

594.121(262.5)
Б 633

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОРСКОЙ АКВАКУЛЬТУРЫ

1976 2

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДENA ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОРСКОЙ АКВАКУЛЬТУРЫ

Выпуск 2

Т.Ф. Кракатица

Биология черноморской устрицы

Ostrea edulis L.

в связи с вопросами ее воспроизводства

Наука

Черноморское море

Биология и воспроизводство

50

9

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ - 1976

УДК 594.121(262,5):591.16+577.472(262,5)

В работе излагаются результаты многолетних исследований биологии черноморских устриц *Ostrea edulis* L. (вул.; *O. taurica* Krup.), их размножения, питания, динамики роста с момента оседания до достижения товарных размеров. Описано состояние естественных популяций устриц в разных условиях окружающей среды; определены оптимальные сроки, районы и субстраты для сбора их молоди. Даны биологические обоснования и практические предложения по организации и ведению устричных хозяйств в северо-западной части Черного моря.

Ответственный редактор
чл.-кор. АН УССР В.Н.ГРЕЗЕ

Редакция заказных изданий

К 21009 - 545
М221(04) - 76

(С) Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР, 1976

ВВЕДЕНИЕ

В связи с возрастанием значения морских организмов в питании человечества и уменьшением их естественных запасов все настойчивее ставится вопрос о необходимости более рационального использования биологических ресурсов Мирового океана и разработки мероприятий по сохранению и воспроизводству запасов наиболее ценных промысловых животных, населяющих его воды.

Значительным резервом существенного увеличения полезной продукции Черного моря могут явиться управляемые морские хозяйства промысловых беспозвоночных и рыб. Проблема организации морских хозяйств – одна из важнейших биологических задач, стоящих перед рыбохозяйственной наукой.

Среди морских беспозвоночных Черного моря большую пищевую ценность имеют устрицы, промысел лов которых в связи с их малой численностью в последние десятилетия не производится. Выращивание устриц в контролируемых хозяйствах могло бы сыграть существенную роль в снабжении населения белковым продуктом животного происхождения.

В Черном море устрицы являются одним из древнейших представителей фауны, прошедших эволюционный путь от позднечетвертичного периода. Значительная индивидуальная изменчивость формы раковин черноморских устриц, зависящая в большой степени от условий обитания, вызывала существенные разногласия относительно таксономического положения этого моллюска. Некоторые авторы отождествляли черноморскую устрицу с *O.edulis L./50/*, другие */66/* относили ее к средиземноморскому виду *O.lamellosa Br.* Большинство авторов */21/* и др. склонны были считать, что в Черном море обитает *O.adriatica Lmk.* – вид, характерный для Средиземного моря. В. Карпов */21/* обратил внимание на большое отличие формы раковин у устриц из разных районов обитания и описал шесть различных форм: севастопольскую, тендровскую, скадовскую, каркинитскую, керченскую, ярылгачскую.

Первые попытки дифференцировать черноморских устриц как самостоятельный вид *Ostrea taurica* были сделаны авторами исследований */57, 69/*. В начале нынешнего столетия была опубликована фундаментальная работа К.О. Милашевича */31/*, посвященная систематике черноморских моллюсков. В ней автор подробно описал вид *Ostrea taurica Kryp.*, указав, что он действительно ближе к *Ostrea adriatica Lmk.*, чем к *Ostrea edulis L.* Устриц, обитающих в Каркинитском заливе, К.О. Милашевич считал обособленной формой – *Ostrea taurica var.karkinitica*. Кроме этого, им

был выделен еще один самостоятельный вид – *O. sublamellosa*, отличающийся от *O. taurica* очень толстой массивной створкой и более длинной связочной площадкой. Этот вид в незначительном количестве отмечался только в Керченском проливе и в Севастопольской бухте и промыслового значения не имел.

Многие авторы в фаунистических работах до последнего времени придерживались взгляда, что в Черном море обитают два вида устриц: *O. taurica* Kryп. и *O. sublamellosa* Mil. [4,34 и др.]. Л.А.Невесская [32], производя ревизию систематического положения позднечетвертичных моллюсков Черного моря, на основании морфометрических исследований пришла к выводу, что указанные ранее для Черного моря два вида тождественны виду *O.edulis* и не могут рассматриваться даже как самостоятельные подвиды, а являются лишь морфами. О.А.Скарлато и Я.И.Старобогатов [41] классифицируют *O.taurica* как вид, тождественный *O.edulis* L., а *O.sublamellosa* Mil. – как *O.lamellosa* Br.

До начала текущего столетия устрицы были широко распространены в Черном море и в большом количестве промышлялись на отмелях у Тендровской косы, у входа в Егорлыцкий залив, в Каркинитском и Джарылгачском заливах, вдоль всего побережья Крыма и на Кавказе, в районе Гудауты, Туапсе, Адлера [16,21,31,33-35]. Бесконтрольный, хищнический лов, а также заносы устричных банок песком и илом привели к уменьшению численности устриц на банках.

Широкое развитие культуры устриц во многих странах навело на мысль о возможности выращивания их в Черном море. Первое садковое хозяйство было организовано В.А.Штолем в 1881 г. в Южной бухте близ Севастополя. В 1894 г. первым русским товариществом устрицеводов было организовано еще одно устричное хозяйство в Севастопольской бухте. Позднее был создан устричный завод Фальцбейна в Хорлах (Каркинитский залив). Эти заводы ежегодно выращивали до 10-13 тыс. устриц, которые получили широкую популярность и пользовались большим спросом в Москве, Петербурге, Риге, Харькове, Варшаве [21]. Устричные хозяйства перестали функционировать во время первой мировой войны, и до настоящего времени у нас эти моллюски искусственно не разводятся. Попытки восстановления устричных заводов в 1929 и 1957 гг. не были доведены до конца.

Проблема искусственного разведения устриц у нас в стране становится все более актуальной. Она может быть решена только при всестороннем эколого-биологическом исследовании устриц непосредственно в условиях их обитания и при глубоком понимании их потребностей на всех этапах жизненного цикла.

Целью настоящей работы является изучение биологии черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. (syn.:*O.taurica* Kryп.). Знание ее необходимо для разработки научно-обоснованных предложений по организации и ведению контролируемых устричных хозяйств, которые только и могут возродить запасы и добычу этого ценного промыслового моллюска.

Из всех видов устриц, обитающих в водах Мирового океана, черноморские являются наименее изученными популяциями. В отечественной литературе не только отсутствуют фундаментальные работы по биологии черноморских устриц, но и крайне мало специальных работ, касающихся их биологии. Некоторые сведения по экологии, биологии, промыслу и выращиванию этих моллюсков мы находим в работах, имеющих значительную давность [3, 10, 16, 21 и др.]. Заслуживают внимания работы В.Н.Никитина [33-35] и И.Н.Старк [42], посвященные вопросам экологии, распределения запасов и промыслу устриц в Черном море.

Первые специальные исследования качественного состава зообентоса Егорлыцкого залива были проведены В.Л.Наули в июле 1923 г. [36] и С.Б.Гринбартом [9]; в этом водоеме ими были выделены биоценозы устричного ракушечника. В последние десятилетия в связи с растущим интересом к устрицам как к возможному объекту разведения, появились работы, содержащие некоторые сведения о питании и сроках размножения устриц, их росте в естественных условиях, а также уточненные данные о распределении и запасах этого моллюска в Черном море [17, 18, 24-27, 38-40].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили с 1964 по 1970 г. путем полевых наблюдений, натурных экспериментов и лабораторных исследований на стационарном наблюдательном пункте, организованном на берегу Егорлыцкого залива, и во время рейсов на устричные банки Черного моря. Были обследованы все ранее отмеченные районы обитания устриц: Егорлыцкий, Каркинитский, Джарылгачский заливы, побережье западного и южного берегов Крыма, Гудаутская банка, Керченский пролив (рис. I, 2), что дало полное представление о современном распределении и запасах устриц в Черном море.

Изучение биологии размножения, оседания, роста и условий обитания устриц проводили в основном в весенне-летне-осенний сезон (с начала апреля по конец октября) в опытных устричных хозяйствах, на естественных устричниках Егорлыцкого залива, а также в искусственном бассейне. Ежегодно весной на одних и тех же мелководных банках Егорлыцкого залива создавали по два-пять опытных устричных хозяйств садкового типа на 5-13 тыс. устриц. Опытные хозяйства располагались: вдоль Покровской косы - № 1 и 2; вдоль Кинбурнской косы - на Юрковской банке - № 3 и 5; у о. Долгого - на наибольшей устричной банке - № 4.

В 1968-1969 гг. параллельно с научно-исследовательскими работами проводили производственное выращивание 23 тыс. устриц в садках экспериментального бассейна для проверки на практике основных рекомендаций по их выращиванию.

Садки и коллекторные установки изготавливались по нашим чертежам в экспериментальной мастерской АзЧерНИРО.

Изучение различных вопросов биологии устриц потребовало применения разнообразных методик.

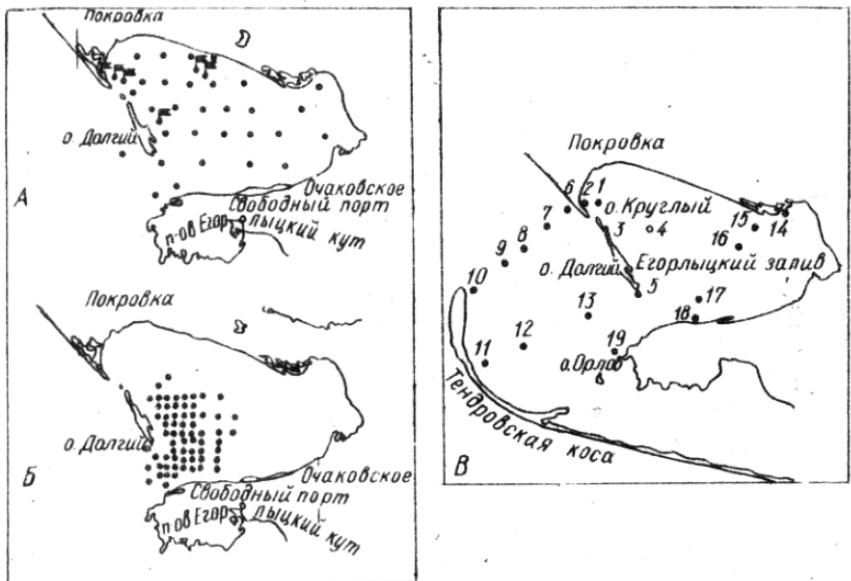


Рис. I. Схемы гидрологических (А) и гидробиологических (А, Б, В) станций в Егорлыцком заливе. (Флажком помечены опытные хозяйства).

1. Биологию размножения устриц исследовали путем анализа состояния половых желез, а также наблюдений за динамикой численности пелагических личинок I (велигер) и II (великонк) стадий в течение всего периода размножения. Для этой цели собрано и обработано 1524 проб личинок устриц и 13574 устрицы подвергнуто полному биологическому анализу. Пробы личинок устриц собирали в районах устричных хозяйств через каждые три–пять дней, на суточных станциях – через 2–4 ч и по всей акватории Егорлыцкого и Тендрровского заливов – один–три раза за вегетационный период (см. рис. I). Для сбора проб использовали малую сеть Джеди и двух–трехярусные планктонно–нейстонные сети (ПНС–2 и ПНС–3) [13], синхронно облавливающие микрогоризонты 0–5, 5–25, и 25–45 см. Пробы обрабатывали счетным методом под бинокулярным микроскопом. Индивидуальная плодовитость изучалась в течение мая–августа путем просчета количества трохофор в одной объемной навеске. Размер трохофор определялся с использованием окуляр–микрометра.

Современно со взятием проб личинок проводили гидрологические и гидрохимические наблюдения.

2. Оседание личинок изучали в период с июня по сентябрь путем размещения в районах опытных устричных хозяйств различных типов коллекторов (субстратов для оседания). Для наблюдения за сроками и интенсив-

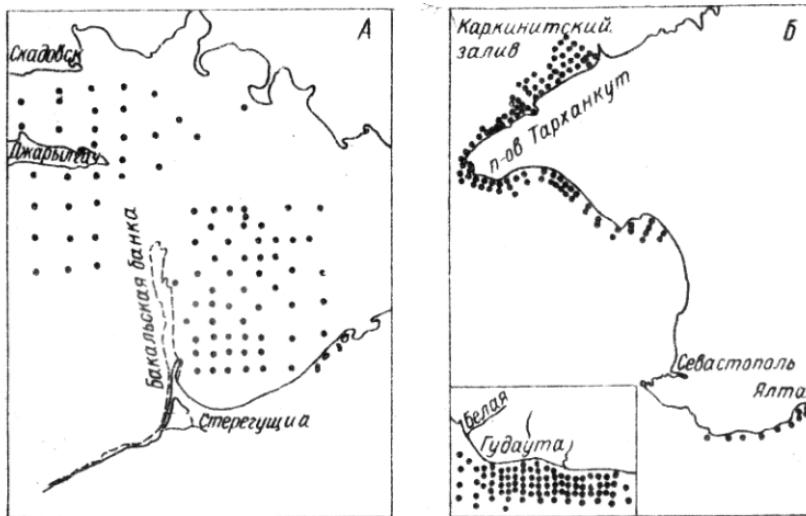


Рис.2. Схемы станций в Каркинитском, Джарылгачском (А) заливах, у берегов Крыма и Кавказа (Б).

нностью оседания молоди ежедекадно выставляли и снимали по одному комплексу коллекторов (два коллектора из створок устриц и два – из створок мидий). Каждый коллектор состоял из 20 створок, нанизанных на медную проволоку и отделенных друг от друга пенопластовыми вставками (рис.3). Створки располагали на одном коллекторе внутренней стороной вверх, на другом – вниз.

Для изучения интенсивности оседания в зависимости от продолжительности пребывания коллекторов в море выставляли в июне одновременно по 14–28 устричных и такое же количество мидиевых коллекторов, из которых каждые десять дней снимали по два–четыре коллектора.

Для выявления наиболее эффективного коллектора, помимо раковин устриц и мидий, использовали связки камыша; метлы из ветвей различных деревьев; чистую кровельную черепицу и покрытую составом из двух частей цемента; одной части гашеной извести и одной части песка; картон, пропитанный парафином и посыпанный песком, а также облицованный смесью извести, песка и цемента; стеклянные пластинки, обработанные kleem и посыпанные песком; щитый шифер, размещенный в садки; капроновую дель, цементные и пенопластовые пластинки.

Коллекторы размещали двумя способами: крепили либо к плотам и буйковым установкам (см.рис.3), находившимся в постоянном движении, либо к установкам, неподвижно закрепленным на дне банки.

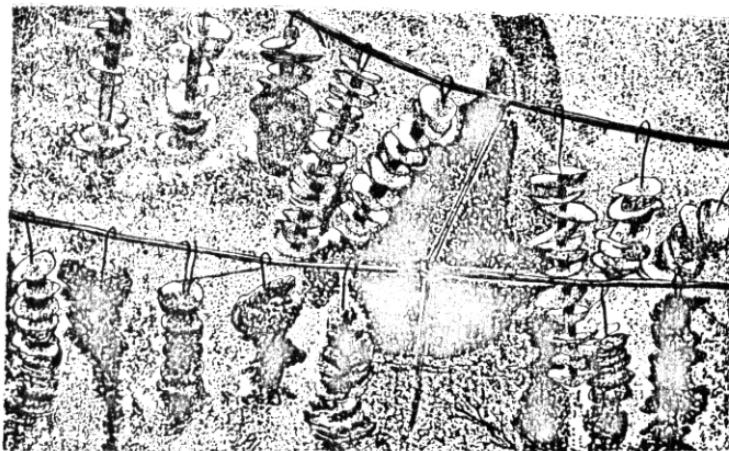


Рис.3. Коллекторы из отворок устриц и мидий на буйковой установке.

За период исследований было обработано 3085 коллекторов из отворок устриц, мидий, черепицы и других материалов.

3. Сезонный и годовой рост устриц изучали путем ежемесячного измерения и взвешивания моллюсков на протяжении всего жизненного цикла – от момента оседания до полного прекращения роста в высоту. Параллельно вели наблюдения за ростом и смертностью устриц семи размерных групп в садках (рис.4), размещенных в опытных устричных хозяйствах, искусственноном бассейне, а также разложенных на дне банок. Возрастная динамика роста изучалась на устрицах четырех поколений, осевших в 1964, 1965, 1966 и 1967 гг.

Для определения оптимальной плотности посадки устриц различных размерных групп на 1 м² поверхности садка опробовали плотности от 75 до 1500 экз.

В качестве основного показателя линейного размера устриц была выбрана высота (Н) – расстояние от замка (макушки) до брюшного края. Для каждого садка рассчитывали средние значения длины и общей массы, их ошибки и среднеквадратичное отклонение.

Помимо высоты измеряли длину (L), толщину (J), выпуклость левой отворки (d'), общую массу, массу отворок и массу мягких частей тела. Полученный материал подвергали также статистической обработке. Для изучения динамики роста было измерено и взвешено 286110 устриц.

4. Материал для изучения состояния кормовой базы и питания устриц собирали в 1969–1970 гг. с мая по октябрь в начале и в конце каждого месяца. Фитопланктон собирали батометрами Рутнера и Нансена в поверхностном и придонном горизонтах. Исследование содержимого желудочно-ки-

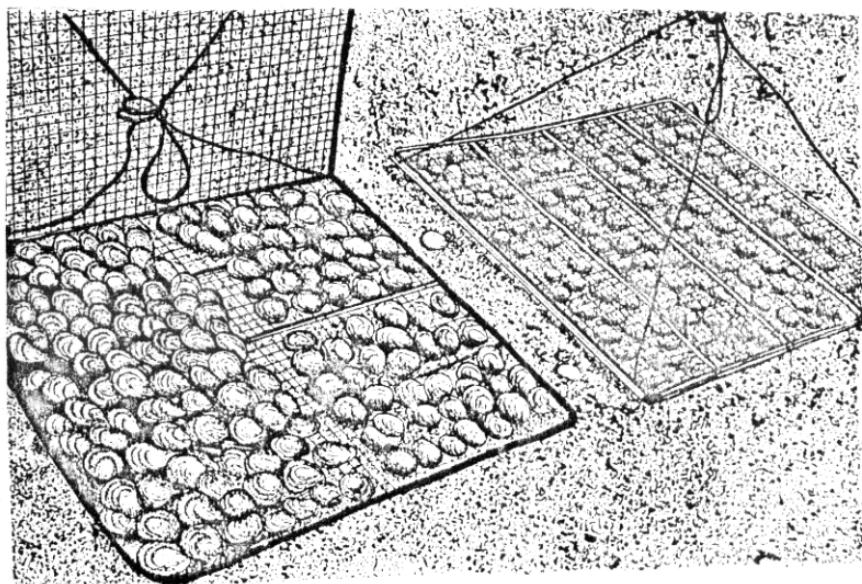


Рис.4. Садки с устрицами.

шечного тракта проводили как у фиксированных, так и у нефиксированных устриц размером 20-60 мм, взятых из садков и на природных банках.

В период наблюдений было отобрано 188 проб фитопланктона и проанализировано 47 желудков устриц.

5. Сбор материала для изучения запаса и распределения устриц по акватории Черного моря проводили на постоянной сетке станций дночертапателем "Океан" ($0,25 \text{ м}^2$) и промысловой мидийной драгой. На каждой станции брали по две-четыре дночертательных пробы, в которых наряду с учетом устриц вели учет сопутствующей фауны и врагов устриц - раканн и клионны.

Всего было собрано и обработано 3000 бентосных проб и обследовано 20350 устриц с целью выяснения пораженности их ствекрок клионой. Пробы бентоса, собранные в период стационарных работ в заливе и во время экспедиционных рейсов, обрабатывали по общепринятой методике [5].

6. Статистические данные, полученные при обработке экспериментальных материалов и полевых сборов, использовали для построения парных корреляционных зависимостей между различными показателями, характеризующими линейно-весовой рост устриц. Для построения парных зависимостей в качестве аппроксимирующих были взяты уравнения

$$y = ax^b; \quad (I)$$

$$y = \alpha + bx; \quad (2)$$

$$y = \alpha + bx + cx^2. \quad (3)$$

При установлении связи между весовыми и линейными показателями, а также для выяснения количественных изменений линейных параметров относительно друг друга в процессе онтогенеза использовали уравнение степенной параболы (1). Для получения реконструированного веса тела устриц по их высоте применяли уравнение вида (2) и (3). Уравнение параболы второго порядка (3) использовали для аппроксимирования формы связи между линейным приростом и плотностью посадки.

Для описания роста устриц и количественной оценки его скорости в течение всей жизни применяли уравнение Берталанфи [45, 46]:

для линейных размеров —

$$H_t = H_{\infty} (1 - e^{-kt}); \quad (4)$$

для весовых показателей —

$$W_t = W_{\infty} (1 - e^{-kt})^3. \quad (5)$$

Максимальную продолжительность жизни устриц рассчитывали по уравнению

$$T = -\frac{1}{k} \ln (1 - H/H_{\infty}). \quad (6)$$

Все параметры уравнений — $\alpha, b, c, H_{\infty}, W_{\infty}, k$ — находили по методу наименьших квадратов, степень наилучшей аппроксимации определяли посредством вычисления индекса аппроксимации, характеризующего достоверность кривых. Все расчеты проводили на ЭВМ "Промиль" и "Минск-22".

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ УСТРИЦ

Егорлицкий залив расположен в северо-западной части Черного моря, глубоко вдается в материк и полностью защищен от воздействия волн открытой части моря, мелководен (максимальная глубина 5,5 м), имеет в большей части твердые грунты из илисто-песчаного и настоящего ракушечника. Значительная часть естественных запасов устриц расположена на малой глубине (3,2-5 м).

При написании этого раздела помимо наших материалов использованы многолетние данные метеостанций Тендровского маяка и г. Очакова.

В планктонный период жизни личинок устриц существенную роль играет характер ветровой деятельности над заливом как основной фактор, формирующий течения в заливе, которые обусловливают распределение личинок по акватории и определяют величину их выноса за пределы залива.

Летний период в заливе характеризуется преобладанием слабых и умеренных ветров (1-6 м/сек) западных румбов и незначительным количеством ветров восточной половины. Минимальная среднемесячная скорость ветра и наиболее частая повторяемость штилевых погод отмечена в июле. Количество дней со штормовым волнением в среднем невелико — не более трех в ме-

сяц. Господствуют течения двух направлений: южного, идущего из Егорлыцкого в Тендровский залив, и северного - из Тендровского в Егорлыцкий. Скорость течений в это время колеблется от 2 до 17 см/сек, редко до 21 см/сек. Максимальные течения (12-17 см/сек) отмечаются в районе пролива, наиболее слабые (2,5-4,8 см/сек редко 7,2) - на западе залива, на мелководных устричных банках, и почти отсутствуют в восточной части залива.

В отличие от глубоководных районов моря, термический режим вод Егорлыцкого залива в связи с его мелководностью подвержен значительным колебаниям, а процессы охлаждения и прогрева здесь протекают быстрее. Летом вся водная толща характеризуется гомотермией, осенью в придонном слое температура воды несколько ниже (на 0,5-1,0°C), чем у поверхности.

В результате сгонов водных масс в летнее и осеннеое время года часто происходят резкие непериодические понижения температуры воды, особенно в поверхностных слоях прибрежной зоны. Самая высокая температура воды во все годы наблюдений (кроме 1969 г.) отмечалась в июле, когда она в среднем по декадам колебалась от 22,1 до 24,1°C (максимум составил 27,4°C). Температура воды на мелководных участках залива летом часто поднимается до 32°C. Зимы, как правило, бывают без устойчивого снежного покрова, но залив ежегодно покрывается льдом толщиной 20-30 см.

Егорлыцкий залив находится в условиях постоянного опреснения, вызываемого стоком речных вод Днепро-Бугского лимана. Поэтому соленость вод залива ниже, чем в открытой части моря. Однако в отдельные годы, в частности в 1968 и 1969, наблюдалась довольно высокая соленость воды, среднемесячные значения ее величин колебались соответственно от 15,7 до 17,31‰ и от 16,35 до 18,05‰. Минимальные значения солености бывают весной и летом (13,03-14,42‰).

Наиболее высокое абсолютное содержание кислорода в воде отмечается весной - от 5,4 до 7,9 мл/л (95-137% относительного насыщения) и осенью - от 6,9 до 9,47 мл/л (97-135%). Летом содержание его в воде равнялось 5,4-6,0 мл/л (97-103% насыщения), но в жаркие, безветренные дни иногда понижалось до 52-63% насыщения. В этот период в результате безветренной погоды, высокой температуры воздуха и воды отмечались заморы, сопровождавшиеся массовой гибелью бычков и других представителей ихтиофауны.

В зависимости от интенсивности воздействия речного стока концентрация фосфатов в воде залива в летний период колебалась от I до 27 мг/м³, силикатов - от 310 до 1924 мг/м³.

Определения содержания в воде меди и кальция не проводили. Концентрация ионов Ca в воде северо-западной части Черного моря колеблется в пределах от 0,03 до 0,26‰, меди - от 11,2 до 14,6 мкг/л.

СОСТОЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ И ПИТАНИЕ УСТРИЦ В ЕГОРЛЫЦКОМ ЗАЛИВЕ

По способу питания устрицы относятся к фильтрующим микрофагам, получающим пищу и необходимый для обменных процессов кислород при фильтрации тонкого придонного слоя воды. В связи с тем, что взрослые устрицы и их молодь питаются в основном детритом и организмами фитопланктона, возникла необходимость изучения состава растительного планктона в заливе.

