровне осуществляли с помощью специально построенных кривых роста водорослевых культур, а также выведенных уравнений по определению численности клеток микровитов в суспензии оптическим способом на фотоэлектрическом колориметре КФК-2.

Развитие *Mutilus galloprovincialis* и *Polydora ciliata* было исследовано в полевых условиях с помощью специально разработанного многосекционного культиватора (совместно с А.С.Марченко), позволившего посередине извлекая каждую камеру с интервалом 1-2 дня изучать рост личинок до завершения метаморфоза при температуре воды 14°C. Для установления зависимости развития исследуемых организмов от продолжительности их нахождения в планктоне исходные данные обрабатывались с помощью регрессионного анализа (Лакин, 1980). В качестве показателя развития балинуса используется порядковый номер стадии метаморфоза их личинок, для мидии и полидори - длина тела (мкм).

Для изучения продолжительности прикрепления личинок мидии в 100 мл ёмкости с морской водой помещали по 20 педивелигеров (340-360 мкм), после чего в каждый сосуд опускали по 3 пучка свежееотпрепарированных биссузных нитей. Через определённое время число прикрепившихся к ним животных определялось под бинокуляром. Эксперимент в двух повторностях проводили параллельно при температуре 15,5 и 19,5°C. Процент прикрепившихся особей анализировался при 3-х экспозициях разной про-

должительности. Для определения длительности прикрепления мидии в количестве от 0 до 100% особей по полученным данным были рассчитаны уравнения линейной зависимости. Аналогичные вычисления для баянуса были осуществлены по данным Димова и др. (1970).

Зависимость развития личинок от температуры воды определялась 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:

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

$$V = \frac{1}{D}$$

V — скорость развития

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

Для предсказания периодов массового оседания исследуемых организмов была использована графическая модель прогноза Ангера-Наира (Anger, Nair, 1979), основной принцип построения которой сводился к следующему: экспериментально установленная зависимость продолжительности развития личинок от температуры использовалась для определения величины смещения периодов их максимальной численности в планктоне вдоль временной оси, в соответствии с рассчитанной кривой среднегогодового хода температуры воды исследуемой акватории.

Необходимые для модельных построений среднегодовые изменения температуры были описаны тремя уравнениями параболы вида: $T = a_0 + a_1 D + a_2 D^2$, где T — температура воды, °C; D — порядковый номер календарного дня. Регрессия вычислялась по трёхлетним ежесуточным измерениям.

Общий объём собранного и обработанного материала представлен в табл. I.

Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК

3.1. Видовой состав и фенология.

В северо-западной части Чёрного моря были обнаружены ли-

Объём собранного и обработанного материала

№п/п: Характер исследований	: Количество опытов	: Количество проб	: Количество измерений
1. Определение видового состава и фенология: планктон	-	156	Измерения личинок проводили в каждой пробе
2. Горизонтальное и вертикальное распределение	-	30	
3. Суточные миграции	-	64	
4. Влияние сгонно-нагонных явлений	I	81	40
5. Влияние берегозащитных сооружений	-	172	
6. Влияние загрязняющих веществ	IIЗ	14	40
7. Продолжительность пелагического развития	6 (личинки) + 3 (водоросли)	20	1800 (личинки) + 51 (водоросли)
8. Продолжительность прикрепления	4	-	81
Всего:	127	643	2953

чинки 28 таксонов, численность которых в среднем оставляла около 40% от суммарного зоопланктона. Среди обнаруженных организмов лишь 10 видов имели частоту годовой встречаемости выше 44%. Основу фауны обрастания составляют: *V. improvisus*, *P. ciliata*, *M. galloprovincialis* и *Nereis succinea*. Среди гидроидов наибольшее распространение имеет *Obelia longissima*. Список обрастателей Чёрного моря (Брайко, 1995) может быть дополнен гидридом *Kathkea setosipolystera*, моллюском *Mya arenaria* и полихетой *Spio filicornis*. Нахождение личинок большинства видов в районе исследований ограничено 7 месяцами с мая по ноябрь, при этом их минимальная численность обнаруживается в августе с прогревом воды выше 23–25°C.

