

УДК 594 (262.54)

ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ РОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ
АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *PARVICARDIUM EXIGUUM*
МЕТОДАМИ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИС.К.Спичак (АзНИИРХ)
И.А.Барыбина (ВНИРО)

За последнее время в Азовском море возросла роль черноморского вселенца *Parvicardium exiguum*. Не так давно этот вид кардиид обитал в основном в Утлюкском лимане, единично встречаясь на акватории предпроливного участка моря, а теперь парвикардиум образует обширные биоценозы на северном и северо-западном побережье, особенно в районах Бердянской и Обиточной кос Азовского моря. Наблюдения за размножением и развитием этого моллюска позволяют считать, что доля его в биомассе зообентоса при ныне существующем режиме водоема будет заметно возрастать. Значение парвикардиума в питании рыб-бентофагов очень велико. Так, вскрытие желудков бычков (более 1000 шт.), выловленных в районе Обиточной косы, показало, что в весенне-летний период бычки питаются преимущественно парвикардиумом. Ценность этого моллюска заключается и в том, что он имеет небольшие размеры (до 14 мм), в силу чего вся его популяция пригодна для корма. Учитывая все возрастающее значение в питании рыб и круговороте вещества и энергии в Азовском море, мы выбрали этот моллюск в качестве объекта детального исследования, чтобы определить его энергетическую ценность на организменном и популяционном уровне.

Для выяснения темпа роста был использован садковый метод. Садки представляли собой окрашенные и обтянутые изоляцией металлические каркасы 20x20x20 см, вложенные в мешки из капронового газа № 19. В каждый садок помещали от 50 до 100 одноразмерных моллюсков. Длину (L) каждой особи измеряли

штангенциркулем, а вес (W) после обсушки организма на фильтровальной бумаге определяли на торсионных весах. Последовательность промеров и взвешиваний соблюдалась на протяжении всей работы, что гарантировало получение одинаковой степени влажности материала. Пронумерованные садки с животными подвешивали к гундере на глубине 5-7 м. Для опыта моллюсков отлавливали драгой на той же глубине в районе Обиточной косы. Часть моллюсков отбирали с коллекторов. В садках моллюски предпочитали прикрепляться к газу по стенкам садка, а битая ракушка и песок на дне садков выполняли в наших опытах роль балласта.

Садки извлекали через 7, 10, 20 и 30 дней для промеров и взвешиваний кардиид, чистили и снова вместе с обработанным материалом помещали на прежнее место.

Часть моллюсков (примерно 60%) метили нитрокраской, что позволило выявить не только групповые, но и индивидуальные приросты ($\frac{\Delta l}{\Delta t}$ и $\frac{\Delta W}{\Delta t}$). Метод мечения (нанесение краски на створку) вполне оправдал себя. Из числа помеченных особей лишь немногие (около 10%) теряли метку.

За период наблюдений (апрель-август 1975 г.) животных шесть раз промеряли и взвешивали. Всего было сделано 1495 промеров и столько же взвешиваний у 333 особей. Полученные данные были соответственно сгруппированы. В расчеты легли средние значения длины и веса. Таким образом, вариационный ряд для каждого периода роста состоял из 10-11 точек. Средний линейный прирост каждой размерной группы определяли как отношение разности средних длин в начале \bar{l}_0 и конце опыта \bar{l}_t к экспозиции Δt :

$$\frac{\Delta l}{\Delta t} = \frac{\bar{l}_t - \bar{l}_0}{\Delta t} \quad (1)$$

и относили к среднему значению \bar{l} длин за период роста, т.е. к

$$\bar{l} = \frac{\bar{l}_0 + \bar{l}_t}{2} \quad (2)$$

Весовые характеристики роста рассчитывали аналогично.

Таким образом, для каждого периода были определены скорости линейного ($\frac{\Delta l}{\Delta t}$) и весового ($\frac{\Delta W}{\Delta t}$) роста каждой размерной группы (рис. 1, 2).