Наблюдениями установлено, что в летние периоды 1969–1970 гг. фитопланктон Егорлыцкого залива, как и всего Черного моря, в основном был представлен двумя группами водорослей – диатомовыми и динофлагеллятами. Состав диатомовых был разнообразен и включал более 30 видов. Значительно беднее (10–13 видов) были представлены динофлагелляты. В годы исследований в заливе наблюдалось по два максимума в развитии растительного планктона: в 1969 г. первый был отмечен в июне ($1001,9 \text{ mg/m}^3$) и второй – в августе ($1038,4 \text{ mg/m}^3$). Подобный характер динамики фитопланктона в северо-западной части Черного моря типичен для лет с суровыми зимами (например, 1969 г.). В 1970 г. бурное развитие водорослей зафиксировано в начале июля ($3271,2 \text{ kg/m}^3$) и в конце августа ($2677,0 \text{ mg/m}^3$).

На протяжении всего летнего периода в планктоне преобладали диатомовые водоросли, наибольшее развитие которых в 1969 г. отмечалось в июне ($654,5 \text{ mg/m}^3$) и в августе ($641,2 \text{ mg/m}^3$), а в 1970 г. – в июле ($2646,2 \text{ mg/m}^3$) и начале октября ($1126,0 \text{ mg/m}^3$).

Развитие динофлагеллят в 1970 г. происходило также значительно интенсивнее, чем в 1969 г. Максимальная вегетация их в 1969 г. отмечалась в июне ($347,2 \text{ mg/m}^3$) и в августе ($392,7 \text{ mg/m}^3$). В 1970 г. заметное увеличение динофлагеллят произошло в конце июня. Пик их развития также наблюдался в августе – $1766,7 \text{ mg/m}^3$, когда они даже стали преобладать над диатомовыми.

Из прочих групп фитопланктона в очень незначительном количестве отмечались только синезеленые водоросли.

В течение летнего периода менялось не только количественное соотношение отдельных групп фитопланктона, но и их видовой состав.

В мае–августе 1969 г. и в июле–сентябре 1970 г. в планктоне преобладала *Rhizosolenia calcar avis*, не являющаяся кормом устриц, так как в силу своих морфологических особенностей и крупных размеров она не может быть использована тонким фильтрационным аппаратом этих моллюсков. Это же можно отметить в отношении всех видов рода *Chaetoceros*. В период наблюдений в значительном количестве развивалась *Rhizosolenia fragilissima* с максимумом в 1969 г. в июне, а в 1970 г. – в июле.

Интенсивность развития остальных видов диатомовых также менялась в течение летнего периода. В мае 1969 г. в значительном количестве развивались *Cerataulina Bergonii*; *Chaetoceros curvisetus* и *Ch. affinis*, в июне – *Tbalassionema nitzschiooides*, *Coccconeis scutellum* и *Amphora paludosa*, в июле–августе достиг максимального развития *Coscinodiscus*.

radiatus. В мае-июне 1970 г. среди диатомовых водорослей доминировали *Cyclotella caspia*, *Cocconeis scutellum*, *Coscinodiscus radiatum*, в июле весьма интенсивно развивались *Navicula cancellata*, *Pleurosigma elongatum*, *Amphora hyalina*, в августе-сентябре - *Synedra crystallina*, *Amphora granulata*, *Amphora hyalina*, *Nitzschia longissima*.

Качественный состав динофлагеллят не подвергался значительным изменениям. В 1969-1970 гг. в наибольшем количестве развивались *Exuviaella*, *Peredinium*, *Procentrum*, *Glenodinium*, из них наиболее интенсивно вегетировала *Exuviaeella cordata*, ставшая в августе одной из ведущих форм фитопланктона.

Средняя биомасса фитопланктона в Егорлыцком заливе в 1969 г. составляла 658 мг/м³, а в 1970 г. - 1792 мг/м³, что выше среднегодовых величин (1969 г. - 534 мг/м³, в 1970 г. - 589 мг/м³) и среднемноголетнего показателя (649 мг/м³) для северо-западного района Черного моря.

Различие продуктивности фитопланктона объясняется рядом факторов, присущих мелководным и опресненным заливам, главными из которых являются более высокая обеспеченность трофического слоя биогенными элементами, поступающими с водами материкового стока, и высокая температура воды залива в летний период. На исключительно интенсивное развитие фитопланктона в опресненных районах северо-западной части моря указывали многие исследователи [30 и др.].

В летние месяцы 1969, 1970 гг., характеризующиеся недостаточно благоприятными условиями для развития фитопланктона в северо-западной части моря, в Егорлыцком заливе наблюдалась довольно интенсивная вегетация водорослей, в том числе и кормовых. Следовательно, в этом заливе первичная продукция в вегетационный период находится на достаточно высоком уровне и обеспечивает нормальное развитие и рост устриц.

При изучении питания мы ограничились лишь выяснением качественного состава пищевого комка устриц в период их наиболее интенсивного развития и роста.

Пищеварение у устриц происходит главным образом в желудке и печени, и процесс этот в основном является внутриклеточным [60 и др.]. Наличие кристаллического стебелька и отсутствие в пищеварительной системе протеолитических ферментов указывает на то, что устрицы являются в основном растительноядными животными.

Большинство исследователей, изучающих питание устриц, утверждают, что их основной пищей являются диатомовые водоросли и в меньшей степени динофлагелляты. Роль последних в питании устриц несколько занижена. Мы считаем, что отсутствие их в составе пищевого комка является только следствием быстрого и легкого переваривания водорослей этой группы.

Многие исследователи указывали, что роль детрита и диатомей в питании устриц меняется в течение года и в зависимости от места их обитания. Р.Б.Саваже [68] отмечал, что у *O.edulis*, обитающей у берегов Голландии, главную роль в питании играют диатомовые водоросли, а обитающей

у берегов Англии – детрит, который составляет 98,8% объема пищевого комка. Нельсон [60] обнаружил, что летом основной пищей американских устриц являются диатомовые водоросли, а в конце лета и осенью – детрит.

Почти все исследователи в качестве доминирующих в питании указывали те водоросли, которые были наиболее массовыми в местах обитания устриц. Как важнейшие в питании устриц из диатомовых отмечались *Coscinodiscus*, *Melosira*, *Thalassiosira*, *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Cyclotella*, из динофлагеллят – *Exuviaella*, *Prorocentrum* [38].

Лабораторными исследованиями установлено, что пищевая ценность различных организмов неодинакова и зависит от их размеров и структуры клеточных стенок. Наиболее ценной пищей для личинок и взрослых особей являются водоросли размером 1,0–10,0 мк, такие как *Isochrysis*, *Monochrysis*, *Diorateria*, *Chlorella*, *Chlamydomonas* [58] и др. Большую пищевую ценность из диатомовых водорослей предоставляет *Navicularia ostrearia*, способствующая накоплению в соединительной ткани гликогена, а в жабрах и лабильных щупиках сине-зеленого пигмента, придающего устрицам зеленый цвет и особо приятный вкус [61]. Подкормка производителей перед нерестом диатомовыми водорослями способствует получению большого количества жизнестойких личинок.

Просмотр содержимого кишечных трактов устриц из Егорлыцкого залива показал, что основными компонентами пищи являются фитопланктон и детрит, образующийся в результате разложения зостеры, хары и филлофоры, которыми очень богаты воды Егорлыцкого залива. Организмы животного происхождения в пищевом комке не обнаружены.

Содержание детрита в пищевом комке устриц в среднем составляло 93,6%. Наименьшее количество его в пищевой массе отмечалось в период с мая по июль (72,4%), но начиная с августа значение детрита в питании устриц возрастало и достигало максимума в октябре (97,3%). Увеличение количества детрита в кишечном тракте устриц связано с отмиранием макроводорослей. На большое содержание детрита в пище черноморских устриц (96,6%) указывала К.Н.Самсония [38].

Данные наших исследований показывают, что существенную роль в питании черноморских устриц играют фитопланктоные организмы, относящиеся к 14 родам (16–17 видов), из которых только два рода представляют группу динофлагеллят, остальные – диатомовые.

Частота встречаемости пищевых компонентов у устриц была неодинакова. Только представители рода *Exuviaella*, *Prorocentrum*, *Navicula* и *Nitzschia* были отмечены во всех просмотренных желудках (100% встречаемость) и составляли 75,2–92,2% общей численности фитопланктона. Частота встречаемости в пищевой массе таких форм фитопланктона, как *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Synedra*, *Grammatophora*, *Cocconeis*, *Melosira*, *Skeletonema*, *Cyclotella*, *Pleurosigma*, колебалась от 61,7 до 90,7%.

Состав водорослей в желудочно-кишечном тракте в течение летне-

осеннего периода претерпевал изменения. Доминирующей формой во все месяцы, кроме июня и октября, была *Buxviaella cordata*, преобладавшая в это время и в планктоне.

В июне наибольшее значение в питании устриц приобретают *Rhogo-centrum micans* и *Thalassiosira longissima*. В июле-августе, помимо форм, характерных для всего периода наблюдений, в пищевой массе в большом количестве отмечаются представители родов *Coscinodiscus*, *Grammatophora*, *Cyclotella* и *Pleurosigma*. В октябре в пище устриц возрастает роль *Coscinodiscus* и *Grammatophora*. В пищевой массе просмотренных желудков совершенно не отмечались *Rhizosolenia* и *Chaetoceros*, присутствующие в составе морского фитопланктона в огромном количестве. Это совпадает с данными зарубежных исследователей о способности фильтрационного аппарата и околовотовых щупалец устриц отфильтровывать частицы соответствующих размеров и форм.

Минимальное количество клеток водорослей и детрита обнаружено в желудочно-кишечном тракте в июле, хотя в заливе отмечалось максимальное развитие растительного планктона. Начиная с августа, интенсивность питания устриц увеличивалась и достигала максимума в сентябре. Из этого следует, что в период интенсивного размножения устриц процесс питания ослабевает.

Таким образом, установлено, что главной составной частью рациона устриц является детрит. Из организмов фитопланктона существенное значение в питании устриц имеют всего шесть-восемь видов диатомовых и два вида динофлагеллят. Наличие в воде Егорлыцкого залива большого количества пищи в виде детрита и растительного планктона создает исключительно благоприятные условия для питания устриц.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ УСТРИЦ

Изучение динамики численности и распределения личинок, продолжительности пелагического периода личиночных стадий, плодовитости и других вопросов, связанных с размножением устриц, необходимо для определения количества молодых устриц, которое можно собрать на природных устричных банках.

Сведения о биологии размножения черноморских устриц в литературе малочисленны и порой разноречивы. По мнению некоторых авторов, размножение черноморских устриц происходит с конца мая - начала июня до конца августа с максимумом в июне (16,21), по мнению других, - до конца сентября или даже до конца октября, с максимумом в июле-августе (34,35). К.А.Захваткина (15) указывала, что личинки устриц являются массовыми формами планктона в июне, июле и редко встречаются в августе. Различные сроки продолжительности и интенсивности нереста, указанные этими авторами для района Севастополя, в некоторой степени объясняются раз-

личными условиями в периоды их размножения. В.Н.Никитин [34] заметил, что нерест устриц в Севастопольской бухте начинается при температуре воды 16–18°C, и начало этого процесса на различных устричных банках зависит от прогрева водной толщи. По В.Карпову [21] и В.Н.Никитину [35] половозрелость самок наступает на третье лето при размерах 50–60 мм. Данные о плодовитости устриц, созревании яиц в мантийной полости, сроках планктонного периода жизни личинок приведены В.Н.Никитиным [34,35] по аналогии с европейской устрицей. Этим и исчерпываются сведения по биологии размножения черноморских устриц. У всех видов устриц рода *Ostrea* (*O.edulis* L., *O.lurida* Carg., *O.denselamellosa*., *O.lutaria* H., *O.angasi* Sow. и др.) яйца развиваются до свободноплавающей личинки в мантийной полости материнского организма. Начало нереста, т.е. момент откладки яиц в мантийную полость, скорость их развития и выход личинок из мантийной полости ("рожение" [71]), как считают многие исследователи, в значительной степени зависит от температуры воды. Четкая зависимость сроков размножения от температуры, найденная Дж.Х.Ортоном [64], позволила ему установить температурные границы нереста для многих литоральных видов, в том числе и для *O.edulis*. В дальнейшем было установлено, что у некоторых широко распространенных видов, в том числе и у *O.edulis*, температура, при которой они начинают размножаться, не является видовой константой, так как каждая популяция начинает размножаться при температуре, характерной лишь для нее [56,70]. Так, нерест *O.edulis* в Лимфорде (Норвегия) начинается при температуре 13–14°C [70], в Морбийане (Франция) – при 15–16°C [64], в Северной Адриатике (Италия) – при 13–17°C [49].

Проводя в течение 1964–1970 гг. наблюдения за сезонной динамикой численности личинок черноморских устриц в планктоне Бугорецкого залива, мы также установили связь между началом нереста и температурой воды. Наблюдения за динамикой созревания половых продуктов, проведенные в 1965, 1966 и 1969 гг., показали, что процесс формирования гонад у черноморской устрицы происходит в апреле–мае при температуре воды 9,8–17,4°C. Свободные эмбрионы белого цвета, склеенные слизистым веществом в небольшие группы, были обнаружены в мантийной полости 16–19 мая при температуре воды 16,2–18°C. Эмбрионы еще не имели ресниччатого венчика и были размером от 70 до 82 μ. По Дж.Х.Ортону [65], они соответствовали стадии окончательного бластопора в возрасте одного–двух дней. 23–25 мая при температуре воды 16,8–19°C в мантийной полости устриц обнаружены трохофоры размерами $124 \pm 1,1 \times 109,2 \pm 0,7 \mu$, серого цвета, с ресниччатым велюром на вентральной стороне, функционирующим как орган передвижения. Эмбрионы и трохофоры в этот период находились только у устриц размером 63–68 мм. Велигеры в эти годы впервые начали встречаться в планктоне залива 25–27 мая при температуре 7,4–18,4°C (табл. I). Средний размер велигеров был равен $141,4 \pm 1,2 \times 124,1 \pm 0,8 \mu$. Таким образом, вымет яиц

в мантийную полость (нерест) у черноморских устриц начинается в середине мая при температуре воды $16,2-18^{\circ}\text{C}$. Продолжительность инкубационного периода при температуре $16,2-19^{\circ}\text{C}$ составляет 8-10 дней.

Для сравнения можно указать, что у европейской устрицы инкубационный период при температуре воды 23°C длится шесть-восемь дней, а при понижении температуры до $13-14^{\circ}\text{C}$ увеличивается до 18 дней [55].

В некоторые годы, характеризующиеся благоприятными температурными условиями в период, предшествующий нересту (1967, 1968 гг.), первое появление личинок в планктоне наблюдалось несколько раньше - 16-20 мая и при более высоких температурах - $18,1-19^{\circ}\text{C}$ (табл.1).

В годы, когда температура воды в период, предшествующий нересту, была ниже нормы (1964, 1969 гг.), выход личинок в планктон происходил несколько позже - 26-29 мая при температуре $17,8-18,4^{\circ}\text{C}$. Следовательно, созревание гонад требует определенного количества тепла и является функцией времени и температуры. Выход личинок в планктон происходит только при температуре $17,4-19^{\circ}\text{C}$.

Наиболее интенсивный нерест отмечался нами в июне-июле, когда в 1 m^3 насчитывалось в среднем от 2369 (1970 г.) до 47792 личинок (1964 г.). На эти же месяцы приходилось наибольшее количество устриц (12,5-24,5%) с личинками в мантийной полости (табл.2). Анализ динамики численности планктона личинок за два месяца показал, что массовый нерест устриц происходит за 10-20 дней, причем в отдельные годы наблюдалось два-три пика размножения, продолжительностью каждый пять-восемь дней. Так, в 1964 г. максимум численности личинок отмечался с 5 по 15 июля, когда в 1 m^3 содержалось 106830 экз. личинок. В 1965 г. было три пика: с 2 по 5 июня, когда в 1 m^3 содержалось 234666 экз. личинок; с 2 по 6 июля (42845 экз./ m^3) и с 22 по 24 июля (33600 экз./ m^3) (рис.5). Основная часть личинок в период интенсивного нереста состояла преимущественно из велигеров на ранних стадиях развития.

Полученные данные дают основание утверждать, что созревание, внутримантийное развитие личинок и вымет их у большей части популяции устриц происходит в предельно скатые сроки. Нам не удалось выявить какой-либо ритмики в наступлении периодов максимальной численности личинок. Обычно в период массового нереста всегда стояла солнечная маловетреная погода ($2-5 \text{ m/sec}$), с температурой воды $18,2-24,4^{\circ}\text{C}$. Иногда максимум численности личинок отмечался через два-три дня после шторма.

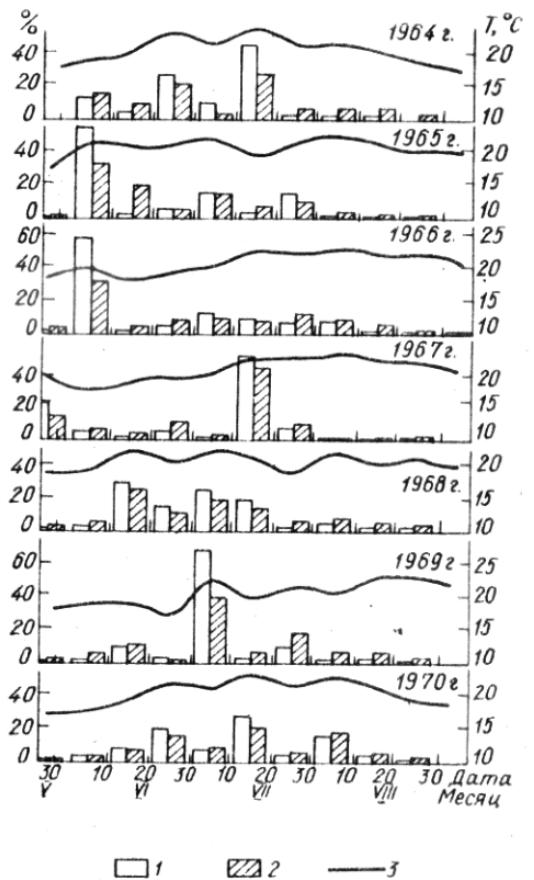
Количество размножающихся особей и численность личинок в планктоне сокращались к середине августа (рис.5, табл.1,2), несмотря на то, что температура воды оставалась относительно высокой. Размножение устриц к концу августа полностью заканчивалось, и только в 1965 и 1966 гг. единично личинки устриц отмечались в планктоне до 20 сентября. После окончания периода размножения, как показали результаты биологических анализов, устрицы вступают в период полового покоя и накопления энергетических запасов, необходимых для зимовки.

Бюро им. академика А.Н. Северного

БИОЛОГИЧЕСКАЯ

Т а б л и ц а I
Количество личинок устриц в 1 м³ воды в районе опытного устричного хозяйства
(1964-1970 гг.)

Показатели	Годы						1970
	1964	1965	1966	1967	1968	1969	
Дата появления личинок в планктоне (мая), температура воды в день "рожения", °С	29	25	27	20	16	26	23
Среднамесячное количество личинок в 1 м ³ воды	17,8	17,4	17,7	18,1	19	18,4	16,4
во всей толще (0-5 м)							
май	633	843	9059	117	1625	2283	200
июнь	37692	641	2049		2239	11902	1442
июль	18511	5179	7725		308	1103	2369
август	597	1199	38				250
в поверхностном слое (0-25 см)							
май	294	6178	4615	164	15		38
июнь	3105	1290	1202	572	315		338
июль	17375	309	1921	2931	1036		1088
август	231	8	8	265	638		84
Дата окончания периода размножения	29.VII	8.IX	20.IX	30.IX	22.IX	22.IX	28.IX
Температура воды в конце периода размножения, °С	18,5	21,1	17,1	22,3	21,2	23,6	18,0



□ 1 ■ 2 — 3

Рис.5. Интенсивность размножения устриц в Борынцком заливе:

1 - процент личинок; 2 - процент устриц с личинками в мантийной полости; 3 - температура воды.

Таким образом, черноморские устрицы, как все без исключения виды животных с планктонотрофной личинкой, питающейся преимущественно мелкими формами фитопланктона, размножаются в наиболее благоприятный период года, характеризующийся минимальными колебаниями абиотических условий высокой обеспеченностью пищей.

Во время наблюдений планктонные личинки были представлены в основном велигерами (до 96,2% в июне, и 58,6% - в августе). Относительно

Таблица 2

Количество устриц (в %) с личинками в мантийной полости в период размножения (1964–1970 гг.)

Месяц	Год						
	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
Май	—	<u>133</u>	<u>310</u>	<u>450</u>	<u>450</u>	<u>300</u>	<u>300</u>
		1,1	4,2	4,4	2,5	2,7	1,0
Июнь	<u>203</u>	<u>290</u>	<u>308</u>	<u>560</u>	<u>480</u>	<u>250</u>	<u>250</u>
	19,2	24,5	8,5	7,5	4,4	4,8	6,8
Июль	<u>256</u>	<u>305</u>	<u>406</u>	<u>350</u>	<u>290</u>	<u>304</u>	<u>150</u>
	12,5	7,2	5,2	12,5	6,2	7,6	10,0
Август	<u>374</u>	<u>188</u>	<u>647</u>	<u>350</u>	<u>220</u>	<u>230</u>	<u>145</u>
	8,1	6,4	2,3	2,3	1,8	2,2	6,2
Сентябрь	<u>10</u>	<u>100</u>	<u>200</u>	<u>100</u>	<u>200</u>	<u>200</u>	<u>224</u>
	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь	<u>20</u>	<u>100</u>	<u>361</u>	<u>100</u>	<u>200</u>	<u>200</u>	<u>200</u>
	—	—	—	—	—	—	—
Итого	<u>863</u>	<u>1113</u>	<u>2232</u>	<u>1560</u>	<u>1840</u>	<u>1484</u>	<u>1269</u>
	39,8	39,1	20,2	26,7	14,9	17,3	24,0

Примечание. В числителе дроби – количество проанализированных устриц, в знаменателе – процент устриц с личинками.

меньшая численность планктонных личинок на более поздней стадии развития (великонхи), а также осевшей молоди, указывает на чрезвычайно низкий процент выживаемости личинок в период пелагической жизни. Медкоф [59] указывал, что из огромного количества яиц (50–100 млн. от одной самки) американской устрицы (*Crassostrea virginica* Gmel.) лишь 1% выживает до оседания. Только благодаря огромной индивидуальной плодовитости численность этого моллюска относительно стабильна.

В Бегорлыцком заливе численность личинок в планктоне значительно колеблется в отдельные годы в зависимости от конкретно сложившихся экологических, главным образом термических условий в зимне-весенний и не-рестовый периоды. В годы, характеризующиеся теплой зимой, теплой и ранней весной и летом, какими были 1965 и 1966 гг., массовый нерест устриц отмечается в первой половине июня. После холодных зимне-весенних периодов (1964 и 1969 гг.), а также умеренных (1968 и 1970 гг.) пик размножения отмечался в июле (см.рис.5). Исключительно интенсивное размножение устриц наблюдалось в 1964 г., когда нерестовый период характеризовался высокими и равномерными температурами воды (23–25°C). В этом же году был отмечен наибольший процент (39,8) устриц с личинками в мантийной

полости (табл.2). Очень слабое размножение отмечалось в 1968 и 1970 гг. при общих низких летних температурах и частых резких их изменениях от 13,7 до 29,2°C, причем в 1968 г. количество нерестующих самок было минимальным (14,9%).

Таким образом, у черноморских устриц температурные границы, в пределах которых происходит успешное размножение, находятся между 17,4 и 26,0°C, а наиболее интенсивный нерест происходит при 21–26°C. Эти температуры несколько выше, чем у европейской устрицы из бореальных вод.

Для установления сроков начала и массового оседания личинок на субстрат, ежегодно проводились наблюдения за динамикой численности в планктоне великонх. В годы исследований появление великонх впервые отмечалось с 29 мая по 10 июня при температуре воды 18,2–19,0°C. Максимум их количества (до 5800 экз./м³) всегда наблюдался в июле при температуре 21,6–26,0°C. Великонхи продолжали встречаться в планктоне до конца августа, иногда до начала сентября (1966 г.). Численность великонх в планктоне, полученная нами, возможно, несколько занижена, так как сбор проб проводился сеткой Джеди, которая не захватывает самую придонную толщу, где в большом количестве могут находиться великонхи на поздних стадиях развития. Размеры великонх колебались от 225 × 212 до 332 × 307 мк. Они оседали, достигнув высоты 270–340 мк.

Сопоставление данных о сроках появления велигеров и великонх в планктоне с началом оседания личинок на коллекторы, позволило установить продолжительность планктонного периода развития личиночных стадий черноморских устриц в естественных условиях. Наблюдения показали, что продолжительность пелагического периода развития личинки колеблется как в течение сезона размножения, так и в различные годы, в зависимости от конкретно сложившихся экологических условий и в большой степени зависит от температурного и трофического факторов. С увеличением температуры воды продолжительность пелагического периода жизни личинок сокращается. Так, в 1964 г. продолжительность пелагического периода развития личинок (велигеров и великонх) при температуре воды 20,6–26,0°C составила 12–15 дней. Несколько больше времени (16–21 день) потребовалось личинкам для развития при температуре 18,2–23,6°C в 1965–1966 гг., в 1968 и 1970 гг. с понижением температуры до 16,4–21,4°C время нахождения личинок в планктоне увеличилось до 24–28 дней. Продолжительность нахождения в планктоне личинок на стадии велигер при температуре 16,4–22,0°C колеблется от 6 до 12 дней, а великонх при температуре 18,4–24,4°C – от 6 до 14 дней. В водах Италии длительность пелагических стадий у европейской устрицы при температуре 16°C составляет 17–18 дней, в водах Норвегии при температуре 16–18°C – 10–20 дней [70].