Размножение *S. filicornis* и *P. ciliata* происходит непре-

равно в течение года, *B. improvisus* имеет три периода репродуктивной активности, *M. arenaria*, *Cardiidae* sp., *N. succinea* - два, *Mytilaster lineatus* и *Balanus eburneus* - один. Наиболее многочисленными в планктоне оказались личинки *B. improvisus* численность которых достигала 1 млн. экз. м⁻³ (здесь и далее приводятся максимальные значения), *M. galloprovincialis* (9500), *P. ciliata* (1700), *M. arenaria* (38000), *S. filicornis* (1100), *Cardiidae* sp. (1400) и *N. succinea* (2900). Плотность сседания для баянуса составила - 27000, мидии - 1100, полидоры - 1500, кардиид - 300, мии - 200 и нерейса - 900 экз. м⁻².

3.2. Горизонтальное и вертикальное распределение

Общей закономерностью горизонтального распределения меропланктона в районе исследований является его концентрирование в зонах трансформации речных вод, удалённых на 1-5 км от берега, где численность животных на 1-2 порядка выше, чем в открытых районах моря. Так, численность личинок усоногих, двустворчатых моллюсков и полихет достигала в приустьевых акваториях 11000, 26000 и 10000 экз. м⁻³ соответственно. В связи с особенностями пространственного распределения родительских популяций обростателей и разной продолжительности пелагического развития личинки баянуса концентрируются преимущественно в прибрежной зоне, двустворчатые моллюски имеют широкое пространственное распространение, а полихеты занимают промежуточное положение.

Вертикальное распределение личинок в зонах их максимального сосредоточения (прибрежное мелководье приустьевых районов) носит неравномерный характер. Установлено существование достоверных скоплений в приповерхностном слое 0-5 см (нейсталь), где их среднегодовая численность была в 2,1±0,3 раза выше, чем в слое 5-25 см (субнейсталь) и в 10,7±7,0 раз выше, чем в придонном слое. В течение года степень преобладания личинок в нейстали изменялась закономерным образом, достигая своего максимума к концу июля (T= 20-22°C) и минимума - в первой половине сентября (T= 23-12°C). Такое распределение определяется соотношением скоростей поступления и выведения (биоседimentация) органических веществ в приповерхностном биотопе. Относительно равномерное распределение животных от дна до поверхности наблюдается в период массового отмирания фитопланк-

тона, когда содержание кислорода в придонном слое снижалось до 2 мл л⁻¹, а величина суточной деструкции органического вещества у дна и поверхности была одинаковой.

3.3. Суточные миграции

Суточные изменения освещённости также оказывают существенное влияние на вертикальное распределение личинок. Независимо от сезона года фотопозитивные науплиусы *B. improvisus* I-III стадии, велигеры *M. galloprovincialis* (225-255 мкм) и *M. arenaria* (180-255 мкм) в 78-90% случаев доминировали в нейстали в светлое время суток, личинки переходных стадий: IV-VI науплиальные стадии баянуса, великонхи мидии 270-330 мкм, проявляющие слабовыраженную реакцию на свет, равномерно распределены в водной толще. На завершающих этапах пелагического развития (циприсы баянуса, педивелигеры мидии 340-390 мкм) свет, оказывая подавляющее воздействие, обуславливал их концентрирование в придонном слое. Наиболее выраженные вертикальные суточные миграции были обнаружены у личинок баянуса, мии, мидии и полидоры (коэффициент корреляции между их положением в пространстве и освещённостью составлял 0,46-0,60, при критическом $r = 0,5$ для уровня значимости 5%). Их фотореакция изменялась в онтогенезе от позитивной к негативной. Нектохеты *S. filicornis* всех размерных групп и велигеры *M. arenaria* (180-255 мкм) оставались фотопозитивными в течение всей пелагической жизни. Наличие миграций у *M. lineatus* размерных групп 180-210 мкм и 225-255 мкм, обнаружить не удалось.

Помимо особого светового режима и обилия растворённого и взвешенного органического вещества спецификой приповерхностного бистопы является наличие здесь значительного температурного градиента до 2-3°C (Ланин, 1985). Установлено, что приблизительно 6 часовый сдвиг световой и температурной интенсивности обуславливает последовательную реакцию нейстонтов на действие каждого из этих факторов в отдельности. В связи с этим с 6 до 15 часов увеличения численности личинок в слое 0-5 см за счёт их подъёма из нижележащих горизонтов не происходит из-за ингибирующего воздействия этих факторов. От весны к осени реакция нейстона на суточные изменения температуры усиливается, о чём свидетельствует рост корреляционной связи: апрель - 0,3; июнь, август - 0,4; октябрь - 0,7 (при критическом $r = 0,4$ для уровня значимости 5%).

