

УДК 51-76,57.02

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА И РАЗВИТИЯ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* НА ИСКУССТВЕННОМ СУБСТРАТЕ

© 2014 г. Е. Ф. Васечкина¹, И. И. Казанкова²¹Морской гидрофизический институт, Севастополь
e-mail: vasechkina.elena@gmail.com²Институт биологии южных морей им. О.А. Ковалевского, Севастополь
e-mail: ikazani@ua.fm

Поступила в редакцию 13.12.2012 г.

Построена имитационная математическая модель роста и развития мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. на искусственных субстратах. Модель базируется на экспериментальных данных и включает в себя математическое описание процессов фильтрации, дыхания, питания, выделения, нереста и роста особи в ходе её онтогенеза от момента прикрепления к твердому субстрату до достижения товарного размера. Выполнены тестовые расчеты, которые сопоставляются с известными данными наблюдений в условиях мидийного хозяйства.

DOI: 10.7868/S0030157414060112

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим направлением рыбохозяйственных исследований в Украине в настоящее время является расширенное воспроизводство биологических ресурсов и повышение продуктивности шельфовой зоны Черного моря. В этой связи актуальными являются исследования, необходимые для развития конхиокультуры — культивирования двусторчатых моллюсков, обладающих высокой биологической продуктивностью и ценными пищевыми качествами. Практике масштабного применения морских биотехнологий в прибрежных экосистемах должна сопутствовать разработка информационной технологии, включающей в себя имитационную модель, систему сбора и обработки информации о функционировании реального хозяйства и изменении состояния окружающей среды. Использование подобных технологий позволяет оптимизировать функционирование морского хозяйства с учетом экологического влияния на прилегающую акваторию и снизить трудовые и финансовые затраты. В настоящей работе предлагается математическая модель, воспроизводящая часть жизненного цикла мидии *M. galloprovincialis* от момента закрепления личинки на твердом субстрате. Эта модель разрабатывалась с целью использования в качестве одного из базовых блоков будущей объектно-ориентированной модели интегрированной марикультуры “мидии — макроводоросли” в прибрежной зоне юго-западного Крыма.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Мидия характеризуется сложным жизненным циклом. Развитие ее личинки проходит в составе

планктонного сообщества, в котором мидия относится к трофической группе фитофагов. На стадии педивелигера мидия оседает на субстрат, по которому может относительно свободно перемещаться в поисках оптимального места для прикрепления. В этот период она входит в состав мейобентоса. После прикрепления, метаморфоза и достижения размера в 1 мм мидия включается в состав макрозообентоса. По мере своего роста она переходит в трофическую группу фильтраторов-сестонофагов.

Целью работы является создание имитационной модели, адекватно воспроизводящей функционирование мидии с момента ее прикрепления к твердому субстрату и до достижения товарного размера (60 мм). Процессы питания мидии, дыхания, выделения, роста и размножения математически формализуются с помощью эмпирических формул, полученных путем анализа лабораторных наблюдений. Поскольку коэффициенты формул при изменении размерностей меняются, во всех приведенных ниже соотношениях размерности величин четко оговариваются.

Различают четыре основных способа представления веса (массы) особи: общий сухой и общий сырой вес тела (включая раковину), сухой и сырой вес мягких тканей тела. В модели используются в качестве переменных два из них: W_d — сухой вес мягких тканей тела (г) и W_w — общий сырой вес (г). По натурным данным установлено, что эти величины связаны между собой соотношениями, которые меняются в зависимости от трофических условий и периода жизненного цикла. В качестве первого приближения, основыва-

ясь на оценках работы [10], в модели принято, что эти переменные удовлетворяют формуле:

$$W_d = 0.038W_w. \quad (1)$$

Сухой вес мягких тканей рассматривается в модели в качестве основной переменной, относительно нее рассчитываются рацион, затраты на метаболизм, выделение, скорость продуцирования (соматического и генеративного), линейный и весовой рост. Поскольку перечисленные физиологические характеристики имеют разные размерности, необходимо было привести их к единому виду. Наиболее простым и логичным является приведение к энергетическим единицам и рассмотрение физиологической активности мидии в виде энергетических потоков: количества потребленной и ассимилированной энергии, затрат на обмен и рост и пр. Для перевода весовых единиц в энергетические используются коэффициенты калорийности. В модели их три: калорийность сухого веса соматических мягких тканей тела моллюска, калорийность гонад, калорийность корма. В природе калорийность тканей мидии меняется в зависимости от многих факторов. В модели принято, что в среднем 1 мг сухого веса соответствует 4.73 кал ($K_d = 4.73$ ккал/г) [10]. Изменяющаяся в течение года калорийность гонад аппроксимируется зависимостью от времени $K_g = 4.73(0.8 + 0.2 \sin(4\pi/365(t + 136)))$ ккал/г. Калорийность сырой массы взвеси, которой питается моллюск, — K_c в природе существенно варьирует, в модели для определенности она принята равной 3 кал/мг [10].