Наши данные показали, что сроки созревания половых продуктов не одинаковы у устриц, обитающих на разных глубинах. На малых глубинах созревание половых продуктов наступает раньше. На устричной банке в районе опыт-

ного устричного хозяйства, расположенного на глубине 2,5-3 м, устрицы с личинками в мантийной полости отмечались на 3-5 дней раньше, чем на устричной банке с глубиной 5 м.

Биологический анализ устриц показал, что в первую очередь (в мае) начинают нереститься особи размером 60-70 мм, затем в июле личинки отмечаются у устриц размером 55-70 мм; в июле-августе в нерест вступают особи размерных групп 47-55 мм в возрасте двухлеток. У устриц размером менее 40 мм личинок никогда не обнаруживали. Минимальные размеры устриц с личинками в мантийной полости - 40-42 мм (двеухлетки). Черноморские устрицы начинают продуцировать яйца в основном только на третье лето, как исключение - на второе лето.

Во все годы исследований процент устриц с личинками в мантийной полости находился в пределах от 14,9 (после холодных зим) до 59,8 (после теплых зим) (табл.2). Незначительный процент устриц с личинками в мантийной полости дает основание предположить, что в популяции черноморских устриц количество самок всегда меньше, чем самцов. Для точного установления соотношения полов необходимы специальные гистологические исследования половых желез. У европейских устриц самцов в популяции в три раза больше, чем самок [70].

Проведенные нами наблюдения позволили установить, что с увеличением размера особи количество личинок в мантийной полости самки увеличивается. Наименьшая плодовитость отмечается у устриц размером 40-42 мм, наибольшая - у особей размером 62-66 (табл.3). Плодовитость устриц, вероятно, не является стабильной величиной, а изменяется в зависимости от условий года. Меньшая плодовитость черноморской устрицы (300-500 тыс.экз.) по сравнению с европейской, имеющей 1-2 млн.личинок [65], объясняется, возможно различием в размерах. Наши данные о плодовитости могут быть несколько занижены, так как неоднократно приходилось наблюдать, как во время лова при резком прикосновении к устрицам они выпускали порцию личинок в окружающую среду. Наблюдения, проведенные в аквариумах, показали, что личинки из мантийной полости выходят в два-три приема с интервалом 20-24 ч. Роение происходит в любое время суток, но чаще - ночью.

Наблюдения за суточной динамикой численности личинок в заливе, проведенное в период интенсивного размножения устриц (июнь-июль) и в период спада (август) в районе устричных банок, показали, что изменение численности личинок в течение суток не характеризуется четко выраженным ритмами. В течение суток отмечено несколько максимумов численности велигеров, приходящихся на разное время - на 16-20 и 4-8 ч утра. Наличие среди них большого количества велигеров в стадии "прямого замка" свидетельствует о массовом выходе личинок из мантийной полости в это время.

Минимальное количество великонов в планктоне, отмеченное в 4-8 ч утра, дает основание предполагать, что в это время суток происходит

Таблица 3

Плодовитость устриц Егорлыцкого залива

Размер, мм			Количество личинок, экз.
Высота	Длина	Толщина	
40,0	37,0	-	73600
42,0	38,0	-	69000
52,5	40,0	-	217000
53,0	41,0	-	265600
54,1	41,5	-	508600
56,0	42,0	-	517000
62,0	50,0	13,0	432448
64,0	55,0	13,0	490568
66,0	53,0	14,0	559168
70,0	57,0	-	327200

их оседание на субстрат. Показатели температуры и солености в течение указанных периодов почти не изменялись. При наблюдениях суточной динамики численности велигеров в толще воды замечено, что личинки на этой стадии совершают небольшие вертикальные перемещения. Максимум их в слое 0-25 см приходится на период с 16 до 8 ч, с наступлением интенсивной инсолиляции (с 8 до 16 ч) в этом слое отмечается минимум велигеров, так как они опускаются в нижележащие слои (в основном до 45 см).

В результате дифференцированного облова поверхностного слоя воды по трем горизонтам (0-5, 5-25, 25-45 см) установлено, что основная часть велигеров обитает в гипонейстонном слое 0-5 см. Так, если улов всех трех сетей ПНС-3 принять за 100%, то по отдельным горизонтам улов велигеров распределяется следующим образом: в горизонте 0-5 см - от 56,9 до 60,4%, в горизонте 5-25 см - от 24,3 до 54,5%, в горизонте 25-45 см - от 8,8 до 15,3% (рис.6). При рассмотрении вертикального распределения велигеров в толще воды установлено, что основная их масса сосредоточена в слое 0-45 см (91%). Численность великонок в горизонте 0-45 см была значительно меньше, чем в более глубоких слоях воды и составляла 20,2-47,2%.

Распределение личинок по акватории Егорлыцкого залива

Наблюдения за распределением личинок по акватории Егорлыцкого залива, проведенные в июле 1969 г. при северо-восточном ветре скоростью 2-8 см/сек и течении, идущем из Егорлыцкого в Тендринский залив со скоростью 3-12 см/сек, показали, что личинки устриц в основном концентрировались в северо-западной и юго-западной частях залива и совершенно не отмечались в его восточной части (рис.7). Станции с максимальной численностью личинок находились в районах мелководных устричных банок, расположенных вдоль Кинбурнской косы и на глубоководной банке у входа

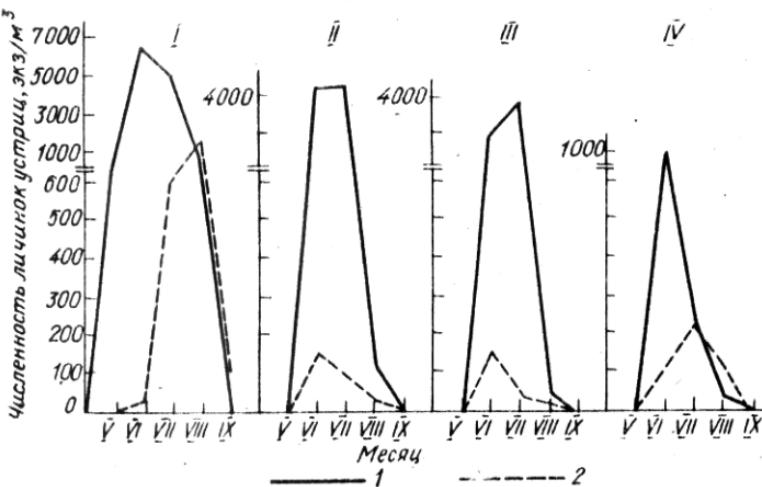


Рис.6. Численность личинок устриц ($\text{экз}/\text{м}^3$) по уловам сети Джеди и ПНС-3 в 1966 г.:

I - сеть Джеди, дно - 0 м; II - ПНС, горизонт 0-5 см; III - ПНС, горизонт 5-25 см; IV - ПНС, горизонт 25-45 см; 1 - велигер; 2 - великонж.

в залив. В этих районах вылавливалось от 1960 до 2560 экз личинок в 1 м^3 воды. Часть личинок (около 8%) выносилась водными массами в Тендрровский залив и, не найдя подходящих грунтов для оседания, погибала (см.рис.7).

С 19 по 21 августа 1969 г. проводились наблюдения за распределением личинок при южном ветре скоростью 3-10 м/сек и течениях, идущих из Тендрровского залива в Егорлыцкий со скоростью 2-12 см/сек. В этом случае личинки не выносились из Егорлыцкого залива, и основная часть их концентрировалась в западной и юго-западной мелководных частях залива, но максимум личинок (до 1300 экз/ м^3) отмечался над мелководными устричными банками, расположенными вдоль Покровской косы.

Повторные океанографические и гидробиологические наблюдения по всей акватории Егорлыцкого залива были выполнены 9-11 июля 1970 г. при ветре северного направления скоростью 5-5 м/сек и скорости течения - от 2,5 до 17 см/сек. Основная часть личинок, как и в 1969 г., концентрировалась в северо-западной части залива. Станции с максимальной численностью личинок также располагались в районах устричных банок как мелководных, так и глубоководных (у о.Долгого), где в 1 м^3 воды содержалось от 9760 до 15200 личинок. На станциях, расположенных при выходе из Егорлыцкого залива, личинки устриц встречались единично. Не смотря на то, что в это время у выхода из Егорлыцкого залива наблюдались тече-

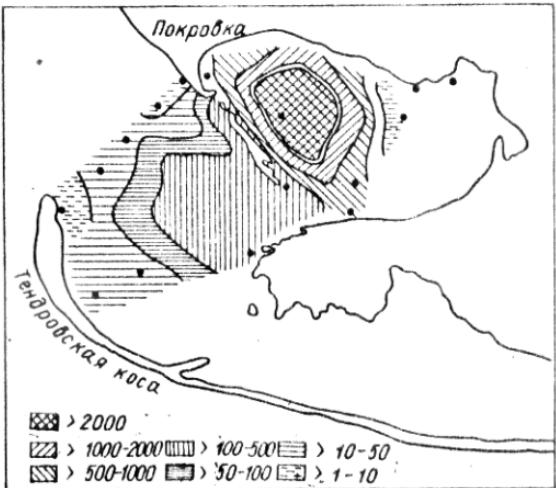


Рис.7. Распределение личинок устриц ($\text{экз}/\text{м}^3$) по акватории Егорлыцкого и Тендровского заливов в июле 1969 г.

ния со скоростью 10–17 см/сек, вынос личинок из залива был незначительным. Концентрация личинок преимущественно в районах устричных банок обусловливается наличием здесь половозрелых особей и слабыми (2,5–4,8, редко 7,2 см/сек) течениями.

Таким образом, наиболее благоприятным районом для размещения коллекционерских установок являются устричные банки, где отмечается максимальная концентрация личинок в планктоне.

Для уточнения некоторых экологических требований личинок в планктонный период жизни были проведены дополнительные наблюдения за их поведением в аквариумах. Пелагическая личинка устриц на стадии велигер имеет мощный плавательный велюм с высокоразвитым рециническим механизмом [51]. Этот орган является приспособлением для свободноплавающего образа жизни, что способствует расселению и сохранению вида. Кроме этого, велюм выполняет определенную функцию в сборе пищи. При наблюдении в аквариумах установлено, что велигеры перемещаются в различных направлениях в пределах верхнего слоя воды, что свидетельствует об их фотопозитивности. Часто они образуют большие скопления, перемещающиеся в пределах ограниченного объема воды. Этим и объясняется наибольшая концентрация их в районах мелководных банок, на которых незначительная скорость течений не препятствует самостоятельному передвижению личинок. Велюм у личинок

весьма чувствителен к раздражению и при сильном движении воды убирается в створку. Вследствие этого личинка на некоторое время теряет плавучесть и опускается на дно. Этим, возможно, и объясняется почти полное их отсутствие в толще воды и нахождение в придонном слое на станциях, где скорость течений превышала 12 см/сек. Такое поведение личинок дает основание предполагать, что они не являются полностью пассивно-планктонными формами и поэтому не могут в значительном количестве выноситься за пределы залива.

Наблюдения за поведением великонхи в аквариумах свидетельствуют о том, что особи с хорошо развитой макушкой и глазными пигментными пятнами имели тенденцию к донному распределению. Великонхи на поздней стадии развития, кроме великана, имеют хорошо развитую ногу и сравнительно тяжелые створки, что затрудняло долгое пребывание их в толще воды, вследствие чего они опускались и ползали по дну. Этим и объясняется незначительное количество их в поверхностных слоях воды.

Наши опыты, в которых велигеры устриц содержались в профильтрованной морской воде, показали, что они могут выдерживать долгие периоды голодания и даже в первые три-четыре дня — развиваться. Полная гибель личинок в разных сериях опытов отмечалась на 8-15 сутки. Это дает основание предположить, что на ранних личиночных стадиях в естественных условиях недостаток пищи не является главной причиной большой смертности. Падение температуры воды в аквариумах с 22,8 до 13,2⁰С в течение суток также не давало большого процента смертности, но повышение температуры воды до 28-29⁰С способствовало развитию огромного количества бактерий и простейших, что приводило в течение 8 ч к гибели 50% личинок.

ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК УСТРИЦ. ОПТИМАЛЬНЫЕ СРОКИ, РАЙОНЫ И СУБСТРАТЫ ДЛЯ СБОРА МОЛОДИ

В отечественной литературе отсутствуют работы, касающиеся процесса оседания личинок черноморских устриц на субстрат. Отдельные сведения [1], полученные при изучении обрастаний в море, свидетельствуют о том, что оседание устриц в районе Севастополя начинается со второй половины июня и достигает максимума в августе, после чего количество осевших личинок уменьшается.

Установление сроков начала и наиболее массового оседания личинок, интенсивности оседания в зависимости от глубины погружения коллекторов, оптимальных районов и сроков их постановки, наилучшего типа коллектора (субстрата) для оседания молоди и коллекторных установок представляет большой интерес как для более глубокого познания биологии этого моллюска, так и для решения ряда практических задач, связанных с разработкой биотехники сбора устричной молоди.

На существующих у нас до 1914 г. устричных заводах сбором и выращи-

ванием устричной молоди не занимались. Попытка собрать устричную молодь на коллекторы в 1886 г. окончилась неудачей [44]. Стабильное получение посадочного материала на природных банках остается неразрешенной проблемой даже за рубежом, несмотря на богатый опыт ведения устричных хозяйств.

В период наших наблюдений оседание личинок устриц в Егорлыцком заливе начиналось в июне (1964 г. - с 17; 1965 г. - 15; 1966 г. - 23; 1967 и 1968 гг. - 16; 1969 г. - II; 1970 г. - 22) и продолжалось до конца августа. Массовое оседание личинок всегда отмечалось в июле, после чего

Т а б л и ц а 4

Среднее количество молоди устриц,
осевшей на 1 м² поверхности устричных и мидиевых коллекторов
(1964-1970 гг.)

Год и период	Коллектор				Среднее количество за период	
	Устричные, створки расположены внутренней поверхностью		Мидиевые, створки расположены внутренней поверхностью			
	вниз	вверх	вниз	вверх		
1964. 21.II - 23.III	253	210	-	-	260	
1965. 5.III-5.IV	3698	4509	1720	4025	3490	
1966. 3.III-23.IV	653	674	237	367	482	
1967. 16.II-14.IV	583	923	513	1410	860	
1968. 16.II-6.IV	803	481	335	420	385	
1969. 22.II-14.IV	930	1095	673	977	920	
1970. 1.IV-17.IV	449	938	578	856	705	

количество оседающей молоди убывало (рис.8). Интенсивность оседания личинок устриц в различные годы неодинакова и в значительной степени зависит как от численности личинок в планктоне и от условий окружающей среды в период оседания, так и от района постановки коллекторов в море. Так, наиболее интенсивное оседание отмечалось в 1965 г. (табл.4), когда на 1 м² поверхности коллектора прикрепилось в среднем 3490 экз. молоди (максимально 9455). Этот год, как указывалось выше, характеризовался обильной продукцией пелагических личинок и благоприятными температурными условиями. Минимальное количество молоди (в среднем 385 экз. на 1 м² поверхности коллектора) было собрано в 1968 г., когда отмечалось исключительно слабое размножение устриц.

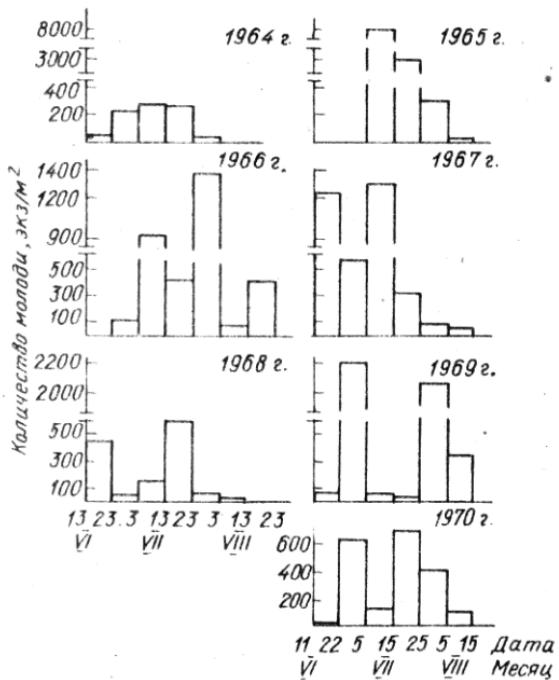


Рис.8. Интенсивность оседания молоди устриц в Егорлыцком заливе.

Во все годы исследования (кроме 1965) наблюдалось по два периода максимального оседания личинок: конец июня (20–26) – начало июля (1–5) и конец июля – начало августа, т.е. соответственно через 24–25 и 47–55 дней после начала размножения. В эти периоды оседало от 67,5 до 89,8% общей численности прикрепившегося за сезон спата (рис.8). За периодами массового оседания следовало почти полное затухание этого процесса. В 1965 г. оседание молоди носило характер одновершинной кривой с максимумом в период 5–15 июля, когда осело 71,8% общей численности особей прикрепившихся за сезон. В результате наблюдений была установлена тесная связь между периодом наиболее массового нахождения в планктоне великонов и интенсивностью оседания. Интенсивное оседание совпадало с периодом нахождения в планктоне наибольшего количества великонов. Так, например, в 1965 г. наибольшее количество великонов отмечалось 2–9 июля, а пик оседания – 5–15 июля. Изобилие в планктоне великонов является наиболее благоприятным моментом для сбора молоди.

Наблюдения за интенсивностью оседания личинок в различных районах

залива позволили заключить, что наиболее благоприятными местами для обогащения посадочного материала являются мелководные устричные банки (2,2 – 3,2 м), где отмечается, как указывалось выше (см.рис.7), наибольшая численность личинок устриц и слабые течения. Наилучшее оседание во все годы наблюдалось в районе Юрковской устричной банки (районы 5 и 3), где на 1 м² поверхности коллектора из створок устриц оседало 2,5-3,5 тыс. особей. Интенсивным было также оседание на устричных банках у Покровской косы (район 2) и на глубоководной банке у о.Долгого (район 4) (рис.9). Поэтому указанные устричные банки можно рекомендовать для сбора посадочного материала (спата).

Результаты наблюдений за оседанием молоди устриц в зависимости от продолжительности пребывания коллекторов в воде показали, что наиболее интенсивен этот процесс в течение первых 30 дней (табл.5). Сравнительно малое обрастанье их за этот период способствует активному оседанию на них устричной молоди. При более длительном нахождении коллекторов в во-

Таблица 5

Оседание молоди устриц ($\text{экз}/\text{м}^2$)
в зависимости от продолжительности пребывания коллекторов в воде
(коллекторы выставлены 15.II 1965 г.)

Коллектор	Время снятия, количество дней (в скобках)						
	5.УП (20)	15.УП (30)	25.УП (40)	50.УП (45)	5.УШ (50)	15.УШ (60)	25.УШ (70)
Из створок устриц	5785	6942	2804	820	600	555	166
Из створок мидий	6640	7116	1740	954	55	126	103

де (40-70 дней), как показал размерный состав молоди, оседания почти не происходит. Коллекторы, находившиеся долгое время в воде, обильно обрастают различными гидробионтами – водорослями, баланусами, колониальными асцидиями и губками. Это не только препятствует новому оседанию молоди, но приводит к гибели ранее осевших (табл.5). Так, в 1965 г. процент отхода молоди за 70 дневное нахождение коллекторов в заливе составил 71,4-76,1 первоначального оседания. Следовательно, долгое пребывание коллекторов в воде залива является нежелательным.

Коллекторы для сбора устричной молоди целесообразно выставлять в море к моменту массового появления в планктоне великонов (10-15 июня) и не более чем на месяц. После этого их следует переносить в вырастные бассейны для дальнейшего роста молоди, а на их место в заливе размещать новую партию коллекторов.

В результате выбора оптимального типа коллекторов было установлено, что личинки устриц при оседании обладают своеобразной избирательностью по отношению к субстрату. Личинки оседали на различные твердые субстра-

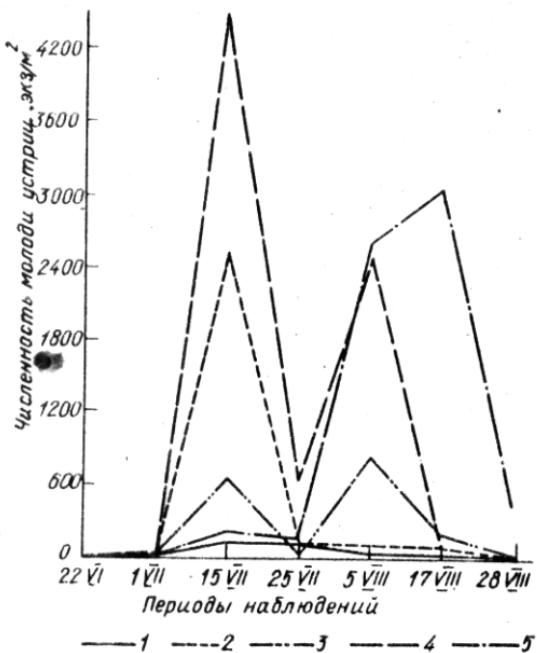


Рис.9. Интенсивность оседания молоди устриц в зависимости от района постановки коллекторов:
 1 - опытное хозяйство № 1; 2 - хозяйство № 2;
 3 - хозяйство № 3; 4 - хозяйство № 4; 5 - хозяйство № 5.

ты, однако не с одинаковой интенсивностью. Наибольшее количество молоди (в среднем от 280 до 4,5 тыс. $\text{экз}/\text{м}^2$) прикреплялось к коллекторам, состоящим из отворок устриц. Несколько меньшее количество личинок метаморфизировало на створках мидий (в среднем от 210 до 4 тыс. $\text{экз}/\text{м}^2$) (табл.4). Активно оседали личинки на цементные пластинки (20-420, иногда до 5750 $\text{экз}/\text{м}^2$) и на кровельную черепицу как чистую, так и покрытую составом цемента, извести и песка ($70-540 \text{ экз}/\text{м}^2$). На стеклянных пластинках, метлах, фасинах из камыша, капроновой дели оседание молоди было незначительным – в среднем $20-30 \text{ экз}/\text{м}^2$.

В процессе работы мы неоднократно находили устриц, прикрепившихся к затопленным консервным банкам, якорям, бутылкам, древесине, железу, автомобильным покрышкам и т.д.

Применяя для изучения процесса оседания устричные и мидиевые кол-



Рис.10. Молодь устриц, осевшая на створки.

лекторы, в которых створки располагались внутренней поверхностью либо вверх, либо вниз, мы получили различные результаты. В большинстве случаев, максимальное количество молоди оседало на внутренней (гладкой) поверхности створки (в среднем 754-1338 экз./м²) при любом ее положении в коллекторе, чем на внешней (в среднем 259-407). Лишь изредка личинки предпочитали верхнюю сторону створки. Есегда в одном коллекторе были раковины как с обильно осевшей молодью, так и совершенно без нее.

В результате наблюдений за процессом оседания устриц было установлено, что молодь прикрепляется группами, образуя скопления (рис.10), а не распределяется равномерно по всей поверхности субстрата. Особенно это наглядно проявляется на черепичных и цементных коллекторах, где основная площадь остается свободной, а устрицы сосредоточены на отдельных участках. Большая часть молоди как устричных, так и мидиевых коллекторов располагается по краям створок, причем мы постоянно находили спат прикрепившимся к краям створок живых взрослых устриц.

Таким образом, полученные данные позволяют высказать предположение, что личинки устриц прежде чем окончательно осесть, активно отыскивают подходящее место для прикрепления. Выбор благоприятного места происходит в период "ползающе-плавающей" стадии. В процессе метаморфоза и оседания личинок определенную роль играет биотический фактор, в соответствии с которым спат поселяется возле особей своего вида. Немаловажна при оседании роль химических и физических свойств субстрата, значимость которых иногда снижается "стадной" тенденцией. Экспериментальным путем доказано, что оседание личинок стимулируется феромонами, выделяемыми устрицами в процессе метаморфоза [53], и мантийной жидкостью уже осевших особей [54].

Оседание молоди группами и нахождение большого количества молоди на раковинах живых устриц дают нам основание поддержать мнение этих авторов. Однако, как показали наши наблюдения, максимальное прикрепление личинок отмечается на коллекторах из створок устриц. Возможно, это

Таблица 6

Интенсивность оседания молоди устриц
на коллекторные установки различных типов в районе
Юрковской устричной банки (1970 г.)

Опытная установка	Вертикаль- ный коллек- тор, с 20.УП по 20.УП	Горизон- タルный коллектор, с 50.УП по 25.УП	Цементные пластинки, с 15.УП по 2.УП	Черепица, с 15.УП по 2.УП
Среднее количество молоди на 1 м ²	974	434	215	90

объясняется тем, что личинки черноморских устриц, так же как и европейских способны обнаруживать протеин в конхиолине раковины, которым и стимулируется оседание.