Эти данные послужили основой для вывода уравнений ли-

нейного и весового роста (таблица). Схему расчетов обсудим на примере данных по росту моллюсков с I8/U по I6/VI.

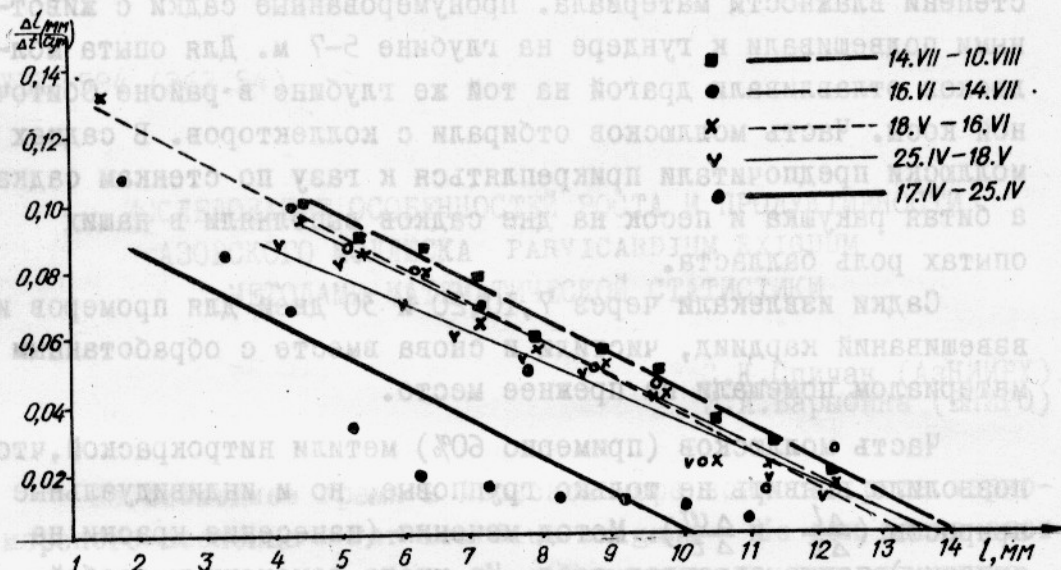


Рис. I. Скорости линейного роста *Parvicardium exiguum* в разные периоды вегетационного сезона 1975 г. (экспериментальные данные и аппроксимирующие их линии регрессии)

Если отложить линейные приросты ($\frac{\Delta l}{\Delta t}$) по оси ординат (см. рис. I), а соответствующие длины l_i по оси абсцисс, окажется, что скорость линейного роста уменьшается с увеличением линейного размера моллюска, причем точки ложатся по прямой. Известно (Барыбина и др., 1975), что если зависимость скорости линейного роста от размера хорошо аппроксимируется линейным уравнением регрессии

$$= \frac{\Delta l}{\Delta t} = \alpha + \beta l, \quad (3)$$

где α и β - константы, то коэффициенты уравнения линейного роста Бергаланфи (Bertalanffy, 1938)