3.4. Влияние стонно-нагонных явлений на распределение и развитие личинок

Пространственно-временное распределение организмов может испытывать существенные изменения в результате стонно-нагонных явлений, проявляющихся в мелководной север-западной части Чёрного моря в наибольшей степени с установлением летней стратификации водных масс в июне-июле (Коваль и др., 1968). Интенсивная смена водных масс под действием южного нагонного ветра ($V = 7-8 \text{ м.сек}^{-1}$) вызвало перераспределение личинок в приповерхностном слое: численность более лёгких *M. gallorprovincialis* (200-250 мкм), *Pugospio elegans*, *P. ciliata* и *S. filicornis* сократилась от 2 до 14 раз, в то время как численность более тяжёлых циприсов *V. improvisus*, великонок *M. gallorprovincialis* (300-350 мкм) и *Cardiidae* sp. (300-600 мкм) во столько же раз возросло. Было установлено, что при перемешивании водных масс (вертикальная скорость движения воды $1,2 \text{ см.мин}^{-1}$) пространственное распределение личинок определяется их гидростатическими характеристиками и осуществляется аналогично частицам грунта. Кроме того, наблюдавшийся семидневный стгон, вызвавший понижение температуры воды до 9°C с последующим резким возрастанием до $18,5^{\circ}\text{C}$ в течение 4 часов (градиент: $0,04 \text{ град.мин}^{-1}$), оказал стимулирующее влияние на массовый нерест прибрежных беспозвоночных. Численность науплиев баянуса I-II стадии и личинок опие (200-300 мкм) через II часов после начала стимулирующего воздействия возросло в 60 и 20 раз соответственно, достигнув численности 18000 и 1250 экз.м⁻³ соответственно.

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ЛИЧИНОК В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

4.1. Антропогенное эвтрофирование

Реакция обрастателей на антропогенное эвтрофирование, ощутимые последствия которого начали регистрировать с 70-х годов (Зайцев, 1984), оказалась неоднозначной. Наряду с деградацией донных сообществ - площадь мидиевого биоценоза в северо-западной части Чёрного моря сократилась в 2 раза (Зайцев и др., 1985), с 80-х годов наметилась тенденция увеличения чис-

ленности личинок (в 2-3 раза по сравнению с 40-70-ми годами), особенно в Дунайском приустьевом районе. Среднегодовая численность суммарного меропланктона в северо-западной части Чёрного моря за 1980-1986 гг. составила $10300 \pm 2100 \text{ экз.м}^{-3}$. Анализ происшедших изменений показал, что увеличение численности личинок произошло за счёт повышения выживаемости обрастателей на стадии пелагической жизни.

Качественный состав меропланктона за последние десятилетия также изменился. Практически не встречаются ранее обычные полихеты *Pomatoceros triqueter*, *Spirorbis pusilla*, *S. militaris*, моллюски *Teredo navalis*, *Ostrea edulis*, асидия *Botryllus schlosseri*. С 1981 по 1986 гг. в регулярных сборах планктона северо-западной части Чёрного моря из названных видов единично встречались лишь личинки тередо и устрицы. Большинство организмов, представляющих современный планктон, - личинки детритофагов. Среди полихет доминируют спиониды *P. ciliata* и *S. filicornis*, среди моллюсков - *M. gallorprovincialis*, *Cardiidae* и *M. arenaria*. Они составляют от 3 до 13% общей численности меропланктона, состоящего на 50-70% из науплиусов *V. improvisus*. На вышеописанные изменения в природной среде баянус практически не отреагировал. Среднегодовые колебания численности его личинок за последние 50 лет находились в пределах 2-5 тыс. экз.м⁻³.

Главным резервом пополнения донных биоценозов, гибнущих при гипоксии вследствие эвтрофирования, является фауна прибрежного мелководья. Вместе с тем, именно в прибрежной зоне биота сталкивается с другими видами антропогенного воздействия, несущими локальный характер.