В период наших работ опробованы два способа размещения коллекторов на банках - стационарный и подвижный (плотовый). Результаты наблюдений показали, что на неподвижно закрепленные в море коллекторы оседает больше молоди, чем на коллекторы, находящиеся в постоянном движении под воздействием течений и часто повторяющихся ветров. В 1969 г. основная масса молоди (9150 экз.) была собрана на стационарные коллекторы, развещенные на гундерах. Учитывая этот факт, мы провели работы по усовершенствованию неподвижного способа размещения коллекторов на банке с целью подбора наиболее эффективных коллекторных устройств. При сравнении результатов оседания молоди устриц (табл.6) на различные коллекторные установки максимальное ее количество было обнаружено на установке с вертикально расположенными коллекторами, несколько меньшее - на коллекторах, развещенных в водной толще горизонтально, наименее интенсивно шло оседание молоди на расположенные наклонно цементные пластинки. Несмотря на то, что сроки установки в море вертикальных и горизонтальных коллекторов отличались на 10 дней, полученные результаты сравнимы, так как массовое оседание в 1970 г. началось только с 1 июля.

Применяя коллекторные установки, мы получили данные об интенсивности оседания молоди в зависимости от глубины погружения коллекторов. В мелководных районах, где банки располагаются на глубине 2-3 м, значительно больше личинок оседает на субстраты, расположенные в придонном слое, в 10-60 см от грунта, где на 1 м² горизонтально расположенных створок мидий осело 1675 экз. молоди, а на вертикально расположенные - 860 экз. С увеличением расстояния от дна количество молоди уменьшается, и в слое выше 100 см оседания практически не происходит.

В результате проведенных исследований было выяснено, что личинки устриц при оседании предпочитают горизонтальную поверхность вертикальной и наклонной. Осмотр черепицы, расположенной непосредственно на уст-

ричной банке, показал наибольшее прикрепление молоди к вогнутой поверхности черепицы (I-57 экз.), чем к выпуклой (I-31 экз.).

Описанные выше коллекторы и коллекторные установки прочны и удобны в эксплуатации и могут быть рекомендованы для использования при промышленном сборе устричной молоди.

РОСТ ЧЕРНОМОРСКИХ УСТРИЦ

Изучение линейного и весового роста, его закономерностей в процессе онтогенеза, а также сезонной и годовой динамики составляет один из важнейших разделов биологических исследований промысловых животных, в особенности возможных объектов искусственного разведения, в частности и устрицы. С практической точки зрения рост и развитие устриц позволяет ответить на вопросы о характере продуцирования живого вещества, о предельном размере (возрасте), до которого наиболее рентабельно выращивать устриц, а также об оптимальных сроках реализации. Это дает возможность выяснить скорость товарной обрачиваемости устриц в аквакультуре.

Линейно-весовой рост устриц в основном определяется характером и скоростью формирования раковин. Строение раковины и процесс кальцификации у моллюсков, в том числе и устриц, детально описаны в работах [47, 72].

Характер и темп роста молоди на коллекторах

Рост и развитие черноморских устриц до настоящего времени исследованы мало. М.Н.Гульельми [10] указывал, что устричная молодь после прикрепления к субстрату за 6 месяцев достигает 8-10 мм высоты. По данным других авторов [18, 34], сеголетки устриц к концу года вырастали до размера 28-30 мм. При благоприятных условиях черноморские устрицы за год достигали 57 мм, а за месяц в районе Севастополя - 10-12 мм [11]. Специально изучению роста черноморских устриц посвящена лишь одна работа [18], в которой отмечается, что молодь, осевшая в июле на коллекторы у грунта, к 13 ноября достигает в среднем 56,5 мм (максимально - 54,0).

Наши наблюдениями за ростом молоди устриц было установлено, что от момента оседания (июнь) до начала октября во всех исследованных районах происходит интенсивный рост их створок в высоту и длину. Интенсивность сезонного роста в различные годы неодинакова, в связи с чем и размер, достигаемый сеголетками к концу вегетационного периода, также различен.

Различия конечных размеров сеголетков устриц обусловливаются комплексом экологических факторов, из которых первостепенное значение имеет температура воды в период размножения и роста, определяющая наряду с биогенной базой, количеством пищи и интенсивностью ее использования сро-

ки оседания молоди, ход и продолжительность периода роста. Только при соответствующих высоких температурах устрицы могут накопить достаточное количество энергетических ресурсов из обильной пищи, чтобы усвоить кальций из морской воды для формирования и роста створок и увеличить массу тела.

В период наблюдений наиболее интенсивный рост молоди отмечался в 1964, 1966 и 1967 гг., когда устрицы за 4-4,5 месяца (с июня по конец октября) вырастали в среднем соответственно до 35,3; 24,6 и 27,6 мм. 1966 и 1967 гг. характеризовались быстрым и равномерным весенним прогревом воды, высокими постоянными температурами воды (18,2-26,4°C) в течение периода роста, что создало благоприятные условия для раннего размножения, оседания личинок и быстрого роста молоди. Несмотря на то, что весна 1964 г. была холодной и запоздалой, интенсивный июньский прогрев воды, равномерная умеренная температура воды в период июля и августа (17,0-25,7°C) также способствовали быстрому росту.

Минимальный рост молоди наблюдался в 1968 и 1970 гг., когда устрицы в среднем достигали за такой же срок соответственно 16,8 и 14,7 мм. Более медленный рост молоди и высокая смертность в эти годы были вызваны замедленным прогревом воды весной и частыми, резкими понижениями (до 13,7-14,2°C) и повышениями (до 27-30°C) температуры в течение лета. Повышения температуры воды вызвали также понижение абсолютного содержания растворенного в воде кислорода и заморы. Низкие летние температуры воды, частая смена потеплений и похолоданий, сильные ветры и волнения, способствующие повышению мутности воды и снижению интенсивности питания, послужили основными причинами замедления роста молоди в эти годы.

Размеры сеголетков устриц к концу вегетационного периода колебались в широких пределах - от 4,0 до 52,0 мм. В 1964 г. основная часть сеголетков (72,1%) была представлена размерами 30,0-59,0 мм. Несколько меньших размеров (18,5-38,0 мм) достигала большая часть (56,6-70,8%) сеголетков в 1965-1966 гг. В 1970 г. сеголетки в основном (74,5%) имели размер 9,5-18,0 мм.

Во все годы исследований смертность устриц от момента оседания до конца октября на коллекторах, очищенных от других обрастаний, была высокой и колебалась от 58,4 до 68,3%. Возможно, эти показатели даже несколько занижены, особенно в первый год наших работ - 1964 (58,4%), из-за трудности точного определения количества осевшей и погибшей молоди в первые 10-20 дней. Было замечено, что к осени на внутренней стороне одной створки коллектора (либо устричного, либо мидиевого) оставалось максимально не более 5 экз. молоди устриц и на внешней - по три-четыре особи.

На протяжении всех лет наблюдений наиболее интенсивный рост молоди отмечался в первые два месяца после оседания (с начала июня до конца

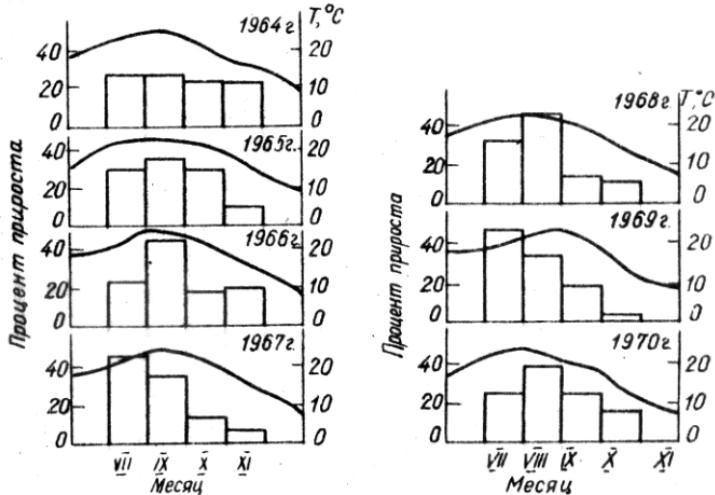


Рис. II. Интенсивность линейного прироста устриц в течение вегетационного периода.

августа), т.е. в период, когда в заливе наблюдались наиболее высокие температуры воды и массовое развитие фитопланктона организмы. На этот период приходится 62–80% сезонного прироста (рис. II). Однако в различные годы скорость роста в эти месяцы была неодинаковой. В 1967 и 1969 гг. наиболее быстрый рост молоди отмечался в первый месяц после оседания, когда увеличение высоты составляло почти половину (45,4 и 46,5%) всего сезонного прироста. В 1966 и 1968 гг. наиболее интенсивный прирост отмечался во второй месяц после оседания (август) и составлял 43,5 – 44,9% общего увеличения высоты. Более детальный анализ показал, что рост молоди в высоту в первую декаду, т.е. сразу после окончательного прикрепления личинок к субстрату, незначителен. Интенсивный рост молоди начинается со второй декады, в течение которой молодь увеличивается на 10–16% от общего прироста за сезон. Темп роста молоди замедляется с сентября. Однако в некоторые годы (1964, 1965, 1970) в сентябре и даже в октябре отмечался интенсивный рост спата, составляющий 23,5 – 28,5% от общего прироста за сезон (см. рис. II). Понижение температуры и численности кормовых объектов в октябре снижают интенсивность общего обмена у устриц, что приводит вначале к замедлению линейного роста, а затем к полной остановке его в конце октября.

Таким образом, в условиях Егорлыцкого залива именно температурный режим с его резкими сезонными колебаниями перекрывает воздействие других факторов среды и определяет характер роста моллюсков. Однако немалая роль принадлежит и биогенной базе, способствующей формированию определенного уровня первичной продукции.

На скорость роста молоди устриц могут оказывать существенное влияние и другие экологические факторы. Так, неблагоприятные условия для роста устриц создают конкуренты за жизненное пространство и в некоторой степени их пищевые конкуренты, которыми в Егорлыцком заливе являются мидии, баланусы, асцидии, губки, мшанки, водоросли и другие обрастатели, а также устрицы, когда плотность поселения их на коллекторах велика. Необходимо отметить, что при этом основное значение имеет межвидовая, а не внутривидовая конкуренция. Неоднократно приходилось наблюдать как эти гидробионты полностью занимали поверхность коллектора, поселяясь на осевшую устричную молодь. На обросших коллекторах отмечался большой отход устричной молоди (95–97%) и рост происходил в 1,2–2 раза медленнее, чем на коллекторах, регулярно очищаемых от обрастаний.

Наблюдениями установлено, что чем больше свободного пространства вокруг осевшей молоди, тем быстрее ее рост и тем правильнее форма раковины. Возможно, этим объясняется более интенсивный рост молоди на черепичных коллекторах (в среднем до 38,2 мм, максимально до 52,1 мм), чем на устричных или мидиевых (соответственно до 27,5 и 42,3 мм).

На неочищенной от обрастаний черепице молодь устриц росла несколько медленнее, достигая в среднем 24,2 мм, максимально – 35,0, а минимально – 6,0 мм. Особенно интенсивный рост наблюдается у молоди, прикрепившейся на краях створок коллекторов.

Интересно отметить, что среди устриц, осевших в одно и то же время и даже на один и тот же коллектор, можно наблюдать быстро и медленно растущие особи. Возможно, что в регулировании роста определенную роль играют генетические факторы.

Наблюдения за ростом молоди, прикрепившейся на коллекторы в различные периоды лета, показали: спат раннего оседания (июнь) растет быстро и равномерно, начиная со второй декады и до конца августа, прирастая ежедекадно на 3,0–4,5 мм. Чем раньше оседают устрицы, тем большего размера они достигают к осени. Так, в 1968 г. молодь, прикрепившаяся к коллекторам с 16 по 26 июня, к осени вырастала в среднем до 17,5 мм, максимально до 33,0 мм, минимально до 6,5 мм, а осевшая с 16 по 26 июля, – соответственно до 13,5; 21,5 и 3,5 мм. Минимальный размер имела молодь, прикрепившаяся с 26 июля по 1 августа – 8,9, 14,0 и 0,5 мм.

Параллельно с изучением линейного роста были проведены наблюдения за весовым ростом устриц, осевших в одно и то же время и находившихся в одинаковых условиях.

Изучение весового роста начинали с 20–30-дневного возраста, после достижения размера 4–5 мм. Взвешивали суммарно по 10 экз. Замечено, что к концу сезона роста (октябрь) общий вес сеголетков устриц в разные годы в среднем колебался от 0,63 до 3,6 г, вес створок – от 0,38 до 2,6 г, вес тела – от 0,097 до 0,395 г.

Исследования роста сеголетков устриц на устричных банках Каркинитского (1966–1969) и Джарылгачского (1968–1970) заливов показали, что

их рост здесь менее интенсивен, чем в Егорлыцком заливе. Так, личинки устриц, прикрепившиеся к черепичным коллекторам в июне-июле, к осени достигали в Каркинитском заливе в среднем размера 14,1-16,1 мм (максимально - 31,0-33,0) и веса - 0,77-0,94 г.; в Джарылгачском - 15,7 мм (максимально - 40,5) и веса - 0,82 г. Основная часть популяции сеголетков в период наблюдений была представлена в Каркинитском заливе размером 12,0-18,0 мм (55-62,4%); в Джарылгачском - 10,0-24,0 мм (76%).

Сезонная и годовая динамика роста устриц

Для изучения роста промысловых моллюсков в настоящее время широко применяется метод непосредственного наблюдения в полевых условиях при выращивании их в экспериментальных садках, так как только экспериментальным путем и полевыми наблюдениями может быть с достаточной точностью установлен характер роста. Данные по росту широко используются при определении возраста, потому что так называемые "годичные кольца" у устриц ни в коем случае не характеризуют возраст: во-первых, большая их часть возникает вследствие приостановки роста в силу неблагоприятных условий; во-вторых, у старых экземпляров устриц, раковины которых в большей своей части аэrosированы, кольца последних лет сближены настолько, что определение возраста по ним вести практически невозможно, а кольца первых лет жизни становятся незаметными.

Анализ многолетних наблюдений за ростом устриц различных размерных (от 10 до 90 мм) и возрастных (от двух- до шестилеток) групп в садках опытного устричного хозяйства показал, что рост устриц - сложный и многофазный процесс, слагающийся из роста раковины и мягких тканей, в котором периоды усиленного роста летом чередуются с полной остановкой его зимой. Кривая роста с возрастом носит затухающий характер.

Скорость как весового, так и линейного роста устриц размером более 30 мм менее изменялась по годам, чем у сеголеток и также зависела от конкретно сложившихся абиотических условий среды. Наиболее интенсивный линейный рост отмечался в 1966-1967 гг. (табл.7), т.е. в годы, характеризующиеся благоприятными температурными условиями (теплой зимой, ранним весенним прогревом воды и ровными летними температурами). В 1970 г. линейный рост был минимальным (табл.7), что обусловлено неблагоприятным температурным режимом. Максимальный весовой рост отмечался в 1969 г. (табл.8), когда речной сток был ниже нормы и соленость воды в заливе была на 2^{0/00} выше, чем во все годы наблюдений. Как выяснилось при биологическом анализе устриц, повышенная соленость воды благоприятно влияла только на рост створок, вес тела устрицы при этом не увеличивалась.

Наблюдения, проведенные с июля по сентябрь 1965 г. в лимане повышенной солености (от 28,31 до 34,33 ^{0/00}), показали отсутствие линейного и весового прироста у всех размеров устриц. При этом процент погиб-

Таблица 7

Средний линейный прирост (мм) у устриц различных размерных классов
в санках экспериментального бассейна

Район соору- зания	Год	Показатель	Размерные классы, мм							
			10	20	30	40	50	60	70	80
	1964	Прирост, мм Темп роста, %	25,6 148,0	22,2 86,4	14,5 39,7	12,5 20,0	9,5 14,0	7,6 11,4	6,0 9,3	3,7 7,9
	1965	Прирост, мм Темп роста, %	26,6 173,0	24,7 96,5	20,0 57,6	14,0 31,8	11,4 14,6	8,1 10,9	4,4 4,3	—
	1966	Прирост, мм Темп роста, %	26,2 132,3	22,2 82,0	17,1 48,2	14,6 32,5	10,9 31,0	8,1 12,8	5,0 6,9	—
	1967	Прирост, мм Темп роста, %	— —	— 94,5	19,4 53,7	14,0 31,0	11,1 20,0	9,4 14,6	4,7 11,0	—
	1968	Прирост, мм Темп роста, %	— —	24,3 88,4	20,2 54,6	11,9 25,8	10,0 18,5	6,4 7,8	4,9 5,8	—
	1969	Прирост, мм Темп роста, %	— —	— 24,3	19,8 57,8	13,9 30,6	11,8 21,8	8,4 13,3	4,6 10,4	—
	1970	Прирост, мм Темп роста, %	— —	— 98,7	12,4 16,8	11,6 16,8	9,2 11,6	7,2 11,2	4,4 5,5	3,7 7,5
	1967-1969 (средний)	Прирост, мм Темп роста, %	21,8 130,3	19,9 75,3	17,3 46,0	12,9 28,1	8,6 18,0	6,2 12,0	— —	—
	1967-1969 (средний)	Прирост, мм Темп роста, %	— —	— 76,2	15,9 46,5	11,9 28,3	9,0 18,2	6,3 12,3	— —	—

ших устриц был незначителен (I,6-7%). В этот период у контрольной партии устриц, находившейся в садках Егорлыцкого залива, отмечался интенсивный рост /26/. Эти наблюдения позволяют заключить, что черноморские устрицы не утратили способности переносить соленость до 34°/oo, которая является нормальной средой для прародителей - *O.edulis*. Но более благоприятной для роста и развития черноморских устриц является соленость 15-18°/oo.

Наблюдения за ростом устриц, взятых с трех устричных банок, в садках опытного хозяйства позволили установить общий характер роста для всех черноморских устриц и выявить незначительные различия в темпе их роста: особи из Каркинитского залива всегда росли менее интенсивно, чем из Джарылгачского и Егорлыцкого (табл.7,8). Более отчетливые различия в темпе роста у устриц из разных мест обитания наблюдались в 1965 г. Исследования показали, что рост этого моллюска практически происходит только с мая по октябрь. Однако у отдельных особей размером 10-40 мм рост может наблюдаться с середины апреля, но прирост в это время настолько мал, что не может быть измерен с достаточной степенью точности. У некоторых моллюсков размером более 50 мм незначительный прирост (чаще весовой) иногда отмечался в ноябре. Начало и конец периода роста определялись термическим режимом моря. Величина весового и линейного прироста находилась в большой зависимости от трофического фактора.

Рассматривая сезонную динамику весового и линейного прироста устриц, мы установили, что линейный прирост в большинстве случаев имел характер одновершинной кривой с максимумом в июле или августе. Молодые устрицы размерных групп 10-40 мм росли в вегетационный период непрерывно. Особи старших размерных групп (41-90 мм) незначительно росли в мае, а в период нереста (июнь-июль) их рост еще более замедлялся или даже приостанавливался совсем:

На кривых ежемесячного весового прироста отчетливо видно два максимума. Первый приходится на июль-август, что соответствует интенсивному посленерестовому линейному росту; второй - менее значительный - отмечается осенью (сентябрь-середина октября). Как показали данные биологических анализов, осенью происходит в основном увеличение массы мягких тканей (тела) устриц за счет накопления резервных питательных веществ (углеводов и жиров). Прекращение роста устриц и завершение годового прироста в большинстве случаев отмечается в конце октября.

Наблюдения за ростом устриц различных размерных групп в садках опытного устричного хозяйства показали, что с увеличением размера раковины линейный темп роста устриц уменьшается (табл.7). Наибольший темп роста отмечался у устриц размерных групп 11-20 мм (147,1%) и 21-30 мм (87,2%). В некоторые годы темп роста был довольно высоким и у устриц размером 31-40 мм (57,8%). У особей размером 70-90 мм рост в высоту был незначителен (табл.7).

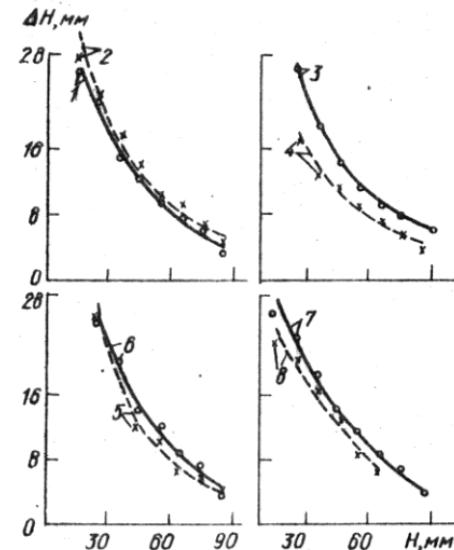


Рис.12. Характер изменения годовых приростов устриц в зависимости от линейных размеров. Эмпирические кривые: 1 - 1964 г.; 2 - 1966 г.; 3 - 1967 г.; 4 - 1970 г.; 5 - 1968 г.; 6 - 1969 г.; 7 - средние данные для Егорлыцкого; 8 - средние данные для Каркинитского заливов.

Последовательное уменьшение прироста с увеличением размера дало основание использовать для выражения связи между этими показателями уравнения гиперболической кривой вида

$$y = a + \frac{bx}{c+x},$$

хотя это уравнение и не имеет строго функционального биологического обоснования. Графический анализ показал (рис.12), что эмпирические точки хорошо ложатся около теоретической кривой.

Анализируя динамику среднегодового прироста общего веса устриц различных размерных групп (табл.8), мы заметили, что у молоди с увеличением размера от 11 до 40 мм наблюдается последовательное увеличение привеса, а у устриц размером от 41 до 70 мм прирост веса почти одинаковый. Увеличение общего веса устриц наблюдалось даже у очень старых особей размером 92-95 мм без видимого приращения в высоту. Происходило это, как показали наблюдения, в результате роста устриц в толщину.

Смертность устриц при выращивании в садках у всех размерных классов была несколько выше за зимний период (12,4-19,4%), чем за вегетационный (10,1-17,5%). Наибольший отход в течение года отмечался у устриц размерных групп 11-20 мм (29,0%) и 61-80мм(15,1-19,4%)(табл.9).

Наблюдениями 1969 г. установлено, что важным экологическим фактором, влияющим на увеличение смертности устриц, является мутность воды. В период таяния льда с 3 по 21 апреля в бассейн ежедневно поступало большое количество пыли, гербицидов и механическихзвесей, нанесенных на

Т а б л и ц а 8

Средний весовой прирост (Γ) у устриц различных размерных классов за вегетационные сезоны 1964-1970 гг.

Район сбора, залив	Год	Показатель	Размерные классы, мм							
			10	20	30	40	50	60	70	80
Балтийский бассейн	1964	Привес, г	7,2	12,5	11,5	14,3	14,6	14,8	-	8,3
	1965	Темп. роста, %	1,292,3	563,2	182,5	117,2	74,5	49,0	-	-
	1966	Привес, г	7,3	11,7	14,5	13,8	14,0	12,4	9,4	-
	1967	Темп. роста, %	1,651,7	476,9	226,8	106,9	68,6	43,8	-	-
	1968	Привес, г	9,5	11,9	11,9	10,3	10,3	12,0	10,5	-
	1969	Темп. роста, %	1,316,1	280,2	14,5	95,0	52,3	34,5	16,2	-
	1970	Привес, г	-	12,9	14,9	13,9	14,0	14,4	13,0	-
		Темп. роста, %	-	239,9	181,7	107,7	65,1	40,9	26,7	-
		Привес, г	-	13,6	17,4	12,4	9,9	12,8	10,8	-
		Темп. роста, %	-	44,7	268,1	100,0	44,0	40,0	20,0	-
Балтийский бассейн (средний)	1967-1969	Привес, г	-	14,8	15,2	15,2	75,0	15,5	13,7	-
		Темп. роста, %	-	459,6	224,2	119,6	73,1	49,0	31,2	-
		Привес, г	-	9,8	10,6	12,8	12,0	12,0	10,1	-
		Темп. роста, %	-	294,1	268,7	86,6	62,6	34,7	20,6	-
Каспийский бассейн	1967-1969	Привес, г	8,9	12,2	14,2	12,4	12,0	11,2	-	-
		Темп. роста, %	1,681,2	280,2	173,1	78,4	53,8	34,2	-	-

лед сильными февральскими бурями. Мутность воды в бассейне в этот период была очень высокой - 38 г взвешенных частиц на 1 л воды. Гибель устриц наблюдалась уже на седьмой день, а на 24-й день количество погибших устриц составило 45,3%. Наибольший процент гибели отмечался у устриц размером 25-45 мм. У просмотренных 3686 экз. погибших устриц жаберные реснички были полностью забиты илистыми частицами. Фильтрационный аппарат устриц представляет собой сложную и очень точно действующую систему ресничек, выполняющих функцию отсеивания твердых частиц, попадающих вместе с током воды в жаберную полость [75]. При большом притоке илистых частиц ресниччатый аппарат не справлялся с их удалением, что и привело к нарушению его функции, к голоданию и уменьшению поступления кислорода, а затем и к гибели устриц.

Увеличение количества взвешенных частиц до 30 г/л вызывает 100%-ную смертность черноморских устриц на 14-й день, а при увеличении до 70 г/л - через семь дней [40].

Возрастная динамика линейного и весового роста устриц

Чтобы охарактеризовать рост моллюсков возможно полнее на протяжении всего жизненного цикла, в садках опытного устричного хозяйства проводились последовательные наблюдения в течение четырех-шести лет за ростом устриц четырех поколений, осевших в 1964-1967 гг.