$$l = L (1 - e^{-Kt}), \quad (4)$$

где L - асимптотическая (дефинитивная) длина моллюсков;
 K - константа,

вычисляются по формулам

$$L = -\frac{\alpha}{\beta} \quad (5)$$

$$K = -\beta \quad (6)$$

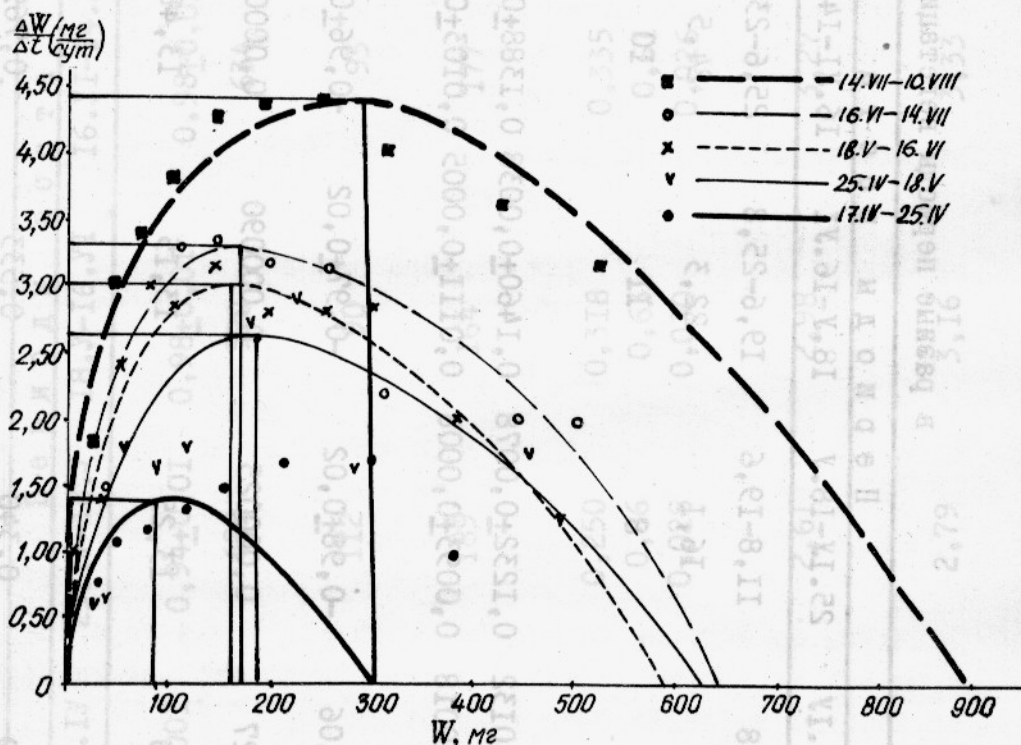


Рис.2. Скорости весового роста *Parvicardium exiguum* в разные периоды вегетационного сезона 1975 г. (экспериментальные данные и теоретические кривые)

В таблице приведены числовые значения α и β параметров уравнения регрессии (3), их ошибки σ_α и σ_β (среднеквадратические отклонения коэффициентов регрессии), коэффициент корреляции r , и его ошибка σ_r , остаточная дисперсия уравнения регрессии $\sigma_{ост}^2$.

Линейный и весовой рост

Т а б л и ц а
в разные периоды вегетационного сезона

Показатели	Периоды роста				
	17.IV-25.IV	25.IV-18.V	18.V-16.VI	16.VI-14.VII	14.VII-10.VIII
Интервал температур, °C	10-11,8	11,8-19,6	19,6-25,8	25,6-23,4	23,4-26,8
Средняя температура, °C	11,5	16,1	22,3	24,5	25,5
Число размерных групп	10	8	11	10	10
Параметры уравнения скорости линейного роста (3)					
$\alpha \pm \sigma_\alpha$	0,1085±0,0132	0,1232±0,0078	0,1460±0,0038	0,1388±0,0094	0,1497±0,0073
$\beta \pm \sigma_\beta$	0,0108±0,0018	0,0093±0,0008	0,0111±0,0005	0,0103±0,0011	0,0107±0,0009
Коэффициенты корреляции между линейными приростами и длиной $r_i \pm \sigma_{r_i}$	-0,90±0,06	-0,98±0,02	-0,97±0,02	-0,96±0,03	-0,99±0,01
Остаточная дисперсия уравнения (3) $\sigma_{ост}^2$	0,00027	0,000025	0,000090	0,000076	0,000015
Дефинитивная длина (5) L , мм	10,05	13,25	13,15	13,48	13,99
Параметры уравнения связи общего сырого веса моллюска с его длиной (7)					
P	0,409	0,340	0,533	0,769	0,329
$b \pm \sigma_b$	2,86±0,03	2,91±0,02	2,72±0,06	2,58±0,08	2,95±0,10