4.2. Влияние берегозащитных сооружений

Анализ сборов нейктона показал наличие статистически достоверных различий количественного распределения организмов отдельных таксономических групп в акваториях с различной интенсивностью водообмена. Накопление органического вещества в более изолированных гидростехническими сооружениями местах побережья приводит к уменьшению численности диатомовых водорослей, личинок мидии, нерцид и увеличению численности преимущественных детритофагов, главным образом личинок баянуса, а также таких сапробных представителей голопланктона как *Pleopsis polyrhemoidea* и *Synchaeta baltica*. Количественные различия личинок баянуса и мидии в сравниваемых акваториях оставили в среднем

5,3±1,2 и 3,7±0,9 раз соответственно. Отмеченные различия проявляются в максимальной степени после прогрева воды до 19°C.

4.3. Влияние хозяйственно-бытовых стоков, нефтепродуктов и СПАВ

Науплиусы баянуса на всех стадиях развития, а также великонки кардинд обнаружили максимальную устойчивость к воздействию хозяйственно-бытовых стоков. В среднем ИФА для личинок обрастателей в акваториях с максимальным содержанием бактерий группы кишечной палочки (на 2 порядка выше, чем в остальных исследованных районах) снижался примерно в 2 раза и составлял около 40.

Личинки проявляли наибольшую чувствительность к СПАВ, в то время как к нефтяному загрязнению были достаточно устойчивыми. Представители голопланктона, не образующие скоплений в нейстали, находились в сильно угнетённом состоянии в присутствии и тех и других. В среднем численность физиологически активных личинок в районе с повышенным содержанием СПАВ (0,072 мг.л⁻¹) по сравнению с наименее загрязнёнными акваториями снижалась в 5 раз (голопланктона - в 6,6 раз), а с максимальным содержанием нефтепродуктов (2,2 мг.л⁻¹) - в 1,9 раза (голопланктона - в 7,6 раз).

Среди пелагических животных наиболее устойчивыми к загрязнению видами оказались *M. galloprovincialis*, *B. improvisus* и *F. ciliata*. При современном уровне загрязнения различного типа наиболее эксплуатируемых участков побережья число физиологически активных особей данных видов находится примерно на одном уровне и в среднем составляет 34,9±3,2%.

В случаях антропогенного стеснения водообмена гидротехническими конструкциями эффект воздействия на бисту органических веществ естественного происхождения усиливается. В этом случае влияние хозяйственно-бытовых стоков на личинок становится измеримым с действием ксенобиотиков, например СПАВ. Коэффициент нейstofильности (отношение численности организмов в нейстали к их концентрации в субнейстали) личинок обрастателей в особо загрязнённых районах снижался в 1,5 раза, что подтверждает уязвимость контурных биотопов моря к антропогенному воздействию.

Глава 5. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ИХ МАССОВОГО ОСЕДАНИЯ

5.1. Нерест обрастателей и его зависимость от температуры

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

Опираясь на данные литературы (Weiss, 1948; Bousfield, 1954; Киселёва, 1972; Брайко, 1985; Консулова, 1985; Кудинский и др., 1985) и результаты собственных наблюдений по биологии размножения обрастателей были приняты необходимые допущения для составления модели прогноза массового оседания обрастателей (табл. 2).

Таблица 2

Общие характеристики нереста обрастателей в северо-западной части Чёрного моря

В И Д	№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>F. ciliata</i>	1	середина мая-конец октября	15-10

Допускалось, что в выделенные сроки нерестовой активности в планктоне появляется 95% от возможного количества личинок мидии, баянуса и полидоры.

5.2. Влияние температуры на продолжительность пелагической жизни личинок

Зависимость между продолжительностью жизни организмов к

моменту наблюдения и стадией их онтогенеза была описана с помощью уравнения парабола второй степени. Температурный коэффициент Q_{10} для исследованных организмов был рассчитан по результатам их лабораторного культивирования и данным литературы (Вауне, 1965; Винберг, 1968; Нга-Вренко, 1978).