Общий сухой вес мягких тканей тела моллюска складывается из сухого веса гонад W_g (г) и сухого веса мягких соматических тканей W_s (г):

$$W_d = W_s + W_g. \quad (2)$$

Длина мидии L довольно тесно связана с общим сырым весом особи, по литературным данным [9, 10] эта зависимость хорошо аппроксимируется формулой

$$L = 19.8936W_w^{0.385}, \quad (3)$$

где L измеряется в мм, а W_w — в граммах.

Модель базируется на уравнении энергетического баланса мидии [7]:

$$K_d \frac{dW_d}{dt} = P, \quad P = A - R, \quad (4)$$

где P — затраты на рост, A — количество усвоенной (ассимилированной) энергии, которая тратится на поддержание жизнедеятельности (дыхание) и рост особи, R — затраты на дыхание. Выпишем соотношения, определяющие уровень ассимилированной энергии:

$$A = I - E, \quad (5)$$

$$I = FK_c C, \quad (6)$$

$$E = FK_c C(1 - A_e) + Ex, \quad (7)$$

где I — количество потребленной энергии (реальный рацион) (кал/сут), F — скорость фильтрации воды (л/сут), C — концентрация пищи в воде (мг/л), A_e — безразмерный коэффициент эффективности ассимиляции пищи, E — выделение, в данном случае объединяет в себе неусвоенную часть энергии, поступившей с пищей, и экскретируемую энергию Ex , которая теряется моллюском вместе с жидкими выделениями (кал/сут).

Как известно, энергетические характеристики особи, описываемые формулами (5)–(7), зависят от ее веса, температуры воды (T) и концентрации пищи (C). Эмпирические соотношения для них, приведенные ниже, выведены на основании опубликованных данных лабораторных экспериментов [4, 8–10, 12, 13, 15]. Поскольку эти эксперименты были выполнены при температуре 6–22°C, все приведенные ниже параметризации относятся только к этому диапазону температур.

Фильтрация. Скорость фильтрации моллюсков F меняется в широком диапазоне от 2 до 60 л/сут в зависимости от веса особи, концентрации пищевой взвеси в воде и температурных условий. Рассмотрим эти зависимости по отдельности, а затем выведем общую формулу для вычисления F .

Зависимость скорости фильтрации от температуры для всех размерных групп описывается параболическими кривыми [10]. Коэффициенты этих зависимостей являются функциями веса особи. Данные о скорости фильтрации мидиями разных размерных групп были обработаны с помощью алгоритма идентификации нелинейных зависимостей [5], в результате чего была получена следующая аппроксимация:

$$F(T, W_d) = (13.56T - 0.46T^2)W_d^{0.38} - 45.01W_d^{0.33}. \quad (8)$$

Здесь F — скорость фильтрации (л экз.⁻¹ сут⁻¹), W_d — сухой вес мягких тканей (г), T — температура воды (°C). В графическом виде эта зависимость представлена на рис. 1а.

С увеличением концентрации взвеси C (мг/л) скорость фильтрации быстро растет, достигая своего максимума примерно при 2–3 мг/л, а затем плавно снижается [10]. В модели эта зависимость аппроксимирована формулой

$$F(C) = 0.65 + 0.23C^{1.3}e^{-0.1C^{2.3}}. \quad (9)$$

На рис. 1б показаны эмпирическая кривая относительной скорости фильтрации F/F_{\max} , как функция концентрации пищевой взвеси, построенная по данным [10], а также предлагаемая аппроксимация (9).