В результате наблюдений было замечено, что рост устриц в высоту происходит необычайно быстро в первые два года, в течение которых они достигают размеров 40,2-50,6 мм. На третье лето темп роста снижается и в дальнейшем скорость роста в высоту в каждой возрастной группе всегда ниже, чем в предыдущей (рис.13). Замедление линейного роста устриц в период третьего лета, очевидно, связано с завершением развития молоди и началом полового созревания. Большая часть устриц достигает промышленного размера (более 60 мм) на третьем году жизни, однако замечено, что в силу значительного индивидуального варьирования в темпе роста часть устриц одного поколения может достичь промышленного размера в возрасте двухлеток. Необходимо отметить, что кривая абсолютного роста (см.рис.13) построена по средненным величинам и, естественно, не характеризует индивидуальные отклонения в темпе роста.

В годы наблюдения замечено, что высокая температура воды в заливе от 21,3 до 26,4°C способствует увеличению интенсивности линейного роста устриц. Так, за вегетационный период 1966 г. устрицы поколения 1965 г. вырастали в среднем на 26,5 мм, и основная часть их к концу сезона достигала товарного размера. Это свидетельствует о больших потенциальных возможностях роста устриц, скорость которого при благоприятных температурных и трофических условиях может быть довольно высокой. Черноморские устрицы при благоприятных условиях за два лета вырастают до 70-90 мм [44].

Таблица 9

Смертность устриц различных размерных и возрастных классов при выращивании в садках по наблюдениям 1964–1970 гг. (%)

Раз- мер- ные клас- сы, мм	Смертность		Всего за год	Возраст- ные классы, лет	Смертность		Всего за год
	за вегета- ционный период	за зимний период (XI–III)			за вегета- ционный период	за зимний период (XI–III)	
II–20	12,9±0,9	16,1±1,3	29,0	0	13,5±1,1	18,3±1,4	31,8
21–30	11,6±0,9	14,5±1,2	26,1	1+	10,7±1,1	11,6±1,2	22,3
31–40	10,1±1,0	12,8±1,1	22,9	2+	13,7±1,2	10,1±1,3	23,8
41–50	11,5±1,0	12,4±1,2	23,9	3+	14,1±1,3	15,2±1,2	29,5
51–60	11,3±0,9	14,1±1,3	25,4	4+	18,7±1,4	20,6±1,4	39,3
61–70	15,1±1,2	17,1±1,4	32,2	5+	20,3±1,5	21,8±2,5	42,1
71–80	17,5±1,5	19,4±1,5	36,9	6+	21,1±1,6	23,2±1,6	44,3

Последовательные наблюдения за изменением весового роста устриц с возрастом в садках Егорлыцкого залива показали, что прирост общего веса минимален у сеголеток. Во второе лето жизни скорость весового роста увеличивалась. Абсолютный прирост общего веса у устриц возрастом от трех до пяти лет был почти постоянен и колебался в пределах II–IV г (рис.14). Темп весового роста устриц с увеличением возраста также уменьшался, хотя у устриц старших возрастов увеличение общего веса происходило быстрее, чем высоты, что объясняется ростом раковины в длину и толщину. В годы наблюдений (см.рис.13,14) рост моллюсков практически прекращался в зимний период – с ноября по март. Обычно в это время наблюдалось некоторое уменьшение размера и веса устриц, в основном из-за стирания зимними штормами и уменьшения массы тела.

Процесс роста некоторых линейных (толщины) и весовых (створок) показателей наблюдался у всех размерных и возрастных классов, что дало основание предположить наличие роста у этих моллюсков в течение всей жизни. Быстрый рост устриц в садках и достижение ими в Егорлыцком заливе дефинитивного размера (90–97 мм) по высоте в возрасте пяти–шестилеток указывают на относительно небольшую продолжительность жизни этого моллюска (предположительно 10–15 лет).

В результате проведенных исследований роста устриц в садках были получены средние размеры и вес различных возрастных групп (табл.10).

Чтобы лучше понять характер роста устриц и оценить его скорость в течение всей жизни необходимо выразить связь между основными показателями роста. Для описания роста устриц мы использовали уравнение Берталанфи [45], которое в последние десятилетия широко применяется в качестве модели роста и, по мнению исследователей, достаточно удовлетворительно характеризует рост двустворчатых моллюсков.

Анализ эмпирических данных по росту черноморских устриц показал возможность и целесообразность использования этого уравнения.

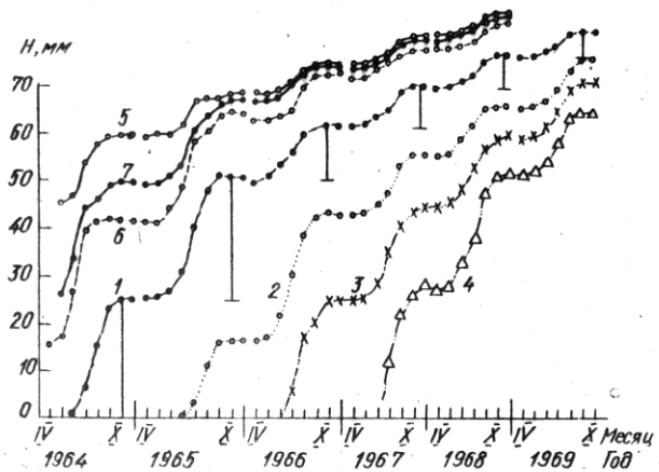


Рис.13. Возрастная динамика линейного роста устриц различных поколений по годам:

I - 1964 г.; 2 - 1965 г.; 3 - 1966 г.; 4 - 1967 г.;
5 - 1963 г.; 6 - от среднего размера 25,5 мм; 7 - от среднего размера 45,5 мм.

Таблица 10
Средние размеры и вес устриц различных возрастных групп в Егорлыцком заливе

Группа	Возраст, месяцы	Высота раковины, мм	Общий вес, г
0	Сеголетки (4-10)	5,2-35,3	0,18-6,8
I+	Двухлетки (16-22)	35,5-50,2	8,0-14,2
2+	Трехлетки (28-34)	50,6-66,8	18,9-30,1
3+	Четырехлетки (40-46)	67,2-72,5	31,9-43,5
4+	Пятилетки (52-58)	73,1-79,7	48,0-54,8
5+	Шестилетки (64-70)	80,0-84,1	55,1-65,4
6+	Семилетки и старшие	Более 84,5	Более 67,0

Математическая модель уравнения Берталанфи имеет вид:
 $H_t = H_{\infty}(1-e^{-kt})$ (1) - для определения линейных показателей и
 $W_t = W_{\infty}(1-e^{-kt})^3$ (2) - для весовых, где H_{∞} , W_{∞} -теоретически максимальные величины особи (длина, высота, вес и т.д.) при $t \rightarrow \infty$; H_t ; W_t - размер и масса особи возраста t , k - константы катаболизма. Уравнение Берталанфи базируется на теории органического роста, основанной на том, что скорость роста с возрастом уменьшается и величина H_t асимптотичес-

ки приближается к средней максимальной величине H_{∞} , не достигая ее /45, 46/.

Для нахождения параметров кривых роста использован метод наименьших квадратов, впервые предложенный П.К.Томлинсоном и Н.И.Абрамооном /73/, который дает возможность определить более точное их значение, чем графический метод Бевертона и Холта /48/. Для получения более высокого уровня точности значения параметров мы вычислили три приближения коэффициентов.

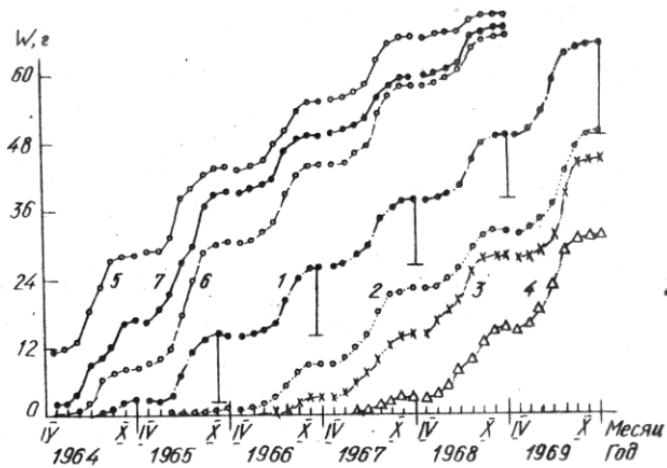


Рис.14. Возрастная динамика весового роста устриц различных поколений. Обозначения те же, что на рис.17.

В результате исследований установлено, что значения параметров несколько изменяются для различного возраста и поколений в зависимости от изменений скорости общего обмена, а следовательно, и интенсивности роста, вызванных колебаниями внешних факторов среди в различные годы.

Уравнение роста Берталанфи, применительно к устрицам, рассчитанное по средним многолетним данным, имеет вид:

для линейного роста

$$H_t = 96,1(1 - e^{-0,3187t}), \quad (7)$$

для весового роста

$$W_t = 87,5(1 - e^{-0,372t})^3. \quad (8)$$

На основании полученных параметров построены теоретические кривые линейного и весового роста устриц (рис.15), которые практически прошли вдоль эмпирических точек. Числовые значения параметров роста дали воз-

можность рассчитать максимальную продолжительность жизни устриц по уравнению вида

$$T = -\frac{1}{k} \times \ln(1 - H/H_{\infty}), \quad (9)$$

использованное В.Е.Заикой и Н.А.Островской [14], где H – наибольшая высота особи в популяции, T – время жизни этой особи.

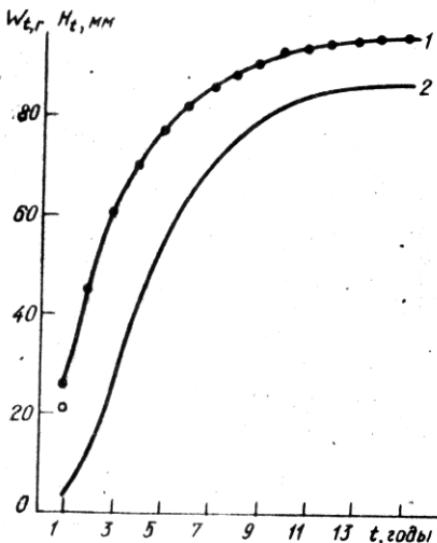


Рис.15. Теоретические кривые линейного (1) и весового (2) роста черноморских устриц. Точки – эмпирические данные.

Как видим, продолжительность жизни связана с отношением H/H_{∞} и определяется коэффициентом катаболизма (k); чем больше его числовое значение, тем выше степень распада на единицу массы и тем меньше продолжительность жизни. Проведенные расчеты показали, что продолжительность жизни черноморских устриц в среднем равна 14,3 года. По литературным данным, европейская устрица в теплых водах живет не более 12 лет, а в холодных – 30–35 лет [67].

Зависимость роста устриц от плотности посадки в садках

Изучение вопроса о количестве устриц, которое можно успешно выращивать в садках опытного устричного хозяйства, имеет очень важное значение для экономического обоснования рентабельности хозяйства. В те-

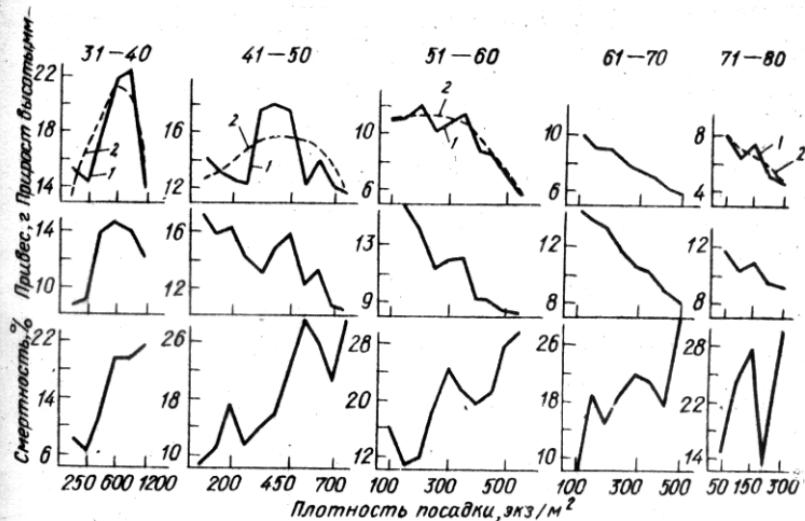


Рис.16. Рост и смертность устриц различных размерных классов в зависимости от плотности посадки. Эмпирическая (1) и теоретическая (2) кривые.

чение трех лет (с 1964 по 1966 г.) на большом фактическом материале проводились работы по выяснению оптимальной плотности посадки устриц на 1 м^2 [26].

В период с мая по октябрь 1965 и 1966 гг. темп роста устриц размерной группы 21-30 мм при плотности поселения 100-1000 экз./ м^2 был высоким и составлял 80,8-105%; при увеличении плотности до 1500 экз., темп роста уменьшался до 70,5%, а смертность увеличивалась до 25%. Это дало основание предположить, что плотность 1000-1200 экз./ м^2 является оптимальной для этой группы. При сравнении роста устриц размерной группы 31-40 мм (рис.16) наибольший весовой и линейный приросты отмечались при плотности 600-1000 экз./ м^2 . При увеличении и уменьшении плотности интенсивность роста замедлялась. Наиболее интенсивный линейный и весовой рост у устриц размерной группы 41-50 мм наблюдался при плотности 350-450 экз./ м^2 садка (см.рис.16). Сравнивая рост устриц размером 51-60 мм при плотности 100-550 экз./ м^2 , мы заметили, что с увеличением плотности от 350 до 550 экз./ м^2 линейный и весовой приросты устриц резко уменьшаются, а смертность устриц увеличивается до 28%. У моллюсков размером более 61 мм по мере увеличения плотности посадки от 100 до 500 экз./ м^2 наблюдается постепенное снижение как линейного, так и весового роста. Сравнительно равномерная интенсивность роста устриц размером 61-70 мм прослеживается при плотности до 250 экз./ м^2 , а у размеров

7I-80 мм - при плотности до 150 экз/м², что дает основание считать эти плотности оптимальными (табл.II).

Таблица II

Оптимальная плотность поселения устриц
на 1 м² садка

Плотность, экз/м ²	Размерные группы, мм					
	2I-30	3I-40	4I-50	5I-60	6I-70	7I-80
Фактическая	1000-1200	600-1000	400-450	300-350	200-250	150
Рассчитанная теоретически	-	680	407	339	203	136

Для установления теоретической оптимальной плотности посадки были проведены исследования характера зависимости между линейным приростом и плотностью поселения. Частный вид исходных данных, нанесенных на график, дал основание предположить, что связь между линейным приростом и плотностью посадки может быть более или менее удовлетворительно аппроксимирована параболой второго порядка:

$$y = a + bx + cx^2.$$

Расчетные кривые предоставлены на рис.16. Теоретическая плотность поселения на 1 м² в каждом размерном классе находится в пределах рекомендованной нами на основании изучения изменений абсолютных величин прироста и смертности.

Соотношение линейных размеров
у устриц в процессе онтогенеза

В литературе немногочисленны данные, касающиеся вопроса о характере изменений пропорций и формы раковины черноморских устриц. Известно, что рост устриц в толщину у *O.edulis* L. начинается после прекращения линейного прироста [52]. У молодых *C.virginica* Gmel. наблюдается одинаковый рост в высоту и длину, в результате чего их раковины имеют округлую форму, но через несколько недель наблюдается более быстрое нарастание в высоту, чем в длину [51]. Найдена зависимость между линейными показателями у виргинской устрицы в процессе роста [62].

Для определения характера изменений основных линейных размеров у устриц различных возрастов измерялись такие морфометрические показатели, как высота, длина, толщина и выпуклость левой створки. Результаты измерений высоты были объединены в вариационные ряды с классовым промежутком в 1 и 5 мм. В силу очень сильного варьирования в пределах каждого класса были рассчитаны средние значения длины, толщины, значения их ошибки ($\pm \mu$) и среднеквадратичные отклонения ($\pm \sigma$). Таким образом, исходная статистика для всех последующих расчетов была представлена в виде усредненных величин.

Наблюдениями за ростом устриц в экспериментальных садках было ус-

становлено, что рост раковины в высоту, как и у других моллюсков, сопровождается непрерывным нарастанием в длину и толщину, причем длина, высота и толщина изменяются в разном темпе.

Изучение изменчивости раковин у разноразмерных групп из различных районов обитания позволило выявить основные морфологические особенности, которые могут быть использованы как их таксономические признаки. У юнголеток Егорлыцкого (5–25 мм), Каркинитского (5–15 мм) и Джарылгачского (10–15 мм) заливов наблюдается примерно одинаковый темп роста в высоту и длину. У значительного числа исследованных моллюсков указанных размеров длина равна высоте или даже несколько превышает ее. Отношение высоты к длине (H/L) как показатель степени удлиненности раковин для устриц этих групп равен в среднем 1,0–1,1, но встречаются и особи, у которых этот показатель увеличивается до 1,5. Устрицы из всех исследованных районов в этом возрасте имеют самый минимальный рост в толщину (H/S равен 4,0–5,7). Устрицы малых размеров слабо выпуклые, отношение d/H колеблется в среднем от 0,11 до 0,14, в связи с чем объем внутренней полости очень мал. Часто встречаются особи, у которых правая створка более выпуклая, чем левая, которая иногда становится вогнутой. Устрицы этих размеров из всех районов обитания почти округлой формы.

С возрастом характер роста у устриц из всех районов обитания несколько изменяется: замедляется рост длины относительно высоты и увеличивается рост в толщину. У исследованных двухлеток (26–55 мм) и более старших особей (55–85 мм) высота почти всегда превышает длину и тем больше, чем старше особь. Индекс удлиненности колеблется от 1,1 до 1,3; с возрастом устрицы утолщаются (среднее $H/S = 2,9–4,7$). Увеличивается также разнообразие форм раковин устриц от округлых до овально-продолговатых. Большое разнообразие форм раковин в каждой рассмотренной группе объясняется тем, что устрицы являются сессильными организмами и их форма, до некоторой степени, обусловливается характером субстрата. Однако моллюски из Егорлыцкого и Джарылгачского заливов в основной своей массе имеют круглую форму с едва выступающей макушкой, а из Каркинитского и Керченского – продолговато-овальную, суженную в замковой части и округло-расширенную к брюшной. Наименьшую толщину имеют устрицы из Егорлыцкого залива.

Таким образом, несмотря на выявленные незначительные различия средних индексов, у устриц из разных биотопов прослеживается единая закономерность роста, и индексы соотношений между высотой и длиной, высотой и толщиной, выпуклостью и высотой в общем для всех рассмотренных устриц изменяются в пределах одного порядка. Величина индекса удлиненности у них колеблется от 0,8 до 1,5 (средняя 1,2); отношение H/S – от 2,4 до 7,8; степень выпуклости – от 0,11 до 0,24 (средняя 0,16–0,17). Сравнивая полученные средние показатели для ныне обитающих устриц с данными, приведенными Л.А.Невесской [32] для черноморской области из четвертичных отложений, можно заметить сходство в индексах

удлиненности 1,2 и некоторые различия в степени выпуклости: для наших устриц она несколько ниже (0,16-0,17), чем для позднечетвертичных раковин (0,20).

Значительный интерес представляло также выяснение количественных изменений линейных параметров относительно друг друга и установление связи между этими показателями в процессе роста. При анализе эмпирических данных было замечено, что для оценки изменений длины и толщины раковин устриц относительно абсолютной высоты может быть использовано уравнение аллометрического роста $L = aH^b$, где L - линейные размеры (длина, толщина), a и b - константы. Уравнение этого вида неоднократно применялось многими исследователями не только для выяснения размерно-весовых соотношений, но также для установления связи между линейными параметрами (высотой, длиной, толщиной) [37, 63].

Нами была выявлена связь между длиной и высотой, толщиной и высотой, толщиной и длиной. Полученные зависимости для каждого района в отдельности приведены в табл. I2.

Таблица I2
Уравнение зависимости длины (L) от высоты (H), толщины (S)
от высоты и длины у черноморских устриц

Район сбора, залив	Размер-ный диапазон, мм	$L = aH^b$	$S = aH^b$	$S = aL^b$
Егорлыцкий	8-50	$L = 0,839 \cdot H^{0,999}$		
	50-83	$L = 1,515 \cdot H^{0,866}$		
	8-83	$L = 1,234 \cdot H^{0,910}$	$S = 0,108 \cdot H^{1,225}$	$S = 0,0784 \cdot L^{1,137}$
		$R = 0,971$	$R = 0,935$	$R = 0,909$
Каркинитский	8-50	$L = 1,013 \cdot H^{0,932}$		
	8-70	$L = 0,895 \cdot H^{0,971}$	$S = 0,15 \cdot H^{1,158}$	$S = 0,175 \cdot L^{1,186}$
		$R = 0,913$	$R = 0,912$	
Джарылгачский	8-72	$L = 1,1 \cdot H^{0,977}$	$S = 0,14 \cdot H^{1,173}$	$S = 0,121 \cdot L^{1,261}$

Таким образом, определены практически единые закономерности роста линейных параметров тела у устриц всех черноморских популяций. Из приведенных уравнений видно, что у устриц, обитающих в Черном море, наблюдается почти одинаковая скорость увеличения длины раковины относительно высоты. Только особи Егорлыцкого залива несколько выделяются более высоким темпом роста и соответственно достигают большей высоты.

Значение константы во всех случаях (табл. I2) зависимости длины от высоты меньше единицы, т.е. перед нами пример отрицательной аллометрии,

когда рост в длину отстает от роста в высоту. И только у устриц из Егорлыцкого залива размером 8–50 мм рост длины относительно высоты является процессом изометрическим (коэффициент b близок к 1) и пропорции раковины (отношение длины к высоте) в процессе роста практически не меняются. У устриц размером 50–83 мм рост длины относительно высоты замедляется, т.е. идет по принципу отрицательной аллометрии ($b = 0,866$).

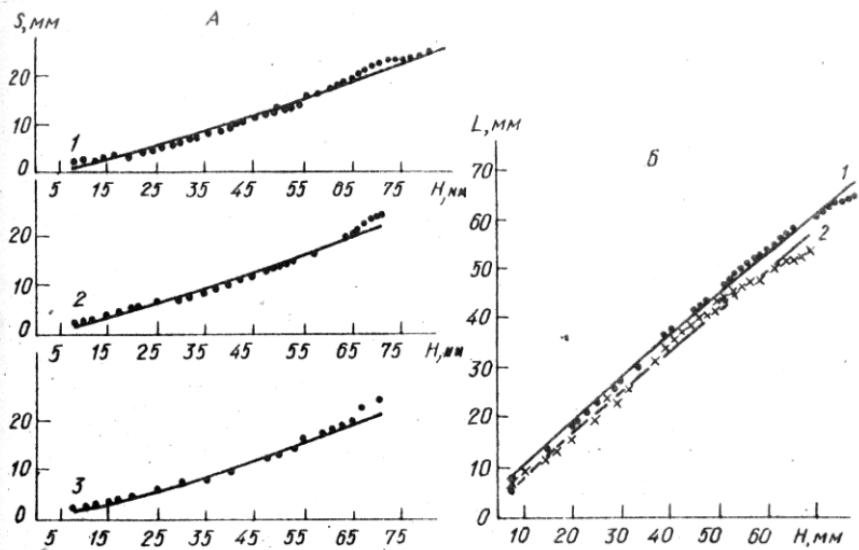


Рис.17. Относительное увеличение толщины (А) и длины (Б) раковины по мере роста высоты устриц из Егорлыцкого (1), Каркинитского (2) и Джарылгачского (3) заливов.

В уравнениях, связывающих толщину с высотой и длиной, показатель b чуть больше 1, т.е. рост в толщину происходит по типу положительной аллометрии; по мере роста устриц в высоту и длину происходит постоянное их утолщение. С возрастом отворки становятся все более выпуклыми.

О достоверности данных функциональных связей свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции между линейными измерениями.

Графический анализ данных (рис.17) показывает, что эти зависимости носят почти прямолинейный характер. Эмпирические точки компактно ложатся вокруг расчетных линий. Угол наклона к оси абсцисс прямых, описывающих зависимости между толщиной и высотой устриц, не превышает 30° , а между длиной и высотой – равен 45° .

Связь между весовыми и линейными показателями устриц

Для определения количественных закономерностей роста устриц, расчета суммарной полезной продукции устричных хозяйств, а также при экспериментальном изучении питания, дыхания и других процессов, происходящих в организме этих моллюсков, необходимо располагать дифференцированными данными поразмерного общего веса, веса створки и мягких частей тела. Указанные весовые характеристики можно получить исходя из предварительно найденной связи между весовыми и линейными показателями.

Взаимосвязь между этими параметрами найдена для некоторых моллюсков посредством применения уравнений различных видов, но большинство авторов считают, что связь между размерно-весовыми характеристиками выражается степенным уравнением $W = \alpha H^b$ (10), где W – вес моллюска, H – длина (линейные размеры), α – коэффициент пропорциональности, характеризующий вес (g) при высоте в 1 мм, b – коэффициент дифференциального роста. Пригодность этого уравнения показана как для пресноводных моллюсков [22, 63], так и морских и солоноватоводных [19]. И.А. Садыхова [37] для установления связи между весом, высотой и длиной дальневосточных мидий использовала степенное уравнение после приведения его к логарифмической форме: $\lg W = \lg b + \alpha \lg H$.

Таких исследований в отношении черноморских устриц не проводилось.