После необходимых вычислений, описанных в методике, и суммирования уравнений зависимости продолжительности жизни личинок в планктоне от стадии их развития и температуры воды были выведены расчётные уравнения для определения возраста (D, сутки) обростателей по стадии их развития (L) и температуре воды ($T^{\circ}\text{C}$):

$$D = (0,323L - 0,0004L^2 - 27) \cdot 3,18^{\frac{13-T}{10}} \quad (\text{мидия})$$

$$D = (7,040L - 0,378L^2 - 12) \cdot 2,94^{\frac{15-T}{10}} \quad (\text{баланус})$$

$$D = (0,010L - 0,000001L^2 - 1) \cdot 2,25^{\frac{13-T}{10}} \quad (\text{полидора})$$

Проведенными наблюдениями было установлено, что минимальная длина педивелигеров мидий, готовых к оседанию, колебалась от 285 до 315 мкм ($\bar{x} = 300$ мкм), а некотехты полидор - 900-1100 мкм ($\bar{x} = 1000$ мкм; 14-15 сегментов). Для личинок балануса последней стадии развития, предшествующей прикреплению, является циприс - 7 стадия.

5.3. Влияние температуры на продолжительность прикрепления личинок

На основании лабораторных экспериментов были выведены уравнения линейной регрессии, позволяющие рассчитать среднюю продолжительность 100% прикрепления личинок мидий в условиях наличия субстрата, пригодного для оседания:

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

$$D = 9,46 \cdot 5,00^{-T/10} \quad (\text{баланус})$$

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

Продолжительность прикрепления исследуемых организмов оказалась значительно короче фазы планктонной жизни. Если использовать сутки в качестве единицы измерения времени, то

период прикрепления исследуемых организмов будет влиять на суммарную продолжительность развития лишь на нижней границе зоны оптимальных температур. Таким образом, для упрощения модельных построений продолжительность непосредственного прикрепления обростателей можно не учитывать.

5.4. Прогнозирование массового оседания личинок

Модельные построения для каждого из исследованных видов были идентичны. Графическая интерпретация материала с применением кривых вероятностного распределения предоставляет возможность для некоторых теоретических обобщений. Максимальное оседание обростателей 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 мидий и балануса. Большая часть мидий оседает на протяжении месяца, балануса - 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.

В годы с затяжной холодной зимой периоды массового оседания смещаются вдоль временной оси вправо в пределах полумесяца, в то время как ранняя весна оказывает обратное действие. Необычно холодные годы укорачивают продолжительность метаморфоза, а тёплые - растягивают. Данные закономерности могут быть проиллюстрированы вероятностной моделью оседания мидий (рис. 1).

Если предположить, что солёность воды по сравнению с температурой оказывает несущественное воздействие на развитие организмов, то можно составить приближённую схему распределения периодов оседания обростателей в различных районах Чёрного моря (рис. 2) с учётом изменчивости его гидрофизических полей (Елатов и др., 1984). Исследование полученной картины позволяет сделать некоторые обобщения.

Первый максимум весеннего оседания обростателей у мидии Калиакра наблюдается в среднем на неделю раньше, чем у побережья Севастополя и Одессы. 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 дополнительный максимум оседания, который не отмечен в других районах моря.

Анализ точности прогноза в сопоставлении с реальной дина-

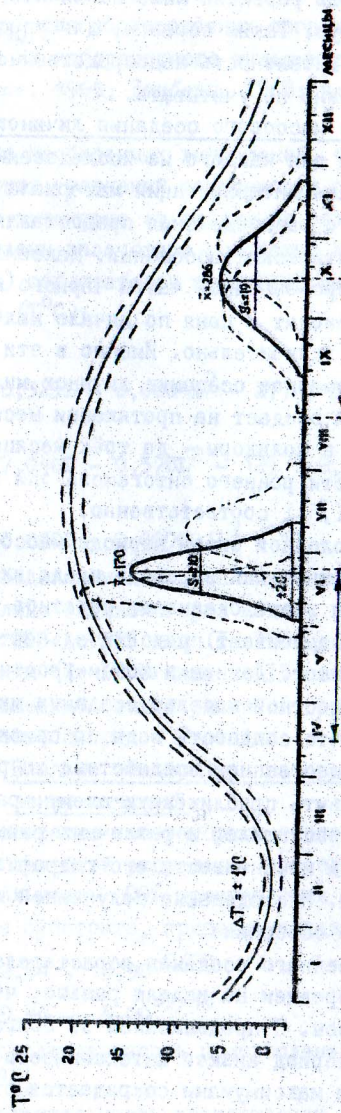


Рис. 1. Теоретическое рассчитанное распределение периодов 95% вероятности оседания личинок *M. galloprovincialis* в северо-западной части Чёрного моря.
Стрелками обозначены периоды нереста.