Таким образом, определенная ранее в зависимости от температуры воды и веса особи скорость

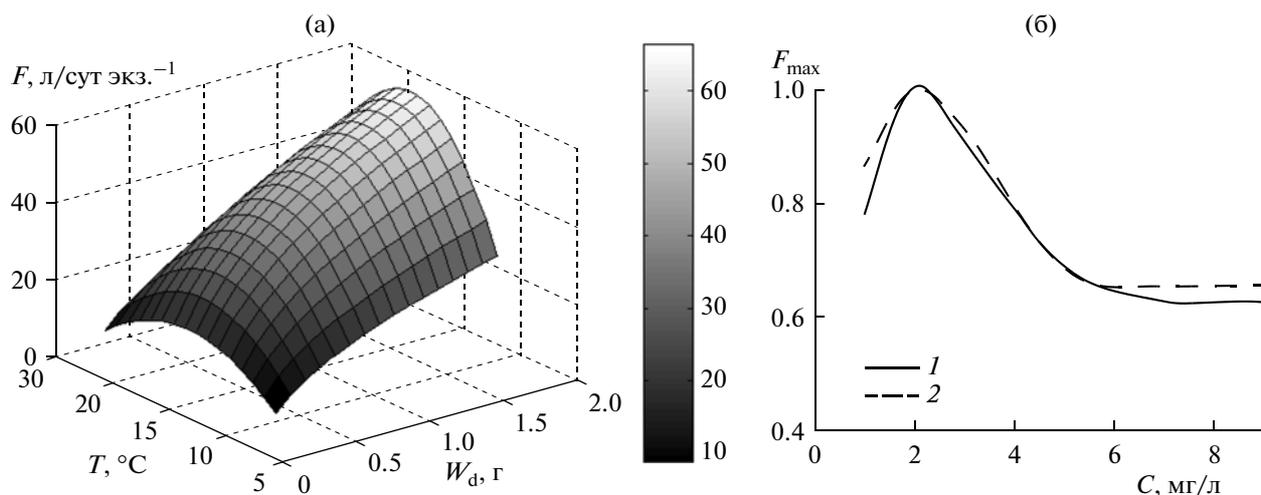


Рис. 1. Графический вид эмпирических зависимостей для оценки скорости фильтрации: расчетная зависимость по формуле (8) скорости фильтрации F в зависимости от веса тела W_d и температуры воды – (а); зависимость относительной скорости фильтрации F/F_{\max} от концентрации пищевой взвеси – (б): 1 – по данным наблюдений, 2 – по формуле (9).

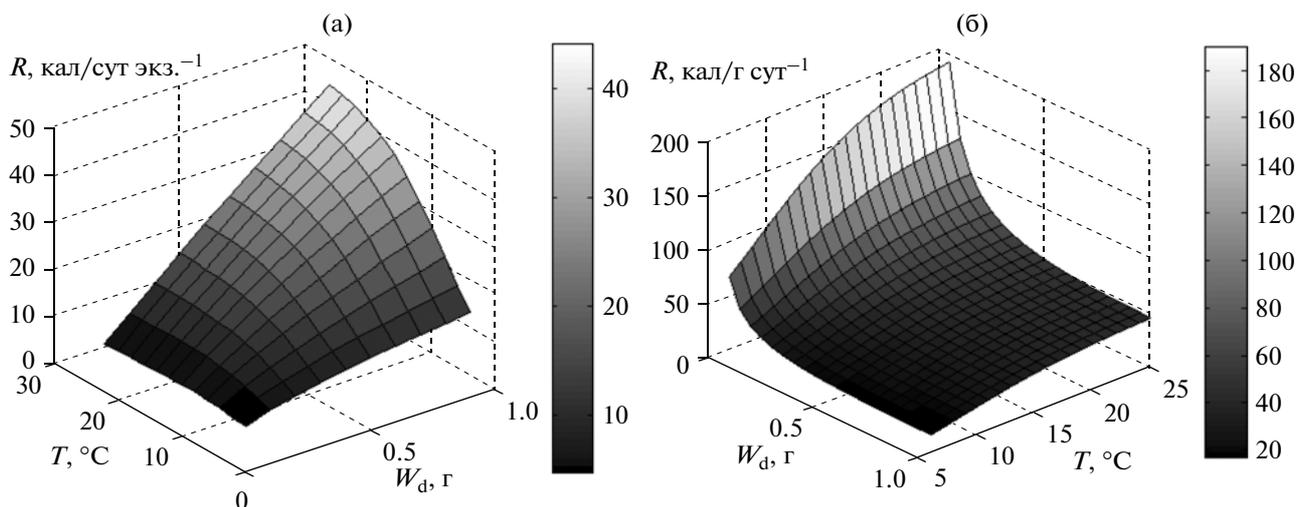


Рис. 2. Траты мидий на дыхание R как функция температуры и веса особи W_d (кал сут.⁻¹ экз.⁻¹) – (а); удельные траты на обмен (кал сут.⁻¹ г.⁻¹) – (б).