Показатели	Периоды роста				
	17.IV-25.IV	25.IV-18.V	18.V-16.VI	16.VI-14.VII	14.VII-10.VIII
Коэффициент корреляции между $\lg W$ и $\lg t$ $r_2 \pm \sigma_{r_2}$	0,994±0,001	0,94±0,01	0,98±0,01	0,98±0,01	0,95±0,09
Дефинитивный вес W , мг	296	629	590	634	890
Возраст, при котором весовой рост начинает замедляться (9) t , сутки	97	112	90	93	110
Вес, при котором весовой рост начинает замедляться (10) W , мг	86	189	164	177	303
Параметры уравнения скорости весового роста (12)					
N	0,225	0,250	0,318	0,335	0,320
$\frac{a}{b}$	0,65	0,66	0,63	0,61	0,60
K	0,031	0,028	0,030	0,026	0,032
Максимальная скорость весового роста (16) $\left(\frac{\Delta W}{\Delta t}\right)_{\text{max}}$ $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	1,40	2,61	2,98	3,27	4,40
Максимальный весовой прирост в эксперименте $\left(\frac{\Delta W}{\Delta t}\right)_{\text{экс}}$ $\frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$	1,72	2,79	3,16	3,33	4,40

Приведенные в таблице статистические характеристики (малые ошибки параметров, небольшая остаточная дисперсия, близкое к единице значение коэффициента корреляции) говорят о том, что экспериментальные данные $\left\{ \left(\frac{\Delta l}{\Delta t} \right)_i; \bar{l}_i \right\}$ хорошо аппроксимируются линейным уравнением регрессии (3), а потому по формулам (5) и (6) можно вычислить параметры уравнения линейного роста Берталанфи (4). Для исследуемого периода роста моллюсков, когда средняя температура держалась около 22°C , уравнение линейного роста имеет вид

$$l = 13,15 (1 - e^{-0,011t}),$$

уравнение связи веса с длиной

$$W = 0,533 \cdot l^{2,72} \quad (7)$$

Используя формулу (7) для преобразования уравнения (4), получим уравнение весового роста

$$W = W (1 - e^{kt})^{\beta} \quad (8)$$

где W - дефинитивный вес моллюсков, вычисляемый по формуле (7) при $l = L$:

$$W = 590 (1 - e^{-0,011})^{2,72} \quad (\text{рис.3})$$

Формулы, по которым вычислены параметры точки перегиба этой и остальных кривых весового роста для нашего метода обработки данных, выглядят следующим образом:

$$t_{\text{пер.}} = - \frac{\ln \frac{1}{\beta}}{K} \quad (9)$$

$$W_{\text{пер.}} = W \left(\frac{\beta-1}{\beta} \right)^{\beta} \quad (10)$$

Они соответствуют формулам Г.Г.Винберга (1966) при выполнении условия

$$\beta - a = 1 \quad (11)$$

Легко доказать, что равенство (11) справедливо, если зависимость скорости линейных приростов от длины животного может аппроксимироваться линейным уравнением регрессии (3).

Уравнение (8) представляет собой интегральную форму уравнения весового роста, дифференциальная форма которого

$$\frac{dW}{dt} = N W^{\frac{a}{\beta}} - k W \quad (12)$$

Это известное со времен работ Берталанфи (Bertalanffy, 1938) уравнение стало особенно популярно среди гидробиологов и ихтиологов после работ Г.Г.Винберга (1966). При тех же обозначениях, что и у Г.Г.Винберга, формулы связи параметров уравнений (8) и (12) в нашем случае при $\beta - \alpha = 1$ будут иметь вид