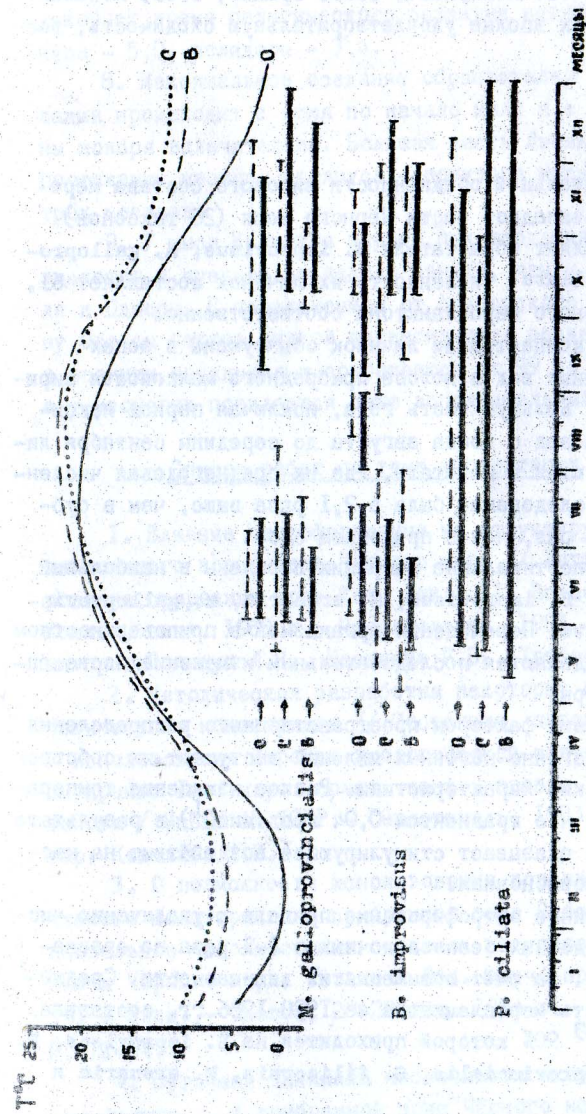


Рис. 2. Среднегодовое распределение теоретически рассчитанных (толстая линия) и реальных (тонкая линия) периодов массового оседания обрастателей в различных районах Чёрного моря. Обозначения: С - побережье Одессы (45°31' с.ш.), С - Севастополя (44°36' с.ш.), В - Варны (43°13' с.ш.).

микой оседания обрастателей (Гринбарт, 1948; Димов и др., 1970; Киселёва, 1972; Консулова, 1985; Брайко, 1985) показал в некоторых случаях вполне удовлетворительную сходимость, достигая 70-80%.

ВЫВОДЫ

1. При значительной обеднённости видового состава меропланктона северо-западной части Чёрного моря (28 таксонов) его основу составляют обрастатели *B. improvisus*, *M. galloprovincialis* и *P. ciliata*. Численность их личинок составляет 61, II и 6% от суммарного меропланктона соответственно.

2. Основные концентрации личинок обнаружены в зонах трансформации речных вод в полосе прибрежного мелководья шириной от I до 5 км. Большую часть года, исключая период максимального прогрева вод с конца августа до середины сентября личинки концентрируются в нейстали, где их среднегодовая численность в период исследований была в 2,1 раза выше, чем в субнейстали и в 10,7 раз, чем в придонном слое.

3. Суточные вертикальные миграции выражены в наибольшей степени у личинок *B. improvisus*, *M. arenaria*, *M. galloprovincialis* и *P. ciliata*. Перемещения организмов в приповерхностном слое водоёма определяются последовательным изменением освещённости и температуры.

4. Определяющим фактором пространственного распределения личинок в период осенно-нагонных явлений выступают их собственные гидростатические характеристики. Резкое изменение температуры (в течение 4 ч с градиентом $0,04 \text{ град. мин}^{-1}$) в результате смены водных масс оказывает стимулирующее воздействие на массовый нерест беспозвоночных.