фильтрации (8) модулируется с учетом концентрации пищевой взвеси (9), и общая формула для вычисления скорости фильтрации выглядит так:

$$F = F(T, W_d)F(C). \quad (10)$$

Дыхание. Скорость дыхания R (мл O_2 экз.⁻¹ ч.⁻¹) может быть рассчитана с помощью соотношения $R = aW_d^b$, где a и b являются функциями температуры воды. В [10] эти коэффициенты приведены для некоторых значений температуры воды (°C) и W_d , измеренного в граммах. Уравнения, получающиеся в результате подстановки коэффициентов, можно свести к одному, используя следующие ап-

проксимации коэффициентов a и b как функций температуры:

$$a = \frac{0.4}{1 + e^{-0.2(T-8.5)}}, \quad (11)$$

$$b = \frac{0.95}{1 + e^{-0.15(T-5)}}. \quad (12)$$

Затем, используя оксикалорийный коэффициент 4.74 кал/мл O_2 , можно перейти к размерности R кал/сут. Итоговая зависимость представлена на рис. 2а, на рис. 2б показаны удельные затраты на обмен.

Усвояемость пищи или коэффициент эффективности ассимиляции A_e . Экологический рацион жи-

вотных (количество взвеси, удаленной из отфильтрованного объема воды) рассчитывается по концентрации взвеси и скорости фильтрации особи. Он может превышать физиологический рацион (количество потребленной пищи), поскольку не вся отфильтрованная взвесь потребляется животными. Рассчитанная на основе экологического рациона усвояемость пищи оказывается значительно ниже, чем полученная в лабораторных условиях при потреблении животными монокультуры водорослей [10].

Усвояемость пищи мидиями меняется в довольно широком диапазоне в зависимости от веса особи и сезона года. Как было показано в [1, 10], степень усвоения отфильтрованной взвеси минимальна в весенний период. Она увеличивается в конце лета — начале осени, когда у мидий наблюдается наиболее интенсивное продуцирование. Усвояемость пищи зависит также от массы животных: у животных массой 2 г она меняется в течение года от 5 до 51%, 10 г — от 10 до 63%, 30 г — от 15 до 90% [10]. В модели эта характеристика задавалась с помощью следующего соотношения:

$$A_e = \frac{0.8}{1 + e^{-1.2(W_d+0.2)}} + 0.2 \sin\left(\frac{2\pi}{365}(t - 115)\right), \quad (13)$$

где t — время (1–365 сут). Введение такого модельного соотношения определяет сезонную изменчивость усвояемости пищи мидиями различных весовых групп в пределах следующих диапазонов:

- от 1 до 5 г общего сырого веса — 0.25–0.69;
- от 5 до 15 г — 0.29–0.77;
- от 15 до 25 г — 0.37–0.84;
- свыше 25 г — 0.44–0.89.

Генеративный и соматический рост. В правой части уравнения (4) стоит продукционный поток энергии, т.е. разность между ассимилированной энергией и тратами животного на дыхание $P = A - R$. Эта энергия используется на увеличение массы тела и обеспечение репродуктивного процесса, т.е. на соматический (включающий рост раковины) и генеративный рост. Затраты на рост раковины составили в модели 20% общей продукции [8]. Известно, что одна и та же особь *M. galloprovincialis* в Черном море может нереститься 2–3 раза в год, обычное время нереста — весна и осень. Период роста гонад между двумя последовательными нерестами длится около двух месяцев. В это время на генеративный рост затрачивается большая часть продукционной энергии.