Изучение относительного роста устриц и рассмотрение его закономерностей является неотъемлемой частью общего исследования роста. Возрастание общего веса устриц связано в основном с увеличением трех параметров – высоты, длины и толщины. При этом наиболее видимым линейным показателем роста является высота, которую в полевых условиях можно измерить значительно легче и точнее. Исходя из этого, высоту устриц мы использовали в качестве основной независимой переменной. Результаты измерений высоты, полученные на обширном материале, охватывающем большие интервалы веса, объединяли в вариационные ряды с классовым промежутком в 1 мм. Для каждого класса были рассчитаны средние значения общего веса, веса створок, веса тела, веса интервальварной (мантийной) жидкости, а также длина и толщина.

Графический анализ эмпирических данных показал, что связь между весовыми и линейными параметрами устриц может быть описана уравнением степенной параболы (10). В результате исследований была установлена связь общего веса ($W_{об}$), веса створок ($W_{ств}$), веса тела (W_t), с высотой (H) и общего веса с длиной (L) и толщиной (S). Числовые значения коэффициента представлены в табл. I3. Из приведенных данных видно, что у устриц, взятых с естественных банок Егорлыцкого и Кarkinитского заливов, дифференциальный рост практически одинаков – параметры b степенной зависимости незначительно различаются для каждого сезона и района сбояния. Все полученные показатели степени больше 1, что говорит о положительной аллометрии роста; по мере возрастных изменений

линейных размеров происходит быстрое увеличение общего веса. Почти с той же скоростью происходит увеличение веса створок и значительно медленнее – прирост мяса. Таким образом, интенсивное увеличение общего веса устриц происходит в основном в результате утяжеления створок.

При сравнении коэффициентов δ для различных сезонов года наибольшие его числовые значения отмечены для лета, когда происходит интенсивный рост устриц. Увеличение общего веса и веса створок относительно роста высоты у устриц из Каркинитского залива происходит несколько интенсивнее, чем у устриц из Егорлыцкого (табл. I3). В связи с этим, каркинитские моллюски почти всегда имеют более тяжелые створки.

Несмотря на то, что для егорлыцких устриц получены более низкие показатели коэффициентов δ , которые говорят о менее интенсивном приросте веса тела, при сравнении одноразмерных егорлыцких и каркинитских особей отмечается почти одинаковый, а иногда даже несколько меньший вес тела у последних, за счет большего числового выражения коэффициента пропорциональности у егорлыцких устриц.

Расчетные данные, полученные для устриц, выращенных в экспериментальных садках, показывают, что скорость увеличения веса тела у них для всех рассмотренных сезонов значительно выше, чем у устриц с естественных биотопов (табл. I3). Это объясняется лучшими условиями обитания в садках (чистая проточная вода с большим количеством кислорода и пищи, оптимальная численность на 1 м²). Кроме того, устрицы из садков всегда очищали от обрастаний. Наиболее интенсивный прирост мяса у этих моллюсков отмечается осенью (коэффициент $\delta = 2,990$), когда происходит накопление резервных питательных веществ (углеводов, жиров), необходимых для поддержания жизни зимой.

Наряду с этим, рассчитанные параметры степенной параболы для соотношений общий вес – длина, общий вес – толщина для егорлыцких и каркинитских устриц в летний сезон показали, что величина коэффициентов α и δ для первого указанного соотношения имеет значение почти того же порядка, что и для соотношения общий вес – высота; показатель α в уравнениях общий вес – толщина на три порядка выше, чем во всех остальных зависимостях. Это свидетельствует о том, что с утолщением устрицы на 1 мм ее общий вес возрастает на большую величину, чем с увеличением на 1 мм длины или высоты.

Для продукционной характеристики устричных хозяйств и банок важным показателем является абсолютный вес тела устриц. Чтобы тщательно исследовать зависимость вес тела – высота в вариационных рядах были выделены две размерные группы устриц – до 60 и выше 60 мм. В основу разделения на эти группы легли результаты наблюдений за ростом устриц в садках, которые показали, что наиболее интенсивный прирост в высоту отмечается у особей размером до 60 мм.

Данные статической обработки показывают, что числовые значения коэффициентов α и δ у обеих групп существенно различаются. У

Таблица 13
Параметры связи α и δ весовых (г) и линейных (мм) показателей
у черноморских устриц

Район исследований	Показатель (отношение)	Весна			Лето			Осень		
		α	δ	Индекс апгрейдинга	α	δ	Индекс апгрейдинга	α	δ	Индекс апгрейдинга
Егорьевский залив, бакка	Общий вес - высота	0,0008	2,554	0,995	0,00025	2,837	0,997	0,00078	2,552	0,997
	Вес створок - высота	0,00031	2,713	-	0,00013	2,931	-	0,00028	2,737	-
	Вес тела - высота	0,00027	2,231	0,891	0,00011	2,445	0,978	0,00023	2,290	0,967
	Общий вес - длина	-	-	-	0,00048	2,793	0,971	-	-	-
Егорьевский залив, садки	Общий вес - толщина	-	-	-	0,122	1,908	0,970	-	-	-
	Общий вес - высота	0,00065	2,619	0,900	0,00057	2,628	0,988	0,00106	2,261	0,978
	Вес створок - высота	0,00035	2,709	-	0,00026	2,754	-	0,00023	2,449	-
	Вес тела - высота	0,0003	2,323	0,880	0,00073	2,569	0,944	0,00002	2,991	0,849
Карканинский залив, бакка	Общий вес - высота	0,00041	2,739	0,993	0,00071	2,579	0,987	0,00041	2,701	0,995
	Вес створок - высота	0,00028	2,769	-	0,00029	2,726	-	0,00023	2,759	-
	Вес тела - высота	0,00006	2,652	0,966	0,00008	2,531	0,911	0,00007	2,591	0,984
	Общий вес - длина	-	-	-	0,00161	2,427	0,915	-	-	-
Общий вес - толщина	-	-	-	0,110	1,839	0,914	-	-	-	-

устриц с банок Егорлыцкого залива наблюдается два типа относительного роста тела – положительная и отрицательная аллометрия. С увеличением высоты раковины до 60 мм происходит сравнительно быстрое нарастание мягких частей тела (коэффициент b колеблется в пределах 2,27–2,77), после 60 мм их рост заметно замедляется (b – от 0,25 до 0,94). У устриц из экспериментальных садков размером более 60 мм также отмечается некоторое уменьшение дифференциального роста веса тела. Разделив вариационные ряды еще на более однородные размерные совокупности и проведя расчеты, мы установили, что особенно интенсивная скорость прироста веса тела наблюдается у особей размером 35–60 мм, что, очевидно, связано с развитием половых органов, созреванием продуктов размножения и наступлением половой зрелости.

В большинстве случаев наблюдается хорошее совпадение фактических и вычисленных значений веса тела, особенно по уравнениям вида (I) после разделения вариационных рядов на две, три группы. Высокие значения индексов аппроксимации (табл. I.3) показывают, что подобранные степенные параболы хорошо отражают результаты наблюдений. Все эмпирические точки ложатся вдоль парабол роста. Во многих случаях они либо непосредственно расположены на теоретических кривых, либо незначительно рассеяны около них. Это свидетельствует о том, что для выражения связи между весом и высотой справедливо выбрано уравнение степенной параболы.

На основании полученных уравнений связи между весовыми показателями и высотой составлены таблицы общего веса, веса створок и веса тела для всех размеров егорлыцких устриц с интервалом в 1 мм (табл. I.4). Так как непосредственное определение общего веса во многих случаях затруднено, а веса тела и створок без нарушения целостности организма совершенно невозможно, составленные таблицы будут иметь практическое и теоретическое значение.

Для выяснения достоверности различных уравнений и нахождения более удобной и простой формулы для определения веса тела по высоте мы использовали в качестве аппроксимирующих форм связь между этими показателями следующие два уравнения:

$$W = \alpha + bH; \quad (II)$$

$$W = \alpha + bH + cH^2. \quad (I2)$$

Относительно применения этих уравнений для нахождения зависимости существует два мнения: одни исследователи считают их малоприемлемыми, поскольку при нулевом значении аргумента (H) функция (W) часто не превращается в нуль (23); другие авторы использовали их для нахождения связи между различными параметрами (37, 62 и др.).

Рассчитав для каждого сезона и района значение параметров α и b в уравнениях вида (II), мы получили линейные модели связи между весом тела и высотой устриц. Наибольшие величины индекса аппроксимации были получены после разделения вариационного ряда на две–три размерные группы.

Таблица 14

Весовые показатели (г) черноморских устриц из Егорлыцкого залива, рассчитанные по уравнению $W_m = \alpha H^b$

Высота раковины, мм	Банка			Экспериментальные садки
	Общий вес	Вес створок	Вес тела	
I	0,0008	0,0003	0,0002	0,0001
2	0,005	0,002	0,001	0,001
3	0,013	0,007	0,003	0,004
4	0,028	0,012	0,005	0,005
5	0,047	0,023	0,009	0,006
6	0,075	0,038	0,14	0,09
7	0,111	0,057	0,19	0,01
8	0,153	0,082	0,26	0,02
9	0,211	0,114	0,034	0,03
10	0,276	0,152	0,044	0,035
11	0,352	0,197	0,054	0,042
12	0,440	0,249	0,066	0,049
13	0,539	0,311	0,079	0,055
14	0,652	0,381	0,095	0,066
15	0,775	0,460	0,110	0,076
16	0,917	0,549	0,128	0,081
17	I,07	0,648	0,147	0,088
18	I,242	0,758	0,168	0,097
19	I,421	0,879	0,189	I,14
20	I,620	I,011	0,214	0,133
21	I,835	I,156	0,239	0,154
22	2,066	I,313	0,266	0,177
23	2,314	I,483	0,294	0,203
24	2,586	I,670	0,325	0,230
25	2,863	I,863	0,356	0,260
26	3,164	2,074	0,389	0,292
27	3,484	2,300	0,424	0,327
28	3,823	2,540	0,462	0,364
29	4,182	2,80	0,500	0,405
30	4,560	3,071	0,54	0,448
31	4,957	3,369	0,583	0,494
32	5,376	3,661	0,626	0,543
33	5,815	3,983	0,672	0,596
34	6,275	4,322	0,72	0,652
35	6,757	4,679	0,769	0,710
36	7,261	5,054	0,821	0,772
37	7,787	5,452	0,873	0,838
38	8,385	5,860	0,928	0,908
39	8,906	6,294	0,985	0,981
40	9,50	6,743	I,044	I,06
41	I,0,12	7,215	I,105	I,14
42	I,0,76	7,707	I,168	I,225
43	I,1,425	8,22	I,233	I,314
44	I,2,I16	8,753	I,301	I,405
45	I,2,89	9,34	I,368	I,505
46	I,3,57	9,89	I,441	I,607
47	I,4,84	I,0,50	I,511	I,717
48	I,5,13	I,1,11	I,586	I,725
49	I,5,95	I,1,75	I,663	I,94
50	I,6,79	I,2,42	I,741	2,06
51	I,7,66	I,3,11	I,822	2,19
52	I,8,56	I,3,83	I,905	2,32
53	I,9,49	I,4,58	I,99	2,45
54	20,44	15,33	2,077	2,595
55	21,42	16,12	2,164	2,74

Продолжение табл. I.4

Высота раковины, мм	Банка			Экспериментальные садки
	Общий вес	Вес створок	Вес тела	
56	22,42	16,96	2,257	2,89
57	23,45	17,78	2,351	3,05
58	24,52	18,64	2,446	3,21
59	25,69	19,56	2,544	3,38
60	26,74	20,55	2,644	3,55
61	27,89	21,40	2,746	3,73
62	29,2	22,38	2,85	3,92
63	30,28	23,45	2,956	4,11
64	31,52	24,41	3,065	4,31
65	32,80	25,47	3,175	4,51
66	34,10	26,55	3,291	4,73
67	35,44	27,67	3,404	4,94
68	36,80	28,82	3,541	5,16
69	38,20	30,00	3,763	5,40
70	39,64	31,14	3,887	5,63
71	41,09	32,43	4,014	5,87
72	42,58	33,63	4,142	6,12
73	44,11	35,0	4,273	6,38
74	45,66	36,32	4,407	6,65
75	47,25	37,68	4,543	6,92
76	48,88	39,07	4,681	7,20
77	50,54	40,49	4,821	7,486
78	52,23	41,94	4,964	7,78
79	53,99	43,44	5,109	8,08
80	55,77	44,95	5,256	8,39
81	57,51	46,51	5,406	8,707
82	59,34	48,14	5,558	9,03
83	61,21	49,75	5,712	9,365
84	63,10	51,38	5,87	9,805
85	65,04	53,07	6,029	10,0
86	66,99	54,8	6,195	10,41
87	69,02	56,56	6,364	10,78
88	71,08	58,42	6,521	11,15
89	73,14	60,19	6,69	11,54
90	75,25	62,66	6,711	11,6

Для устриц Егорлыцкого залива уравнения, рассчитанные по модели (12), в числовой форме имели следующий вид:

$$\text{для размера } 4-30 \text{ мм } W_t = 0,019 + 0,00008H + 0,0003H^2;$$

$$\text{для размера } 31-60 \text{ мм } W_t = 0,628 - 0,058H + 0,0017H^2;$$

$$\text{для размера } 61-89 \text{ мм } W_t = 33,3 + 1,011H - 0,0067H^2.$$

Фактический и вычисленный вес тела по уравнениям вида (II) и (12) незначительно различаются между собой.

Полученные линейные и квадратичные зависимости в силу простоты вычислений могут быть использованы для расчета веса тела устриц по их высоте.

Обоснование промысловой меры и оптимального периода для вылова устриц

Полученные нами весовые соотношения между отдельными частями организма устриц - створками, телом и интервальварной жидкостью свидетельствуют (рис.18), что у устриц в раннем возрасте (10-40 мм) наблюдается наименьший процент веса створок (55,0-68,0) от веса целого моллюска и наибольший (12,0-29,7) - интервальварной жидкости. Максимальный вес створок (74,0-82,2%) и минимальный вес интервальварной жидкости (8,2%) отмечается у устриц старших размерных групп (70-90 мм), имеющих очень толстые створки и малый объем полости.

У устриц из всех исследованных районов обитания наибольший процент веса тела (12,7) отмечается у особей размером 41-70 мм, несколько меньше он у молоди (10-40 мм) - 11,7, а у моллюсков размеров 71-80 мм снижается до 11,1. У устриц, выращенных в экспериментальных садках, средний процент веса тела составляет для молоди (10-40 мм) 12,9%, для двухгодовиков (41-60 мм) - 12,9%; для трехгодовиков (61-80 мм) - 12,8% (рис.18).

С точки зрения хозяйственного использования наиболее важным показателем является абсолютный вес тела. Максимальный вес тела (3,9-7,2 г, иногда 10-12 г) в осенний период имеют устрицы размером 61-70 мм, выращенные в экспериментальных садках. На устричных банках особи с таким содержанием мяса никогда не встречались.

Наблюдения за размножением устриц и созреванием половых продуктов показали, что значительная часть особей размером до 60 мм два раза участвовала в нересте.

Таким образом, реализация моллюском размером более 60 мм в возрасте трехлеток (2+) является наиболее рентабельной и выгодной для хозяйства. Лишний год содержания устриц в хозяйстве приведет только к дополнительным экономическим затратам, значительному повышению себестоимости продукции при очень малом увеличении веса мягких частей тела. Учитывая необходимость охраны и увеличения существующих запасов устриц, имеющих первостепенное значение для функционирующего устричного хозяйства, промысловый размер должен быть не менее 60 мм. Этот размер, рекомендованный нами на основании изучения биологии устриц, несколько превышает ранее принятую промысловую меру - более 55 мм /34,35/.

Для выяснения оптимальных сроков вылова и реализации устриц прослежены изменения весовых соотношений у устриц в течение летне-осеннего периода (см.рис.18). Процент веса тела устриц размером 21-40 мм не претерпевает существенных сезонных изменений, и лишь к осени наблюдается едва заметное его увеличение. Это объясняется тем, что устрицы этих размеров из Егорлыцкого залива и в большей части из Каркинитского только готовятся к размножению, и содержание протеина у них в течение лета не

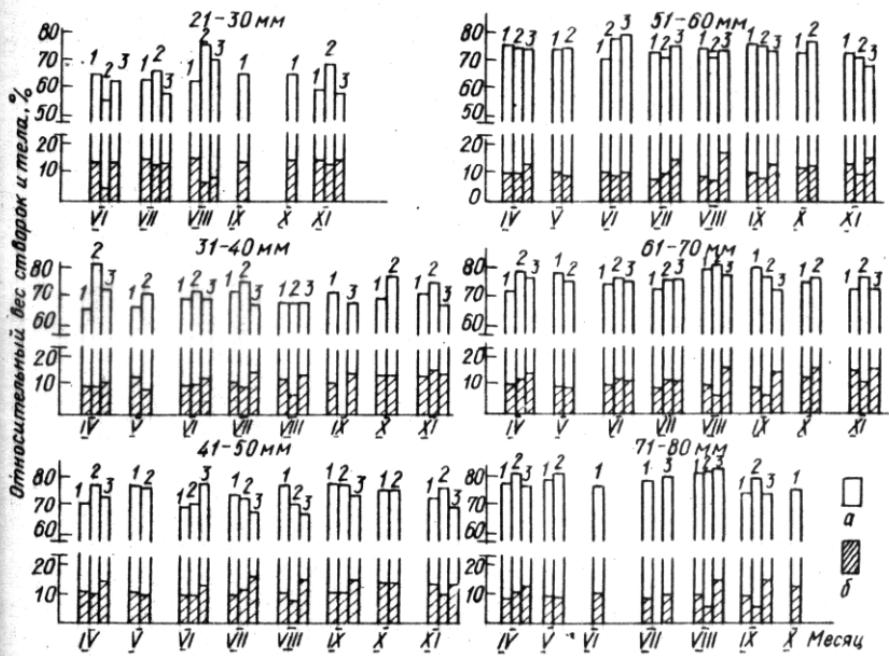


Рис. 18. Сезонная динамика относительного веса створок (а) и тела (б) различных размерных групп:
 1 - устрицы Егорлыцкого залива; 2 - устрицы Каркинитского залива;
 3 - устрицы из экспериментальных садков. Процент веса створок и веса тела откладывается от основания абсцисс.

уменьшается, так как вымета личинок не происходит. Незначительное повышение веса тела устриц к осени происходит в результате накопления углеводов. По данным С.А. Горомосовой [8], у размерной группы 30-45 мм содержание сырого протеина в течение лета почти постоянно – 9,1-9,5%; количество углеводов летом колеблется от 4,3 до 5,2% и в конце августа увеличивается до 7,0%.

Показатели как абсолютного, так и относительного веса тела у устриц размером 41-80 мм на протяжении вегетационного периода претерпевают существенные изменения, связанные с размножением. Весной (конец марта – середина мая) вес тела несколько выше, чем летом. Это совпадает с созреванием половых продуктов, при котором происходит усиленный синтез белка. Минимальный вес тела устриц летом объясняется их интенсивным размножением. Мясо устриц летом тоньше, гонады водянистые, так как фолликулы совершенно свободны от половых клеток. Сразу после размножения устрицы начинают усиленно питаться, накапливая питательные вещества (жиры,

Таблица 15

Результаты технохимических исследований устриц
(улов 16.XII 1969 г.)

Показатель	Егорлыцкий залив	Экспериментальные садки
Общий вес пробы для анализа, г	1000	1000
Количество экземпляров в пробе	25	24
Средний вес 1 экз., г	40,0	41,6
Вес мяса к весу целых устриц, %	17,5	17,0
Вес створок к весу целых устриц, %	76,5	72,0
МСЖ и потери при разделке, %	6,0	11,0
Содержание в мясе, % к весу тела		
влаги	81,2	80,7
белков	7,1	7,4
жира	1,3	1,2
минеральных веществ	1,2	1,2
углеводов и других веществ	9,2	9,5
калорийность 100 г мяса (условно), ккал	79	80
Дополнительные химические и физико-химические показатели		
Общее содержание летучих оснований, % азота, в мг	16,7	16,7
В том числе амиака	16,2	16,2
триметиламина	0,5	0,5
Титруемая кислотность мяса, % уксусной кислоты	0,35	0,35
Водоудерживающая способность мяса, % связанной воды	61,9	61,9
Буферность, град	82	99
Нежность мяса по прессметоду	4787	4280

углеводы), которые им необходимы для поддержания жизни зимой. Накопление резервных питательных веществ происходит в течение сентября – октября и определяется термическим режимом моря, причем осенью отмечается увеличение содержания углеводов до 7,2% и жиров до 1,7% на сырое вещество по сравнению с летом, когда их в теле лишь 3,7–4,8 и 0,8–1,1% [8]. В этот период устрицы имеют наибольший вес тела. С понижением температуры воды до +4–5°C интенсивность их питания заметно уменьшается и увеличение веса тела прекращается.

Для выяснения времени, в течение которого вес тела продолжает оставаться высоким, нами совместно с лабораторией технологии АзЧерНИРО в середине декабря 1969 г. были проведены технохимические исследования устриц, в ходе которых было установлено, что процент веса тела, так же как процентное соотношение углеводов, протеинов и жиров у устриц в декабре, находится на уровне осенних месяцев (табл. 15). При сопоставлении данных по химическому составу устриц из садков и с естественных банок замечено, что содержание основных компонентов – белка, углеводов и жира

у этих моллюсков практически одинаково. Заметная разница наблюдается в весовых и некоторых физико-химических показателях – буферности, калорийности и нежности мяса (табл.15).

Некоторое уменьшение веса тела устриц было отмечено лишь в январе-феврале в связи с затратами запасных питательных веществ на энергетические процессы, которые, хотя и не очень интенсивно, но продолжают происходить в организме.

Таким образом, основываясь на полученных данных, можно заключить, что наиболее рациональными сроками для вылова и реализации устриц как выращенных в хозяйствах, так и обитающих на банке, является осень (октябрь-ноябрь) и первый месяц зимы, когда устрицы имеют наибольший вес тела и наиболее высокую пищевую ценность. В январе – марте в связи с уменьшением веса тела устриц их реализация будет менее рентабельна. В период созревания половых продуктов и размножения (с апреля по август) вылов устриц производить не следует. Это будет способствовать воспроизведству их запасов и повышению продуктивности устричных банок.

ЗАПАС И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УСТРИЦ В ЧЕРНОМ МОРЕ

В настоящее время запасы устриц в Черном море невелики и сосредоточены главным образом в заливах северо-западной части моря.

При разработке проблемы искусственного выращивания устриц в Черном море возникла необходимость систематического контроля за состоянием сохранившихся устричных банок и тщательного обследования районов, где ранее обитали эти моллюски. Это поможет уточнить запасы и их распределение, найти пути повышения естественной продуктивности банок, выявить наиболее рентабельные участки дна для сбора устричной молоди, выяснить величины возможной годовой мощности планируемого устричного хозяйства, а также своевременно обнаружить проникновение в новые районы раканы. Только при поддержании естественных запасов на определенном уровне возможно правильное и успешное функционирование устричного хозяйства, которое в первые годы будет пополняться и работать за счет устричной молоди, собранной на коллекторы в период естественного нереста этого моллюска.

Для определения запасов устриц нами были использованы материалы драгажных сборов, так как многочисленные параллельные наблюдения показали, что дночерпатель на устричных банках работает неудовлетворительно. Так, в октябре 1964 г. вычисленный запас устриц в Егорлыцком заливе по уловам драги составил 14,3 млн., а по пробам дночерпателя – около 140 млн.экз. В 1966 г. двухкратная съемка, проведенная в этом заливе (в мае и октябре), позволила определить запас устриц 7,2-7,4 млн.экз. по драгажным пробам, тогда как по дночерпательным пробам запас в мае в 10 раз превышал эту цифру, а в октябре был в 4 раза меньше. Часто

дночертатель вовсе не приносил грунта, что давало ложную картину распространения устриц на банке. Помимо этого, материал, собранный дночертателем, создавал неправильное представление о размерном составе популяции: в его сборах в Каркинитском заливе никогда не встречались устрицы высотой более 7,5 мм и процент устриц промыслового размера на всех устричных банках всегда был ниже, чем по результатам драгажных сборов. объясняется это использованием молодью в качестве субстрата для оседания особей старших возрастных групп, в связи с чем более старые устрицы, располагающиеся в нижних слоях, не захватываются дночертателем. Так, устриц промыслового размера в Егорлыцком заливе в 1964 г. было в популяции, по данным драги, 31,9%, а по данным дночертателя - 19,9%, в Каркинитском соответственно 17,8 и 12,0%. При работе дночертателя на устричных банках момент случайности играет большую роль в силу приуроченности устриц к твердым, очень плотным участкам грунта (каменистым и скалистым, как в районе устричной банки Каркинитского залива) и их способности распределяться по дну не равномерно, а отдельными пятнами. Несомненно, драга также не может дать абсолютных показателей плотности и имеет ряд погрешностей, подробно рассмотренных в работах В.Н.Никитина [34], Л.В.Арнольди [2] и др. Однако многие из этих исследователей высказались в пользу применения драги и других буксируемых орудий лова для учета огромного большинства видов моллюсков. Так, В.Н.Никитин [34] указывал, что при количественном изучении донной фауны на устричных банках дночертатель неприменим, а драга на таких грунтах может использоваться не только для качественной характеристики зообентоса, но и для определения запасов устриц и изучения количественных соотношений различных гидробионтов в биоценозе устричного ракушечника.