$$k = K\beta; \quad (13)$$

$$N = k W \frac{1}{\beta}; \quad (14)$$

$$\frac{\alpha}{\beta} = \frac{\beta - 1}{\beta} \quad (15)$$

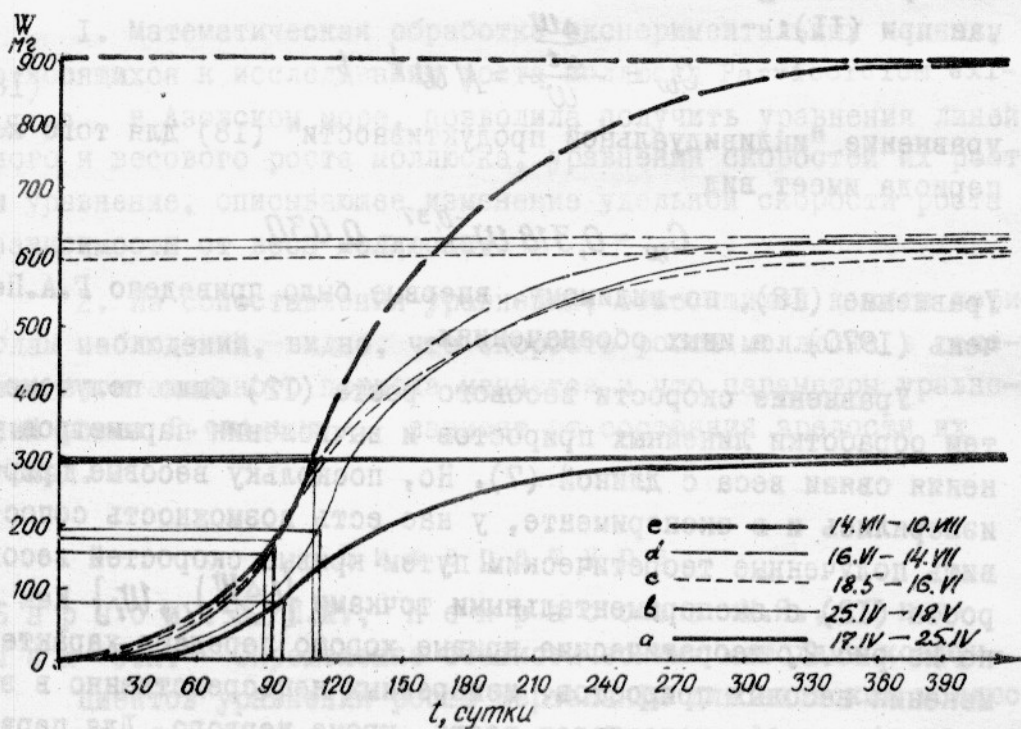


Рис.3. Графики уравнений весового роста (12) *Parvicardium exiguum* в разные периоды вегетационного сезона 1975 г.

Уравнение скорости весового роста (12) графически выражается куполообразной кривой (см.рис.2), уровень перегиба которой соответствует уровню перегиба кривой весового роста (см.рис.3). При этом весе скорость весового роста достигает максимального значения:

$$\left(\frac{dw}{dt}\right)_{max} = Nw^{\frac{\beta}{\beta-1}} \left(\frac{\beta-1}{\beta}\right)^{\beta-1} - kW \left(\frac{\beta-1}{\beta}\right)^{\beta} \quad (16)$$

Для исследуемого периода уравнение скорости весового роста имеет вид

$$\frac{dw}{dt} = 0,318 w^{0,63} - 0,030 w \quad (17)$$

теоретическая максимальная скорость весового роста $\left(\frac{dw}{dt}\right)_{max} = 2,98 \frac{\text{мг}}{\text{сутки}}$.

Из уравнения скорости весового роста (12) легко получить уравнение, характеризующее изменение удельной скорости весового роста C_w в зависимости от веса животного, в нашем случае при (II):

$$C_w = \frac{\frac{\Delta w}{\Delta t}}{w} = Nw^{\frac{1}{\beta}} - k \quad (18)$$

уравнение "индивидуальной продуктивности" (18) для того же периода имеет вид

$$C_w = 0,318 w^{-0,37} - 0,030$$

Уравнение (18), по-видимому, впервые было приведено Г.А.Печень (1970) в иных обозначениях.