По эмпирическим оценкам энергетического баланса мидий на усредненном коллекторе мидийной фермы (балансе между потоком энергии, поступающим в совокупность мидий, расположенных на коллекторе, и суммой всех затрат энергии этой совокупностью моллюсков), приведенным в [4], мы определили приблизительное соотношение между генеративной и соматической

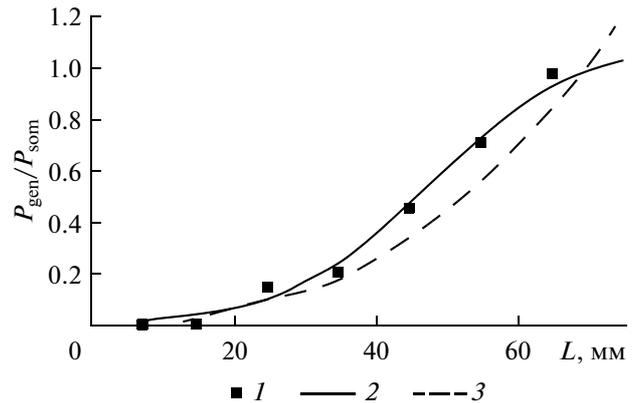


Рис. 3. Отношение генеративной продукции к соматической как функция длины особи: 1 — по данным [4], 2 — по формуле (14), 3 — по формулам, приведенным в [9].

продукцией в периоды роста гонад. Оно зависит от размеров животных и может быть представлено в виде:

$$\frac{P_{\text{gen}}}{P_{\text{som}}} = \frac{1.1}{1 + e^{-0.1(L-48)}}, \quad (14)$$

где P_{gen} и P_{som} — генеративная и соматическая продукционная энергия соответственно (кал экз.⁻¹ сут⁻¹), L — средняя длина мидий на коллекторе (мм).

Это соотношение можно оценить также по другим данным. В [10] приведены эмпирические формулы, аппроксимирующие зависимости генеративного и соматического роста от сухого веса особи. $P_{\text{gen}}/P_{\text{som}}$, вычисленное по этим формулам, приблизительно соответствует данным [4] и оценкам, полученным по предлагаемой нами формуле (см. рис. 3). Поэтому (14) использовалась в модели для определения доли генеративного и соматического роста в общем приросте массы тела в пренерестовый период. Изменение модельной массы гонад W_g определялось переменной P_{gen} , а динамика W_s (сухой массы соматических мягких тканей) — P_{som} . Таким образом, общая продукция P представляла собой сумму $P = P_{sh} + P_{\text{som}} + P_{\text{gen}}$, где P_{sh} — энергетические затраты на рост раковины ($0.2P$).

Нерест. Как было сказано выше, каждый моллюск нерестится 2–3 раза в год, но может и пропускать периоды нереста, если находится в неблагоприятных условиях — температурных либо трофических. Весной размножение, как правило, начинается при температуре воды выше 7.5°C. Трофическими условиями нерест не лимитируется, поскольку весенний период характеризуется высоким содержанием фитопланктона в воде. Начало осеннего нерестового периода также зависит от температуры воды, она должна опуститься ниже 18°C [12]. Кроме того, в предшествую-

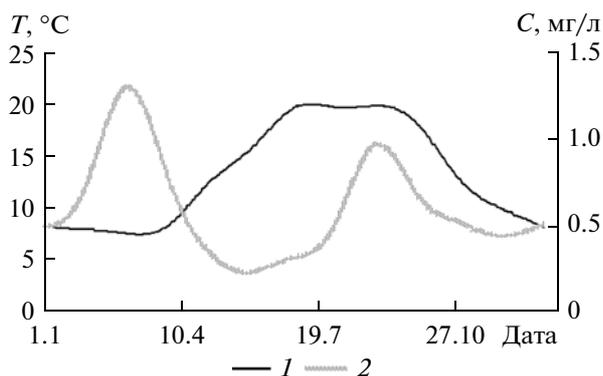


Рис. 4. Сезонные изменения температуры воды (1) и количества кормовой взвеси C (2), использованные в тестовых расчетах в качестве управляющих воздействий.

щий этому период концентрация пищевой взвеси должна быть достаточна для обеспечения генеративного роста. Конечно же, играет роль и концентрация кислорода в воде, но в данной модели этот фактор пока не учитывается. Так как усвояемость пищи в летне-осенний период выше [1, 10], то даже более низкой, по сравнению с весенней, концентрации пищевой взвеси в воде оказывается достаточно для наращивания необходимой генеративной массы.

В модели процесс нереста охватывает особей с длиной раковины более 24 мм. Момент начала нереста определяется несколькими факторами:

1. температура воды находится в интервале 7.5–18°C;
2. W_g превышает минимальную пороговую величину, равную 0.015 г (оценка этой величины выполнена по натурным данным [4]);
3. рост гонадного индекса W_g/W_d , замедляется, его приращение за сутки становится меньше 0.001 сут^{-1} .