5. Антропогенное эвтрофирование привело к увеличению численности личинок донных беспозвоночных в 2-3 раза по сравнению с 40-70-ми гг. за счёт повышения их выживаемости. Среднегодовая численность меропланктона за 1980-1986 гг. составила $10300 \pm 2100 \text{ экз. м}^{-3}$ 90% которой приходится на *B. improvisus*, *P. ciliata*, *M. galloprovincialis*, *S. filicornis*, *M. arenaria* и *Cardiidae*.

6. При современном уровне загрязнения наиболее эксплуатируемых участков побережья численность физиологически активных личинок составляет $34,9 \pm 3,2\%$.

7. На длительность метаморфоза личинок существенное влияние оказывает температура, так её повышения от 10 до 25°C ускоряет время пелагического развития мидии в 5,6 раза, баянуса - 5,0, полидоры - 3,4.

8. Максимальное оседание обрастателей в районе исследования происходит с июня по начало июля и с сентября до середины ноября включительно. Большая часть личинок мидии оседает на протяжении месяца, баянуса - полутора месяцев, полидоры - до трёх месяцев.

9. У мыса Калиакра первый пик оседания обрастателей наблюдается в среднем на неделю раньше, чем у берегов Севастополя и Одессы. 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 дополнительный максимум оседания.

Список работ по теме диссертации

1. Влияние эвтрофирования на структуру пелагического и нейстонного зооценозов Чёрного моря // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. III Всесоюз. симпозиума, Москва, сент. 1983 г. - Черногоровка, 1983. - С. 233-235. (Соавторы: Палишук Л.Н., Настенко Е.В., Трофанчук Г.М.).

2. Методическая разработка некоторых аспектов гидробиологического мониторинга // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию г. Севастополя / ИнБЮМ АН УССР. - Севастополь, 1983. - С. 56-58. (Соавтор: Ковалёва Н.В.).

3. О возможности использования зоопланктона для биологического мониторинга в прибрежной зоне Одесского залива // Рациональное использование сырьевых ресурсов северо-западной части Чёрного моря: Тез. докл. обл. науч.-практ. конф., молод. уч. и спец., - Одесса, 28-29 дек. 1984 г. - Одесса, 1984. - С. 12-14.

4. Суточная динамика численности личинок *Balanus improvisus* Darwin в прибрежной зоне Чёрного моря // Редкол. "Гидробиологического журн." - Киев, 1986. - Деп. в ВИНИТИ 25.02.86. № 3960-В. - 1986. - 14 с.

5. Реакция нейстона на изменение температуры приповерхностного слоя водоёма // Водные ресурсы., 1986.- 5.- С. 116-121. (Соавторы: Зайцев Ю.П., Панин Г.Н.).

6. Естественная регуляция массового нереста беспозвоночных животных в прибрежной зоне моря // IV Всесоюз. конф. по промышленным беспозвоночным: Тез. докл. Севастополь, апр. 1986г.- М., 1986.- Ч. I.- С. 3.

7. Анализ численности бактерио- и зоопланктона как составная часть мониторинга прибрежной зоны моря // Ин-т биол. вж. морей АН УССР им. Ковалевского. Одес. отдел.- Одесса, 1987.- Деп. в ВИНИТИ II.СЗ.87, № 1776-В.- 1987.- 14 с. (Соавтор: Ковалёва Н.В.).

8. О способности регуляции вертикального положения у пелагических личинок донных беспозвоночных // III Всесоюз. съезда советских океанологов: Тез. докл. Ленинград, дек. 1987г.- Л.: Гидрометеиздат, 1987.- Ч. I.- С. 15-16.

9. Устройство для горизонтального облова планктонных организмов // Авторское свидетельство СССР, № 1287813, 1987.

10. Прогнозирование оседания личинок массовых обрастателей в северо-западной части Чёрного моря // Ин-т биол. вж. морей АН УССР им. Ковалевского. Одес. отдел.- Одесса, 1987.- Деп. в ВИНИТИ 13.10.87, № 7234-В.- 1987.- 35 с.

11. Суточная динамика вертикального распределения личинок массовых видов двусторчатых моллюсков Чёрного моря // VIII Всесоюз. совещание по изучению моллюсков: Тез. докл. Ленинград, апр. 1987.- Л.: Наука, 1987.- С. 355-356.