Проанализировав литературные данные и собственные наблюдения, мы пришли к выводу, что при существующей методике сбора драга, хотя и дает несколько заниженные величины, является наиболее приемлемым орудием для учета запаса устриц. Учитывая, что все предшествующие сведения о запасах устриц рассчитаны по данным драгирования [17, 33, 34, 42], мы имеем возможность сравнивать их с нашими и выявить тенденцию изменения запасов.

Распределение и запас устриц в Егорлыцком заливе

Егорлыцкий залив долгое время оставался неизученным. Даже фундаментальные гидробиологические исследования, проведенные в северо-западной части Черного моря С.А.Зерновым [16], не коснулись акватории этого залива. Впервые специальные исследования качественного состава зообентоса этого залива были проведены В.Л.Паули в июле 1923 г., в результате чего было внедрено и описано четыре биоценоза: песка, ила, ракушечника и хары с зостерой [36]. Дальнейшие исследования, выполненные К.А.Виноградовым [7], С.Г.Гринбартом [9], показали, что донная фауна залива относительно разнообразна и количественно обильна.

Для получения более полного представления о распределении устриц в Егорлыцком заливе нами была обследована вся его акватория, включая и мелководье (см.рис.2). Проведенные исследования позволили выделить районы, занятые биоценозом устричного ракушечника. В мелководной части залива обнаружено большое количество банок (отмелей) небольших по площади, но довольно богатых устрицами. Такого обилия устричных банок мы не обнаружили ни в одном другом районе Черного моря. Вероятно, созданию относительно благоприятных условий для развития биоценоза устричного ракушечника способствуют защищенность залива от действия волн открытой части моря и наличие твердого грунта из песка и битой ракуши.

Все мелководные устричные банки расположены в северо-западной части залива на глубине 1,5-3,2 м и занимают площадь около 1,6 тыс.га. Грунты на этих банках плотные, состоящие из створок отмерших устриц, милчий, венусов, талесов и песка с незначительными примесями ила. Устрицы на мелководных банках залегают тонким слоем, отдельными небольшими группами (рис.19). Наличие песчаного грунта благоприятствует массовому развитию эпифауны, в основном зостеры и хары, которые к концу лета обильно разрастаются, образуя сплошные заросли. К основным видам, встречающимся почти на всех мелководных банках, относятся мидии, которые по сравнению с другими видами имеют наибольшую плотность и биомассу. На некоторых отмелях устрицы и мидии встречаются почти в равных количествах и составляют ядро биоценоза. Общий запас устриц на 12 выделенных нами наиболее богатых банках (рис.20) составляет около 4,2 млн.экз. Основная часть популяции (81,4%) представлена особями размером 50-80 мм. Промысловый запас равен 3,1 млн.экз. Наибольшая плотность устриц отмечена на банке глубиной 2-2,5 м, расположенной напротив Юрковского кордона, названной нами Юрковской устричной банкой (рис.20). Этую банку можно рекомендовать для сбора устричной молоди.

Основная устричная банка, расположенная у входа в Егорлыцкий залив на глубине 3,8-5,5 м, ограничена меридианами $31^{\circ}46'$ Е и $31^{\circ}52'$ Е и параллелями $46^{\circ}20'$ и $46^{\circ}25'N$ (рис.20). В период наблюдений замечено некоторое сокращение общей площади, занятой устрицами - от 6,0-6,5 тыс.га (1964-1967 гг.) до 5,5 тыс.га (1969 г.). Основной причиной уменьшения площади устричника является увеличение биоценоза зостера и филлофоры, граничащего с устричником в восточной и южной частях. Устричник в этих частях покрыт густым покровом этих макрофитов, создающих весьма неблагоприятные условия существования не только для устриц, но и для всей фауны. Если до 1967 г. в уловах драги здесь устрицы отмечались, то в 1969 г. они полностью отсутствовали.

Максимальная плотность этого моллюска отмечалась в центральной и северо-западной частях банки (см.рис.20) на глубинах от 3,8 до 4,2 м, где на небольшой площади было сконцентрировано наибольшее количество устриц, составляющих 40,9% всего запаса, находящегося на этой банке.



Рис.19. Дно мелководной устричной банки Егорлыцкого залива.

Большое количество молоди свидетельствовало, что именно на этом участке происходит наиболее активное ее оседание. Это объясняется комплексом благоприятных факторов, главный из которых является наличие плотного песчано-ракушечного грунта, не заросшего эпифауной.

Учитывая незначительную глубину места и наибольшую плотность устриц, мы рекомендуем и этот район для сбора устричной молоди, необходимой для организации промышленного устричного хозяйства. Наши экспериментальные исследования в 1970 г. по сбору молоди подтвердили правильность этого вывода. Анализ распределения устриц показал, что по мере удаления от центра банки происходит постепенное уменьшение их численности, вплоть до полного исчезновения.

В целом по району среднее количество устриц, приходящееся на одно десятиминутное драгирование, колебалось от 750 (1964 г.) до 172 экз. (1969 г.), а в 1966 и 1967 г. составило 284 и 278 экз. Таким же образом изменился и общий запас устриц: наибольшим он был в 1964 г. (14,3 млн.экз.), наименьшим – в 1969 г. (6 млн.экз.), в 1966–1967 гг. – 7,2 – 7,4 млн.экз. Увеличение численности устриц в 1964 г. объясняется обильным оседанием молоди в предшествующем году. Об этом свидетельствует анализ размерно-возрастного состава популяции устриц на банке в октябре 1964 г., когда отмечено большое количество особей (около 6 млн.экз.) в возрасте двухлеток (оседание 1963 г.).

В период с 1966 по 1969 г. замечено некоторое снижение общего запаса устриц на банке – с 7,4 до 6,0 млн.экз. По данным предшествующих исследований [17 и др.], запас устриц на этой банке колебался почти в этих же пределах – 5–7 млн. экз.

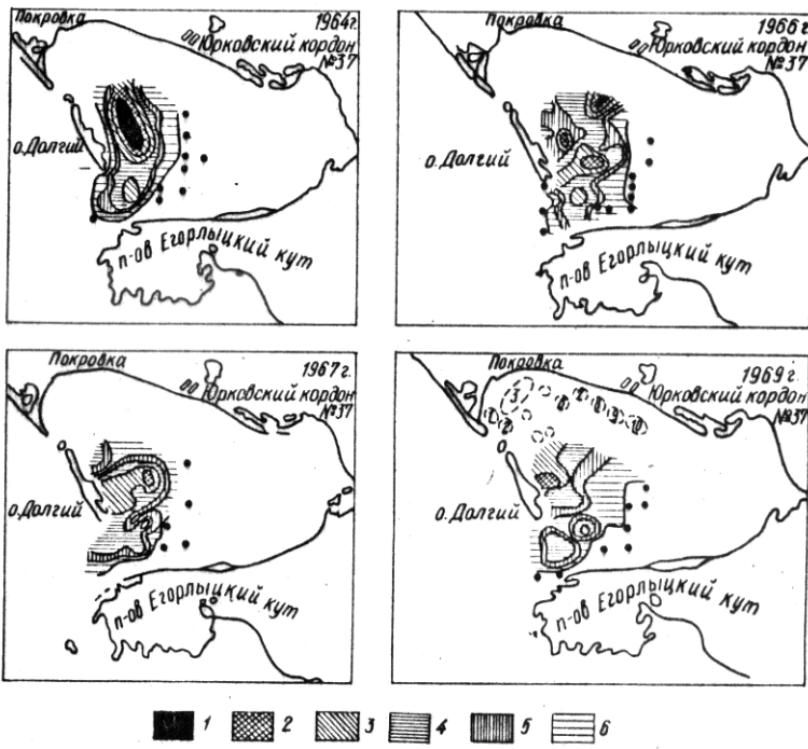


Рис.20. Распределение устриц в Егорлыцком заливе по наблюдениям 1964-1969 гг. (количество экземпляров за 10 мин драгирования):
1 - более 2000; 2 - 1000-2000; 3 - 500-1000; 4 - 100-500; 5 - 50-100; 6 - 1-50.

Популяция устриц Егорлыцкого залива состояла главным образом из особей размером 40-65 мм (1966 г. - 84,1%; 1967 г. - 86,1%; 1969 г. - 79,8%). В 1964 г. преобладали особи размером 35-60 мм (77,1%), а в 1970 г. - 45-70 мм (92,2%). В эти годы в популяции отмечалось незначительное количество как молоди размером 8-35 мм (1,4-14,9%), так и особей больше 70 мм (1,7-9,6%). Молоди на банке всегда было больше осенью (8,2-14,9%), чем весной (1,4-6,4%). Процент устриц промыслового размера увеличился от 31,9 в 1964 г. до 64,0 в 1970 г. (рис.21).

Промысловый запас в 1964 г. составил 4,5 млн.экз., а в остальные годы находился на уровне 2,6-3,0 млн.экз. Полученные нами данные о соотношении между высотой и возрастом дали возможность определить возрастной состав устриц на банке. По этим данным, преобладающими по чис-

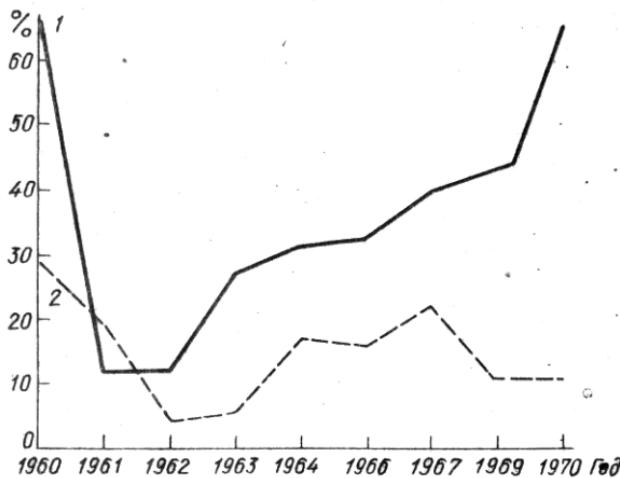


Рис.21. Изменение количества устриц промыслового размера по годам, %: 1 - в Егорлыцком заливе; 2 - в Каркинитском заливе.

ленности являются двух- и трехлетки; в каждой последующей возрастной группе численность моллюсков снижается.

Таблицы поразмерных весов, составленные нами на основании найденных уравнений взаимосвязи между размером и весом, позволили рассчитать продукцию устриц Егорлыцкой банки.

В период наших наблюдений отмечалось некоторое уменьшение как общей продукции устриц (вес в створках) от 300 т (1964 г.) до 150 т (1969 г.), так и полезной продукции (мягких частей тела) от 34,3 до 16,4 т. Уменьшение численности и биомассы устриц в 1969 г. произошло в результате высокой смертности, вызванной сурьмы гидрометеорологическими условиями в зимне-весенний период. Наибольший процент смертности отмечался у устриц младших возрастных групп (сеголетков, двух- и трехлеток), численность которых по сравнению с 1967 г. уменьшилась на 1,6 млн.экз., а общая биомасса - на 40 т.

Таким образом, в результате наших наблюдений и анализа литературных данных установлено, что, несмотря на отсутствие на банках промысла в течение длительного времени (15-20 лет), увеличения численности устриц за этот период не отмечалось. Необходимо отметить, что в настоящее время ожидать естественного увеличения численности устриц нет оснований, так как банки обильно заросли макрофитами и сильно загрязнены, что создает неблагоприятные условия для прикрепления молоди и дальнейшего ее

развития и является основной причиной ежегодного снижения численности молоди устриц в популяции. Так как в этом районе предполагается строительство устричного хозяйства, то прежде всего необходимо создать условия для увеличения численности устриц на банке.

Распределение и запасы устриц в Каркинитском и Джарылгачском заливах

Устричная банка Каркинитского залива, расположенная к востоку от Бакальской косы, занимает площадь 25–26 тыс. га (рис.22). На устричном ракушечнике этой банки происходит массовое развитие филлофоры, которая является основным препятствием для расселения устриц. Во все годы исследований участки с максимальной плотностью устриц располагались в южной, западной и северной частях банки, где за одно десятиминутное драгирование вылавливалось от 1102 до 3260 экз. Участок с несколько меньшей концентрацией устриц находился на востоке банки. Во всех районах с максимальным количеством устриц, как правило, почти не было филлофоры. В районах, где грунт был илистым, устрицы встречались единично или совсем отсутствовали. В целом на банке среднее количество устриц, приходящееся на одно драгирование, было максимальным в 1967 г. (444) и минимальным в 1966 г. (173 экз.), а в 1964 и 1969 гг. – соответственно 351 и 381 экз.

По нашим данным, общий запас устриц был наименьшим в 1966 г. (38 млн.экз.), когда на банке было замечено некоторое увеличение смертности устриц всех возрастных групп, вызванное интенсивным развитием в этот год филлофоры. В остальные годы запас устриц колебался незначительно (от 42 до 44 млн.экз.). Популяция устриц Каркинитского залива состояла в основном из особей размером 30–55 мм (1964 г. – 72,1%; 1966 г. – 67,5%; 1970 г. – 88,4%) и 25–55 мм (1969 г. – 78,4%). Только в 1967 г. на банке преобладали устрицы более крупных размеров (35–60 мм), составлявшие 76,6%. В связи с этим процент устриц промыслового размера был незначителен и колебался от 10,2 до 21,6% (см.рис.21). Популяция устриц Каркинитского залива была всегда представлена особями меньшего размера, чем в Егорлыцком заливе. В Каркинитском заливе особи размером 85–90 мм встречались единично. Оседая друг на друга, каркинитские устрицы образуют большие друзы, обильно обросшие известковыми трубками полихет, в связи с чем они трудно разделимы и имеют уродливую, неправильной формы раковину. Размерная структура популяции в октябре отличалась от майской присутствием значительно большего количества молоди.

Промысловый запас устриц был наименьшим в 1969 г. (4,5 млн.экз.), а наибольшим – в 1967 г. (9,5 млн.экз.), в 1964 и 1966 гг. – находился на уровне 7,0–6,5 млн.экз. В период наблюдений на банке преобладали как по численности, так и по биомассе устрицы в возрасте двух, трех лет. Общая биомасса устриц (в створках) колебалась от 667 до 836 т, а по-

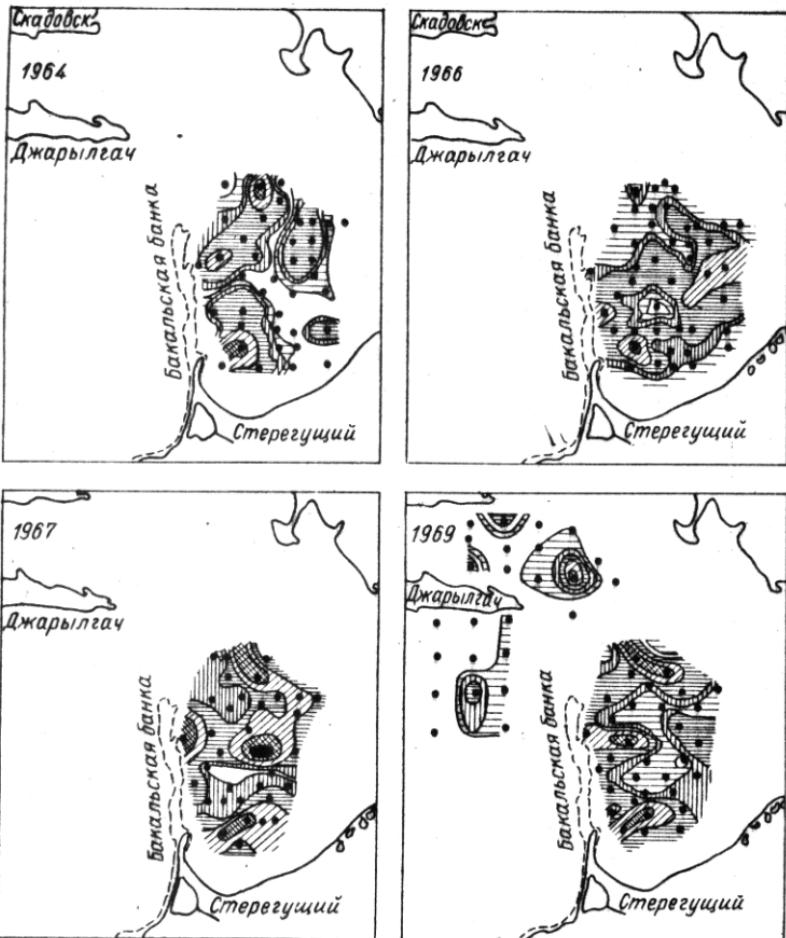


Рис.22. Раопределение устриц в Каркинитском заливе по наблюдениям 1964-1969 гг. (количество экземпляров за 10 мин драгирования). Обозначения те же, что на рис.20.

лезная (масса мягких тканей) – от 57 до 74,3 т. Промысловая биомасса, т.е. общая биомасса устриц промылового размера, составляла 166–344 т, а масса мягких тканей – 14,5–30 т. Несмотря на отсутствие промысла с 1954 г. по настоящее время увеличения численности, ни тем более биомас-

сы на банке, не произошло. Наоборот, в этот период даже замечено некоторое снижение общего запаса устриц с 42-47 млн. (1954-1963 гг.) до 38-44 млн.экз. (1964-1970 гг.).

Кроме Забакальской банки, небольшие устричные гряды расположены у Джарылгачской косы и при входе в Джарылгачский залив (см.рис.22). Площадь, занимаемая ими, равна 8 тыс.га. Эти устричники расположены на илисто-ракушечном грунте и массового скопления филлофоры на них не отмечается. Устрицы здесь не соединены в большие друзы, а встречаются в основном единичными экземплярами или скрепленными по две-три особи. Они имеют более правильную форму и больше похожи на егорлыцких, чем на забакальских устриц. Общий запас на этих участках был равен 7,4 млн.экз. Популяция устриц Джарылгачского залива была представлена главным образом особями размером 40-60 мм, составлявшими 67,2%. Устрицы промыслового размера составляли 30,38%, а запас их был равен 2,2 млн. экз.

В мелководной части Джарылгачского залива были выявлены небольшие устричные банки, расположенные узкой полосой параллельно берегу от косы Мелкой до косы Глубокой и у косы Синей с общим запасом устриц на них около 0,8 млн.экз. Небольшое количество устриц найдено возле сел Лиманского и Новороссийского. Устрицы распределяются здесь по дну небольшими скоплениями, обильно заросшими зостерой. Основная часть скоплений представлена особями размером 45-65 мм (82,7%). Процент устриц промыслового размера равен 53,2%, что составляет 0,43 млн. экз.

Результаты обследования западного и южного берегов Крыма, района Гудаутской банки и Керченского предпроливного пространства

В результате тщательного обследования западного и южного берегов Крыма (см.рис.3) устрицы в незначительном количестве обнаружены только на одной станции к западу от Бакальской косы. Вдоль западного побережья Крыма встречались лишь створки от погибших устриц. На всех станциях вдоль южного берега Крыма встречалась рапана, на западном побережье до с.Федоровка рапана отсутствовала. На ранее богатейшей Гудаутской устричной банке даже при подробной драгажно-шноркельной съемке живые устрицы не были обнаружены.

В районе Керченского предпроливья, где ранее также существовала богатейшая устричная банка [35], в 1969 г. были обнаружены живые устрицы размером от 14 до 67 мм. Общая численность устриц здесь была оценена приблизительно в 0,7 млн.экз. Устрицы промыслового размера составляли 27,4%, что равнялось 0,19 млн.экз. Ранее (1958-1960 гг.) устрицы на этих банках отсутствовали, а в 1961 г. были обнаружены на трех станциях [17].

Таким образом, в настоящее время устрицы сохранились в Егорлыцком, Каркинитском и Джарылгачском заливах, и в очень незначительном коли-

чество имеются в Керченском проливе. Общий запас устриц в Черном море, по данным 1964-1970 гг., составил 63,1 млн.экз., а промысловый - 12-13 млн.экз.

ВРАГИ И КОНКУРЕНТЫ УСТРИЦ И МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМИ. ПУТИ УВЕЛИЧЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ УСТРИЦ НА БАНКАХ

При обследовании устричных банок, а также в период работы на экспериментальных устричных хозяйствах большее внимание было уделено выявлению биоценотических связей устриц с одним из компонентов биоценоза устричника - сверлящей губкой из рода *Cliona*. Установлено, что 35% устриц на банках Егорлыцкого залива и 23% на банках Каркинитского залива поражены сверлящей губкой *Cliona vastifica* N. Поражение устриц происходит в течение всей их жизни. Отмечались даже случаи поражений сеголетков размерами 25-30 мм. Поражение происходит в результате оседания и дальнейшего развития личинок сверлильщика на поверхности створок моллюска, а также путем переселения его от зараженных устриц. Вместе с ростом устрицы происходит и разрастание колонии губок. Ко времени достижения устрицей промыслового размера, ее створки оказываются значительными перфорированными. Большая часть поверхности створок старых устриц размерами 70-80 мм испещрена ходами губок и представляет собой лабиринт тоннелей, заполненных телом клиона. Перфорация створок сверлящими губками отрицательно сказывается на жизнедеятельности устриц. Сквозное прошивливание створок способствует проникновению в мантийную полость ила, что приводит к гибели моллюсков. Данные биологических анализов показали, что у 100 перфорированных устриц промыслового размера вес мяса на 2 г меньше, чем у такого же количества неперфорированных. При современных запасах промыловых устриц ежегодная потеря в устричном мясе составляет в Каркинитском заливе около 100, а в Егорлыцком - 50 кг.

Полученные данные послужили основанием для пересмотра существующего мнения о характере биологической связи между моллюсками и сверлящими губками из рода *Cliona*. До настоящего времени эти отношения рассматривались как разновидность симбиоза - комменсализма [51, 74 и др.]. Однако отмеченные нами повреждения лигамента, сквозное сверление и другие виды активного разрушения раковины моллюска, являющиеся причиной их гибели, как и данные о снижении массы мяса у перфорированных устриц, служат основанием для вывода об иных биологических связях между моллюсками и сверлящими губками из рода *Cliona*, носящих характер аменсализма [6], при которых один вид (*Cliona vastifica* N.) угнетает другой (*Ostrea edulis* L.), но сам не испытывает его влияния [20]. В связи с тем, что предполагается поставка торговым организациям устриц в створках, поражение устриц клионой может приносить огромный вред. При транспортировке устриц губки быстро разлагаются, придавая устрицам гнилостный запах; при долгом хранении начинают портиться и устрицы. Кроме того,

при открытии устриц перед подачей к столу хрупкие раковины ломаются, причем осколки их попадают в мясо. Поэтому поражение сверлящими губками может осложнить сбыт устриц. Это вызывает необходимость применения мер по уничтожению или угнетению сверлящих губок. Нами апробирован простой способ, основанный на способности устриц длительно существовать вне воды. Периодическое изъятие устриц из воды на 3-4 ч (например, для очистки их от обрастаний) не отражается на жизнедеятельности устриц, но оказывается губительным для губок. Второй способ - погружение пораженных устриц в насыщенный раствор поваренной соли на 10-12 мин, которое приводит к гибели клион, также не отражаюсь на состоянии устриц. Для предотвращения расселения губок на устричных банках необходим постоянный отбор зараженных моллюсков и их створок.

По литературным данным [42, 43], особенно опасным хищником устричных банок является брюхоногий моллюск рапана (*Variola thomasiata Grosse*), вселившаяся в Черное море в 1947 г. С тех пор этот моллюск расселился на обширной акватории Черного моря [12]. Неосвоенными рапаном районами остались только устричные банки северо-западной части Черного моря. В период наших обследований этих районов до 1968 г. этот моллюск здесь не встречался. Лишь в мае 1968 г. у входа в Джарылгачский залив на глубине 6 м впервые были выловлены две рапаны. Затем в октябре 1968 г. и в мае 1969 г. на устричной банке Каркинитского залива вновь было обнаружено по 1 экз. рапаны. Однако вспышки ее численности на этих банках не произошло. В 1970 г. рапана не была обнаружена ни на одной из устричных банок.

На устричных банках Егорлыцкого залива в период наблюдений рапана ни разу не встречена [29]. Учитывая факт уничтожения рапаной Гудаутской устричной банки, проникновение ее в северо-западную часть создает определенную угрозу черноморским устрицам.

Большой вред устрицам могут причинить мидии, которые с самых ранних стадий развития являются их конкурентами как за жизненное пространство при оседании, так и в пищевом отношении. Наши опыты показали, что те устрицы, которые находились среди скоплений мидий в течение одного-двух летних месяцев, почти не имели прироста и в большинстве погибли. Мидии, обитая совместно с устрицами на одних и тех же участках банки, благодаря более быстрому размножению и росту, огромной плодовитости и мощной фильтрационной способности, а также вследствие сравнительно высокой сопротивляемости к проникновению паразитов, создают неблагоприятные условия для роста и развития устриц, что приводит к вытеснению с банки и даже гибели последних. Подобное "наступление" мидий на устриц наблюдается во многих морях, где промышляют и разводят устриц [59].

Увеличение численности устриц на банках и рациональная их эксплуатация представляет важную проблему. В целях улучшения состояния устричных банок в настоящее время крайне необходимо проведение комплекс-

ных мелиоративных работ, заключающихся в расчистке дна и подсыпке чистого субстрата для увеличения пригодной для оседания личинок площади. На первом этапе работ необходимо удалить с устричных банок макрофиты, мидии, обросшие и пораженные отворми моллюсков и другие предметы, засоряющие банки, а затем засыпать дно банки твердыми предметами - чистыми устричными и мидиевыми отвормами, битой черепицей и т.д. Учитывая, что популяция устриц Егорлыцкого залива является уникальной в масштабах Черного моря и что этот залив самой природой создан для экспериментальной устричной фермы, необходимо в первую очередь все мелиоративные работы начать в этом заливе, чтобы в ближайшие годы добиться превращения его в устричный парк. Весьма существенно, что устричные банки в этом заливе располагаются на небольшой глубине и проведение мелиоративных работ не составит большого труда. Наиболее целесообразно начать работы на севере Егорлыцкой устричной банки. Мелиоративные работы необходимо проводить с апреля и до 10 мая, т.е. до начала размножения устриц. Расчищать банки надо крайне осторожно.