Приведенные числовые значения весьма приблизительны и должны подбираться на основе анализа данных наблюдений. Кроме того, сигналом для начала нереста может являться увеличение скорости изменения температуры [3]. Внесение данного фактора в модель не представляет трудности.

Масса тела, которая теряется моллюском при размножении, определяется накопленным к началу нереста весом гонад W_g . Ежедневная трата массы за счет вымета половых продуктов вычисляется как W_g/T_m , где T_m — максимальный период нереста. Окончание модельного нерестового периода зависит от внешних условий, в которых находится моллюск. Если условия таковы, что траты на метаболизм начинают существенно превышать уровень ассимилированной энергии, т.е. энергия соматического роста становится отрица-

тельной, размножение прекращается. При этом может оставаться некоторый остаток невыметанных половых продуктов, т.е. W_g в конце нереста может быть больше нуля.

Экскреция. Для расчета модельных скоростей выделения использовались эмпирические формулы, полученные по экспериментальным данным о физиологической активности мидий вне нерестового периода [13]. Нерест оказывает существенное влияние на уровень экскреции вследствие выброса вместе с половыми продуктами межклеточной жидкости генеративной ткани с накопленными в ней продуктами обмена. Количество выделяемых веществ во время размножения может увеличиваться в несколько раз [13]. Эти оценки подтверждает и работа [15], где по наблюдениям *in situ* оценивались скорости выделения аммония мидиями *M. galloprovincialis*, выращиваемыми в течение года на плоту. В модели в периоды нереста рассчитанные величины экскреции удваивались.

АНАЛИЗ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Начальный момент расчетов выбирался таким образом, чтобы он соответствовал обычному времени массового появления молодняка на коллекторах (1 июня и 1 декабря). На этот момент задавалась длина особи — 2 мм (сухой вес мягких тканей 0.13 мг). В качестве управляющих воздействий должны использоваться временные ряды температуры воды и количества доступной пищи. Для построения этих рядов использовалась информация банка данных МГИ НАН Украины. По данным гидрологических станций, выполненных в период 1980–1995 гг. в районе, ограниченном параллелями 43° с.ш. и 45° с.ш. и меридианами 32° в.д. и 35° в.д., рассчитывались среднемесячные значения концентрации хлорофилла “а” в верхнем слое и температуры воды на глубине 10 м. По концентрации хлорофилла “а” приблизительно определялось содержание фитопланктона, в июле–октябре эта величина увеличивалась в полтора раза для включения детрита в состав доступной пищи мидии помимо фитопланктона. Итоговые ряды управляющих переменных представлены на рис. 4. Для исключения влияния межгодовой изменчивости на результаты тестовых расчетов эти ряды периодически повторялись в течение всего модельного времени — 3.5 года.

На рис. 5 показаны графики основных линейно-весовых характеристик мидии, полученных в результате имитационных расчетов (на рис. 5а, 5б серой кривой показан сухой вес гонад, по его резкому снижению можно судить о времени начала нереста). Линейный и весовой рост мидий весенней и осенней генерации сравниваются на