Уравнение скорости весового роста (12) было получено путем обработки линейных приростов и вычисления параметров уравнения связи веса с длиной (7). Но, поскольку весовые приросты измерялись и в эксперименте, у нас есть возможность сопоставить полученные теоретическим путем кривые скоростей весового роста (12) с экспериментальными точками $\left\{\left(\frac{\Delta w}{\Delta t}\right)_i, w_i\right\}$. Как видно из рис.2, теоретические кривые хорошо передают характер изменения весовых приростов, измеренных непосредственно в эксперименте, для всех периодов роста, кроме первого. Для первого периода роста, когда температуры были ниже необходимых для нормального размножения (для *P. exiguus* это 14–15°C), зависимость линейных приростов от длины моллюсков не может аппроксимироваться линейным уравнением регрессии (3). Действительно, из рис.1 видно, что экспериментальные точки, полученные в первом периоде наблюдения, плохо ложатся ($r = 0,90$, $\sigma_{ост.}^2 = 0,00027$) около прямой, аппроксимирующей эту зависимость. Здесь требуется более тщательный анализ при более общих предположениях, чем в формуле (II).

Обращает на себя внимание значительная зависимость пара-

метров уравнения роста от периодов размножения моллюсков. Особенно это видно на уравнении весового роста за период с 14 июля по 10 августа (см. таблицу). Большой дефинитивный вес моллюсков (890 мг), которого в действительности данный вид кардиид не достигает, объясняется тем, что в данном случае при переходе от уравнения линейного роста к уравнению весового роста была использована формула связи веса с длиной (7) с очень высоким показателем степени $\{6\}$. В этот период большая часть моллюсков имела развитые половые продукты, которые затем выметывались, в связи с чем показатель степени $\{6\}$ резко падал.

В ы в о д ы

1. Математическая обработка экспериментальных данных, относящихся к исследованию роста моллюска *Parvicardium exiguum* в Азовском море, позволила получить уравнения линейного и весового роста моллюска, уравнения скоростей их роста и уравнение, описывающее изменение удельной скорости роста в зависимости от веса моллюска.

2. Из сопоставления уравнений, относящихся к пяти периодам наблюдений, видно, что скорость роста моллюска в течение вегетационного периода меняется и что параметры уравнений роста *P. exiguum* зависят от состояния зрелости их гонад.

Л и т е р а т у р а

Б а р ы б и н а И.А., Н е к р а с о в а М.Я., С п и ч а к С.К. Определение статистическими методами коэффициентов уравнения роста Берталанфи для азовских моллюсков *Cerastoderma lamarcki* и *Parvicardium exiguum*.

- " Моллюски, их система, эволюция и роль в природе", М., "Наука", 1975, с.99-102.

В и н б е р г Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. - "Успехи современной биологии", 1966, т.61, вып.2, с.274-293.

П е ч е н ь Г.А. Продолжительность развития, плодовитость и рост *Daphnia hyalina* в зависимости от условий питания. - "Журнал общей биологии", 1970, т.31, № 6, с.710-721.

B e r t a l a n f f y, L. von. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws, II). Human Biol., 10, N 2, 1938, 181-213.

Investigations of the growth rate and yield of the mollusc (*Parvicardium exiguum*) from the Azov Sea by mathematical statistical methods.

Spichak S.K., Barybina I.A.

S u m m a r y

As a result of the mathematical treatment of experimental data on the growth rate of *P. exiguum* from the Azov Sea some equations of linear-weight growth and growth rate have been derived. Besides, an equation describing changes in the growth rate in relation to the weight of the mollusc has been obtained.

The comparison of the equations pertaining to five periods of observations indicates that the growth rate of *P. exiguum* changes in the course of the vegetation period and the parameters of growth equations are dependent upon maturity stages of the gonads.