Проблемой улучшения участков дна занимаются все страны, разводящие устриц [59]. Они улучшают не только песчаные и ракушечные участки, но даже илистые, предварительно расстелив на них просмоленную бумагу (толь), препятствующую росту макрофитов, которую засыпают слоями песка и раковин моллюсков, толщиной до 10-12 см. Хотя морское дно невозможно обработать, как обрабатывают поля, зарубежные фермеры отрекаются к этому и считают, что "устричные банки подобны саду, который надо культивировать". Изъятие с банок врагов, конкурентов, перепахивание, прореживание, разъединение - все это дает высокий эффект [59].

Проведение этих работ весьма важно для успешного функционирования устричного хозяйства. Устричная культура прекратит полностью свое существование, если она лишится естественных запасов устриц. Организация устричного хозяйства возможна только при большом пролуцировании оседающей молоди, для чего необходимы хорошие естественные устричные банки, дающие большое пополнение личинок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ПРОИЗВОДСТВЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ ОПЫТНОЙ ПАРТИИ УСТРИЦ
В САДКАХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО БАССЕЙНА,
РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАЗВЕДЕНИЮ УСТРИЦ В ЗАЛИВАХ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Организация устричных хозяйств на Черном море осложняется специфическими условиями, обусловленными его географическим положением. В Черном море практически отсутствуют приливы и отливы, облегчающие организацию устричных хозяйств, и большинство районов в зимний период замерзает. Вследствие этого свободное содержание устриц на грунте малоэффективно и нерентабельно. Наиболее приемлемыми для Черного моря являются хозяйства бассейно-садкового типа.

В 1968-1970 гг. параллельно с изучением биологии устриц нами было

проведено опытно-производственное выращивание этих моллюсков в условиях экспериментального бассейна. Выращивание устриц проводилось тремя основными этапами: 1) сбор устричной молоди на коллекторы; 2) выращивание молоди устриц на коллекторах до момента открепления и перенесения ее в садки; 3) выращивание устриц в садках до товарного размера. Первый этап осуществлялся в основном на естественных устричных банках Егорлыцкого залива; второй и третий - в экспериментальном бассейне.

В период опытно-производственной проверки, в результате применения различных типов коллекторов и способов размещения их на банке собрано и заселено в бассейн: молоди в 1968 г. - около 6000 экз., в 1969 г. - 10 000; взрослых устриц в 1968 г. - 12 000, в 1969 г. - 6 000 экз., выращивание которых до вселения в бассейн проводили в садках опытных устричных хозяйств Егорлыцкого залива.

Коллекторы с осевшей молодью после очистки от крупных форм обрастания переносили в экспериментальный бассейн в конце июля - начале августа. За период с июля по октябрь 1969 г. молодь устриц в бассейне вырастала в среднем почти до такого же размера (17,7 мм), как и в заливе (17,1 мм). Отход молоди в бассейне за этот период составлял 60% и в среднем был на уровне, указанном для залива - 61,4%.

Открепление молоди от коллекторов производили в начале второго лета в возрасте 10-12 месяцев при размерах более 20 мм, когда ее можно было легко отсоединить с незначительными потерями. К этому времени устрицы уже достаточно окрепли и в дальнейшем могли жить без субстрата. Открепление их в более раннем возрасте приводило к большим потерям. Устрицы раскладывали в садки, в которых они содержались в течение второго и третьего лета. Садки, так же как и коллекторы с молодью, подвешивали в бассейне на расстоянии 20-50 см от дна. В летний период устриц ежемесячно очищали от обрастаний, что способствовало их быстрому росту. Рост устриц в садках бассейна происходил значительно интенсивнее, чем в естественных условиях.

Пищевая ценность мяса устриц из садков бассейна была такой же высокой, как и у особей с банки (см.табл.15).

При выращивании устриц в садках как в бассейне, так и в заливе основная их часть (75-85%) в конце третьего лета достигала товарного размера. Устрицы, выращенные в садках, имели хороший внешний вид, почти круглую, правильную, заметно чащеобразную форму раковины, лишенную обрастаний.

В результате проведенных эколого-биологических исследований черноморских устриц, опытно-производственного выращивания их в экспериментальном бассейне, с учетом отечественного и зарубежного опыта по технике разведения этого моллюска, можно сделать следующие рекомендации для организации управляемых устричных хозяйств на Черном море.

I. В Черном море для промышленного разведения устриц может быть использована только грядовая устрица - *Ostrea edulis* L. (syn. *O. taurica* Куп.).

2. В Черном море могут быть созданы хозяйства двух типов: бассейно-садкового и типа морских придонных аквакультур. Первая система требует строительства бетонных бассейнов (вырастного, нагульного, товарного) различных размеров с постоянной оменой воды, в которых подвешены ярусами садки с устрицами и коллекторы с молодью. Для второй системы необходимы участки дна на глубине 2,2-3,0 м с плотным грунтом, где скорость течения не превышает 5 см/сек. На них располагаются двухярусные стеллажные установки с устрицами.

Учитывая незначительные естественные запасы устриц, новизну организации подобных хозяйств у нас в стране, считаем необходимым первоначально построить одно такое комплексное хозяйство с общим выходом товарной продукции до 3 млн. штук устриц в год при дальнейшем его расширении до 8-10 млн.

3. Сбор устричной молоди целесообразно проводить на всех природных устричниках Черного моря: в Егорлыцком заливе - на мелководных банках и у с.Долгого; Джарылгачском - у кос Синей и Глубокой; в Каркинитском - в центральной и южной частях Забакальской банки. Для обеспечения выхода товарных устриц в количестве 5 млн., исходя из величин отхода, необходимо ежегодно собирать 9-10 млн. спата.

После того, как будет налажена рентабельная работа первого устричного хозяйства, возникнет необходимость увеличения его мощности, а также расширения сети подобных хозяйств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

I. В Черном море обитает два вида устриц - *Ostrea edulis* (syn.0.*taurica* Куп.) и *Ostrea lamellosa* Br. (syn.0.*sublamellosa* Mil.). Последняя встречается очень редко и промыслового значения не имеет.

2. За последние десятилетия ареал черноморских устриц значительно сократился, и в настоящее время они сохранились только в заливах северо-западной части моря - в Егорлыцком, Каркинитском и Джарылгачском, а также в очень небольших количествах в районах Керченского предпроливного пространства.

Общий запас устриц в Черном море составляет около 63 млн. экз., из них промысловый - 13,1 млн.экз.

3. Естественные запасы черноморских устриц недостаточны для рентабельного промышленного лова. Для увеличения их численности необходима организация управляемых аквакультур, которые смогут обеспечить рациональную эксплуатацию сырьевых ресурсов этого ценного моллюска.

Благоприятными районами для организации устричных хозяйств являются заливы северо-западной части Черного моря - Егорлыцкий, Джарылгачский и Каркинитский (его забакальская часть). Наиболее перспективным для создания первого отечественного хозяйства является Егорлыцкий залив.

4. Основными компонентами пищи устриц в Егорлыцком заливе является детрит, содержание которого в пищевом комке составляет 93,6%, и фитопланктон (шесть-восемь видов диатомовых и два вида динофлагеллят).

5. Размножение черноморских устриц начинается с середины мая при температуре воды 16,2-19,0°C и продолжается до конца августа, иногда до начала сентября. Наиболее интенсивно нерест происходит в июне и июле, особенно в годы с теплой зимой и весной, а также с высокими (23-25°C) равномерными температурами воды летом. Процент устриц с личинками в мантийной полости колеблется от 14,9 (после холодных зим) до 39,8 (после теплых зим). Средняя плодовитость черноморских устриц составляет 300-500 тыс. экз. Продолжительность пелагического периода развития личинок колеблется от 12 до 28 дней и обусловливается, главным образом, температурным и трофическим факторами.

6. Оседание личинок устриц в Егорлыцком заливе происходит с серединой июня по начало сентября, с максимумом в июле. Интенсивность оседания в разные годы неодинакова и в значительной степени зависит как от численности личинок в планктоне и условий окружающей среды в период оседания, так и от района постановки коллекторов.

Наилучшими коллекторами для сбора устричной молоди являются створки устриц, мидий, черепица, как чистая, так и покрытая составом цемента, извести и песка. Наибольшее количество личинок оседает на субстраты, расположенные в придонном слое 10-60 см. Активно прикрепляются личинки к коллекторам, проплавившим в воде до 30 дней. Максимальное количество личинок оседает на внутреннюю поверхность створки, предпочитая их края. Молодь оседает группами, образуя скопления.

Наиболее благоприятными районами для сбора молоди являются мелководные устричные банки, а также северо-западная часть основной устричной банки.

7. Рост устриц практически происходит с мая по октябрь. Наиболее интенсивный рост отмечается в первые месяцы после оседания. Сеголетки к концу вегетационного периода достигают в среднем размера 14,7-35,3 мм и общего веса 0,63-3,6 г. В период с момента оседания до конца октября наблюдается высокая смертность устриц (от 38,4 до 68,3%). Линейный рост их в течение сезона имеет характер одновершинной кривой с максимумом в июле или августе. Устрицы размером 10-40 мм летом растут непрерывно, а рост особей размером 41-90 мм замедляется в мае и в период интенсивного нереста. Наибольший прирост веса отмечен в конце июля и в начале августа, меньший - осенью.

С возрастом (размером) рост устриц носит затухающий характер, причем темп линейного роста снижается быстрее, чем весового. Кривые линейного и весового роста хорошо описываются уравнением Берталанфи. Продолжительность жизни черноморских устриц, рассчитанная теоретически, в среднем равна 14,3 года.

Рост длины относительно высоты у устриц размером 8-50 мм является процессом изометрическим; у особей размером от 51 до 83 мм он происходит по принципу отрицательной аллометрии. Толщина раковины относительно высоты и длины увеличивается по типу положительной аллометрии.

Увеличение общего веса происходит в основном за счет утяжения створок. Общий вес моллюска и вес створок по мере линейного роста изменяется с близкой скоростью. Увеличение тела происходит медленнее: наиболее быстрое нарастание тела отмечается у устриц размером 5-60 мм, у особей размером более 60 мм рост тела замедляется.

Рост устриц в садках экспериментального бассейна и опытных хозяйствах происходит значительно интенсивнее, чем в естественных условиях. При выращивании в садках основная часть устриц (75-85%) в конце третьего лета достигает товарного размера. Устрицы из Егорлыцкого залива растут быстрее, чем из Джарылгачского и Каркинитского.

Промысловый (товарный) размер устриц должен быть более 60 мм. Наиболее рациональным сроком для реализации устриц является осень и первый месяц зимы.

8. Развитие отечественного устрицеводства должно идти по двум предлагаемым нами направлениям:

а) в направлении улучшения условий обитания устриц на естественных банках;

б) в направлении организации устричных хозяйств, где первоначально будет выращиваться молодь, собранная на естественных банках, с переходом в дальнейшем на полноциклические хозяйства.

Целесообразно создание хозяйств двух систем: бассейно-садкового и типа морских культур. Первоначально осуществить строительство одного комплексного устричного хозяйства с общим выходом товарной продукции до 3 млн. штук в год с дальнейшим расширением до 8-10 млн. Необходимо предварительное выдерживание устриц перед реализацией в специальном очистительном бассейне, в связи с возможным загрязнением их при выращивании в выростных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

1. АЛМАЗОВ А.М. Гидрохимия устьевых областей рек. Изд-во АН УССР, К., 1962, с.155-168.
2. АРНОЛЬДИ Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. П. Каркинитский залив. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 1949, т.8.
3. АФАНАСЬЕВ Г.А. Некоторые данные по весовому соотношению организмов у черноморских Lamellibranchiata. - Зоол. журн., 1938, т.17, вып.4, с.637-638.
4. БЕКМАН М.Ю. Фауна моллюсков Черного моря около Карадага. - Тр. Карад. биол. ст., 1940, вып.6, с.5-22.
5. БОГОРОВ В.Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). Изд. Главсевморпути. М., 1947, с.123.
6. ВИЛЛИ В. Биология. "Мир", М., 1966.

7. ВИНОГРАДОВ К.А. К биологии северо-западной части Черного моря. - *Зоол. журн.*, 1956, т.35, № 4.
8. ГОРОМОСОВА С.А. Сезонные изменения химического состава черноморских устриц. - *Гидробиол. журн.*, т.4, № 3, 1968, с.72-76.
9. ГРИНБАРГ С.Г. Зоотентос Егорлыцкого и Тендровского заливов. - В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промышленных ресурсов. "Наука", М., 1968, с.99-105.
10. ГУЛЬЕЛЬМИ М. Устрицы и их промысел. - *Вестник рыбопромышленности*, 1893, № 9-12.
11. ДОЛГОПОЛЬСКАЯ М.А. Экспериментальное изучение процессов обрастания в море. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 1954, т.8, с.157-173.
12. ДРАЗИН Е.И. Новый моллюск рапана в Черном море. - *Природа*, 1953, № 9, с.92-95.
13. ЗАЙЦЕВ Ю.П. Орудия и методы изучения гипонейстона. - *Вопросы экологии*, 104, 1962, с.107.
14. ЗАЙКА В.Е., ОСТРОВСКАЯ Н.А. Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков. - *Журн. общей биологии*, 1971, № 3.
15. ЗАХВАТИНА К.А. Личинки двухстворчатых моллюсков севастопольского района. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 1959, т.II.
16. ЗЕРНОВ С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. - Записки Императорской АН по Ф/М отделению, 1913, т.32, с.8, № I.
17. ИВАНОВ А.И. Современное состояние запасов и распределение устриц (*Ostrea taurica* Kup.) в Черном море. - *Океанология*, 1966, т.6, вып.4, с.695-701.
18. ИВАНОВ А.И. Изучение роста устриц (*Ostrea taurica* Kup.) в Черном море. - *Океанология*, 1966, т.6, вып.5, с.869-876.
19. ИВАНОВА Л.М. Связь размерных и весовых показателей у каспийских моллюсков - средиземноморских вселенцев. - *Гидробиол. журн.*, 1969, т.5, вып.2, с.52-55.
20. КАМИНСКАЯ Л.Д., КРАКАТИЦА Т.Ф. О внутрибиоценотической связи черноморских устриц и сверлящих губок из рода *Clima*. - В кн.: 50-летие Новороссийской биостанции. Материалы научной конференции г. Новороссийск, 1971, с.61-63.
21. КАРПОВ В. Отчет о командировке в Черное море для изучения устричного дела. - *Вестник рыбопромышленности*, 1903, № 6, 7.
22. КОНСТАНТИНОВ А.С. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров. - Научные доклады высшей школы, серия биологическая, 1962, вып.3, с.17-21.
23. КОНСТАНТИНОВ А.С. Вес животных как функция их линейных размеров. - *Журн. общей биологии*, 1969, № 3, с.265-272.
24. КРАКАТИЦА Т.Ф. Наблюдения за размножением и оседанием личинок *Ostrea taurica* Kup. в Егорлыцком заливе. - В кн.: Вопросы морской биологии. Тезисы симпозиума молодых ученых. "Наукова думка", К., 1966, с.71-73.
25. КРАКАТИЦА Т.Ф. Опыт искусственного выращивания устриц в Егорлыцком заливе Черного моря. *Гидробиологический журн.*, 1968, т.14, с.34-38.
26. КРАКАТИЦА Т.Ф. Рост черноморских устриц - *Ostrea taurica* Kup. в сажках опытного устричного хозяйства. - Тр. АзЧерНИРО, 1968, вып.27, с.112-120.
27. КРАКАТИЦА Т.Ф. Выживание и смертность черноморских устриц в воде различной солености. - *Зоологический журн.*, 1968, т.17, вып.1, с.125-127.
28. КРАКАТИЦА Т.Ф. Распределение и запас устриц в Черном море по материалам 1964-1967 гг. - В кн.: Конференция молодых ученых МГУ по проблемам Мирового океана. Изд-во МГУ, М., 1969, с.47.
29. КРАКАТИЦА Т.Ф. Новые находки рапаны в Каркинитском и Джарылгачском заливах Черного моря. - *Зоологический журн.*, 1970, т.49, вып.8.
30. МАЛЕНСКИЙ С.М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря. - Тр. Новороссийской биол. ст., т.2, вып.3, 1940.
31. МИЛАШЕВИЧ К.О. Моллюски русских морей. Т.1. Моллюски Черного и Азовского морей. - *Фауна России и сопредельных стран*. Петроград, 1916, с.171-180.
32. НЕВЕССКАЯ Л.А. Позднечетвертичные двухстворчатые моллюски Чер-

- кого моря, их систематика и экология. - Тр.Палеонтологического института. АН СССР, т.105."Наука", М., 1965, с.116-121.
33. НИКИТИН В.Н. Устрицы, мидии и креветки как объекты промысла в Черном и Азовском морях. - Рыбное хозяйство, 1933, № 3.
34. НИКИТИН В.Н. Гудаутская устричная банка. - Тр.научной рыбокомиссии и биол.ст.Грузии, т.1, вып.1, 1934, с.51-160.
35. НИКИТИН В.Н. Устрицы Черного моря и их промысловое значение.- Рыбное хоз-во, 1940, № 10, с.15-16.
36. ПАУЛИ В.Л. Материалы к познанию биоценозов Егорлыцкого залива. - Тр.Всесоюзной гос.Черноморско-Азовской научной промысл.опыт.ст., 1927, т.2, вып.2.
37. САДЫХОВА И.А. Методика определения возраста двухстворчатых моллюсков. Изд.ВНИРО, М., 1972.
38. САМСОНН К.П. Питание черноморских устриц. - Тр.Тбилисского госуниверситета, т.31, 1948.
39. САМСОНН К.П. Влияние величины солености на выживание черноморских устриц (*Ostrea taurica* Krup.). Тр.Тбилисского госуниверситета, т.46, 1952, с.48-53.
40. САМСОНН К.П. Влияние кислородного режима и мутности среды на выживание устриц. - Тр.Тбилисского госуниверситета, № 60, 1956.
41. СКАРЛАТО О.А., СТАРОБОГАТОВ Я.И. Класс двухстворчатые моллюски. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т.3. "Наукова думка", К., 1972.
42. СТАРК И.Н. Сыревая база и распределение устриц на Гудаутской банке. - Тр.АзЧЕБИРО, вып.14, 1950, с.247-261.
43. ЧУХЧИН В.Д. Рапана (*Rapana venosa* L.) на Гудаутской устричной банке. - Тр.Севастоп. биол.ст. АН СССР, т.14, 1961, с.178-187.
44. ШТОЛЬ В.А. Устрицеводство на Черном море. - Тр.Импер.Русского об-ва акклимат. животных и растений, т.5, ч.1, 1893.
45. BERTALANFFY L. von. A quantitative theory of organic growth.- Hum Biol., 1938, 10, p. 181-213.
46. BERTALANFFY L. von. Basic concepts in quantitative biology of metabolism. - Helgol. Meesunt., 1964, 9, N 1-4, p.5-57.
47. BEVELANDER. Calcification in molluscs. Intake and deposition of Ca⁴⁵ and P³² in relation to shell formation. - Biol. Bull., 1952, 102, p. 9-15.
48. BEVERTON R.J.H., HOLT S.I. On the dynamics of exploited fish populations. - Fisheries Investigations, 1957, vol. 19.
49. BRENGO M.H. Observations sur L'Huître (*Ostrea edulis*) du canal de Lim (Adriatique du Nord). - Rapp. Comm. Int. Mer Medit., 1969, 19, 5, p.855-857.
50. EICHWALD E. Zoologia specialis potissimum Rossiae et Poloniae. Vilna, 1829, p.314.
51. GALTSTOFF P.S. The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. - Fish. Bull., 1964, vol.64, p.480.
52. HAVINGA B. The daily rate of growth of oysters during summer. - Journ. du Cons., Copenhagen, III, t. 2, 1928, p.231-245.
53. HIDU H. Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. - Chesapeake Sci., 1969, 10, p.85-92.
54. KUCK R., Maurer D., KANER J.C. and SBEPPARD W.A. Chemical stimulants at feeding larvae settlement in the american Oyster. - Proc. Nat. Shellfish Ass., 1971, vol. 61,p. 24-27.
55. KORRINGA P. Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat Oyster, *Ostrea edulis* L. - Arch. Néerl. Zool., 1941, 5, p. 1-249.
56. KORRINGA P. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. - Année. Biol., 1957, vol. 33, N 1-2, p.1-7.
57. KRYNICKI J. Conchylia tem terrestria quam fluvialtilia etc.- Bull. Imp. Soc. Natur., Moscow, IX (II), 1837, p. 50-64.
58. LOOSANOFF V.L. et DAVIS H.C. Rearing of bivalve mollusks Advanc in Marine Biology. - Acad. Press. London F.S. Russel Edit., 1963, N 1, p.1-136.

59. MEDCOF J.C. Oyster Farming in the Maritimes. - Fish. Res. Bd. Canada, bull., 1961, p.1-158.
60. NELSON T.O. The feeding mechanism of the Oyster. II. On the gills and pals of *O. edulis*, *O.virginica* and *O.angulata*.- J. Morphol., 1960, t. 107, N 2, p.163-203.
61. NEUVILLE D. and DASTÉ P. Contribution de la technique de diatomés en cultures in vitro de diatomés a l'étude du développement des huîtres en claires. Collo int explod ocean Bordeaux, theme 2, t. 1, Paris, 1971.
62. NEWCOMBE C.L. An analysis of certain dimensional relationships of the virginia oyster- *Crassostrea virginica* Gmelin.- Amer. Nat., 1950, N 84, p.203-215.
63. NOMURA E. An application of $a = k b^x$ in expressing the growth relation in fresh-water Bivalve *Sphaerium heterodon* Pils. Sci. Reports. Tohoku. Imp. Univ., Biol., vol. 2, 1926, p.57-62.
64. ORTON J.H. Observations and experiments on sex-change in the European Oyster *O. edulis*. Part I. The change from female to male. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1927, t. 14, p. 967-1045.
65. ORTON J.H. Oyster biology and Oyster culture. London, 1937.
66. OSTROUMOV A.A. Catalogue des Mollusques de la mer Noire et d'Azov Observees jusqua ce jour a l'état vivant. - Zool. Ang., 1893, Bd 16, N 422, p. 245-247.
67. RANSON G. Les Huîtres. Biologie, Culture. Paris, Le-chevalier, 1951, p.1-200.
68. SAVAGE R.E. The food of the Oyster. Ministry of Agric. and Fish. Inv., 1925, vol. VIII, N 1, p.1-50.
69. SIEMASCHKO. Beitrag zur kenntniss der konchylien Russland. - Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes, 1847, t. 20, N 1, p. 93-131.
70. SPARCK R. Studies on the biology of the oyster (*Ostrea edulis*) in the Limfjord with special reference to the influence of temperature on the sex-chenge, 1925.
71. STAFFORD J. The native oyster of British Columbia.- Rep. Comm. Fish., 1914, t. 31, p. 79-102.
72. STENSEL H.B. Oyster: composition of the larvae shell.- Science, 1964, vol. 145, N 3682, p.155-156.
73. TOMLINSON P.K., ABRAMSON N.I. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. - Fish. Bull., 1961, N 116.
74. VOSMAER G.C. The sponges of the Bay of Naples Porifera. Incalc. Capita. Zool. Gravenhage, vol. 5, 1933.
75. YONGE C.M. Oysters. Collins Cleartype Press, London, 1960.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Материал и методика	5
Характеристика условий обитания устриц	10
Состояние кормовой базы и питание устриц в Егорлыцком заливе	12
Биология размножения устриц	15
Оседание личинок устриц. Оптимальные сроки, районы и субстраты для сбора молоди	26
Рост черноморских устриц	33
Запас и распределение устриц в Черном море	61
Враги и конкуренты устриц и меры борьбы с ними. Пути увеличения численности устриц на банках	70
Результаты производственного выращивания опытной партии устриц в садках экспериментального бассейна. Рекомендации по разведению устриц в заливах северо-западной части Черного моря	72
Заключение	74
Литература	76

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОРСКОЙ АКВАКУЛЬТУРЫ

Випуск 2

Тамара Федоровна Кракатица

БИОЛОГИЯ ЧЕРНОМОРСКОЙ УСТРИЦЫ *OSTREA EDULIS* L.

В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ЕЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА

Печатается по постановлению учченого совета
Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР

Редактор А.И.Кузьменко
Художественный редактор Н.И.Возный
Технический редактор А.А.Якубенко
Корректор Н.Н.Щеглова

Подписано к печати 30. III 1976 г. БФ 35958. Бумага офс. № 2, 60x84/16.
Условно-печ.листов 4, 65. Уч.-изд.листов 5, 59. Тираж 500. Зак. № 6-322
Изд. № 192зак. Цена 35 коп.

Издательство "Наукова думка" 252601, Киев-4, ГСП, ул.Репина, 3.
Киевская книжная типография научной книги республиканского производственного объединения "Полиграфніга" Госкомиздата УССР. 252004,
Киев-4, ул.Репина, 4.