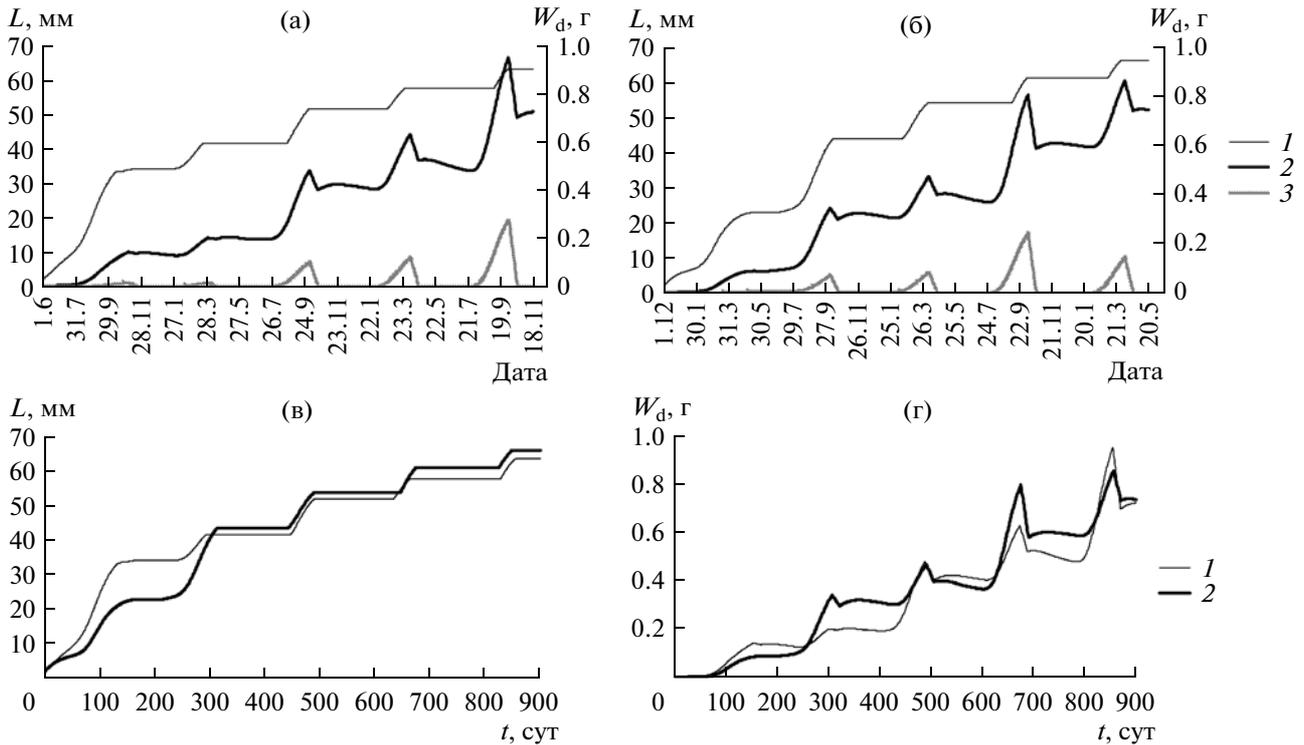


Рис. 5. Морфометрические характеристики мидии, полученные в имитационных экспериментах при весеннем – (а) и осеннем оседании личинки – (б): 1 – длина раковины; 2 – сухая масса тела; 3 – сухая масса гонад (W_g); сравнительный линейный – (в) и весовой – (г) рост мидий: 1 – весенней и 2 – осенней генерации.

рис. 5в, 5г и в таблице. Как видим, мидии весенней генерации в первые девять месяцев росли быстрее, чем осенней, что можно объяснить лучшими трофическими и температурными условиями (см. рис. 4), совпадающими с периодом быстрого роста (первое полугодие жизни) в онтогенезе мидии. Аналогичный период для мидий осенней генерации наступает через девять месяцев – в первый летний период их жизни. Особи осенней генерации в модели первый раз нерестились через год после закрепления на субстрате, а весенней – через полгода. Также модель отображает замедление как линейного, так и весового роста мидии с возрастом, причем первый замедлялся быстрее, что связано с интенсивным генеративным ростом, на который, в основном, и затрачивалась ассимилированная энергия.

Полученные графики легко сопоставить с имеющимися натурными данными. В работе [1] приводятся как собственные, так и данные других авторов о длине и весе тела годовалых черноморских мидий. Средняя длина тела колеблется от 40 до 58 мм в зависимости от физико-географических условий и вида биотопа. Сырой вес – от 6 до 16 г, сухой – от 0.23 до 0.60 г. В прибрежной зоне северо-западной части Черного моря мидии достигают длины 40 мм за 17–18 мес., некоторые экземпляры – 50 мм за год [14]. По данным работы [9], за 2.5 года мидии вырастают в среднем до 62–67 мм и имеют вес 19–23.5 г (сухой вес после нереста 0.55–0.63 г). Как видно на рис. 5, модельные расчеты достаточно хорошо соответствуют приведенным оценкам.

Рассмотрим модельную динамику составляющих энергетического баланса мидии (рис. 6). Наи-

Средние скорости роста мидий весенней и осенней генерации в течение трех лет по модельным расчетам

Годы	Приращение сухой массы тела ΔW_d (г/год)		Линейный рост ΔL (мм/год)	
	весенняя генерация	осенняя генерация	весенняя генерация	осенняя генерация
1 год	0.20	0.32	36.1	44.2
2 год	0.31	0.28	20.9	18.1
3 год	0.38	0.35	12.9	7.8

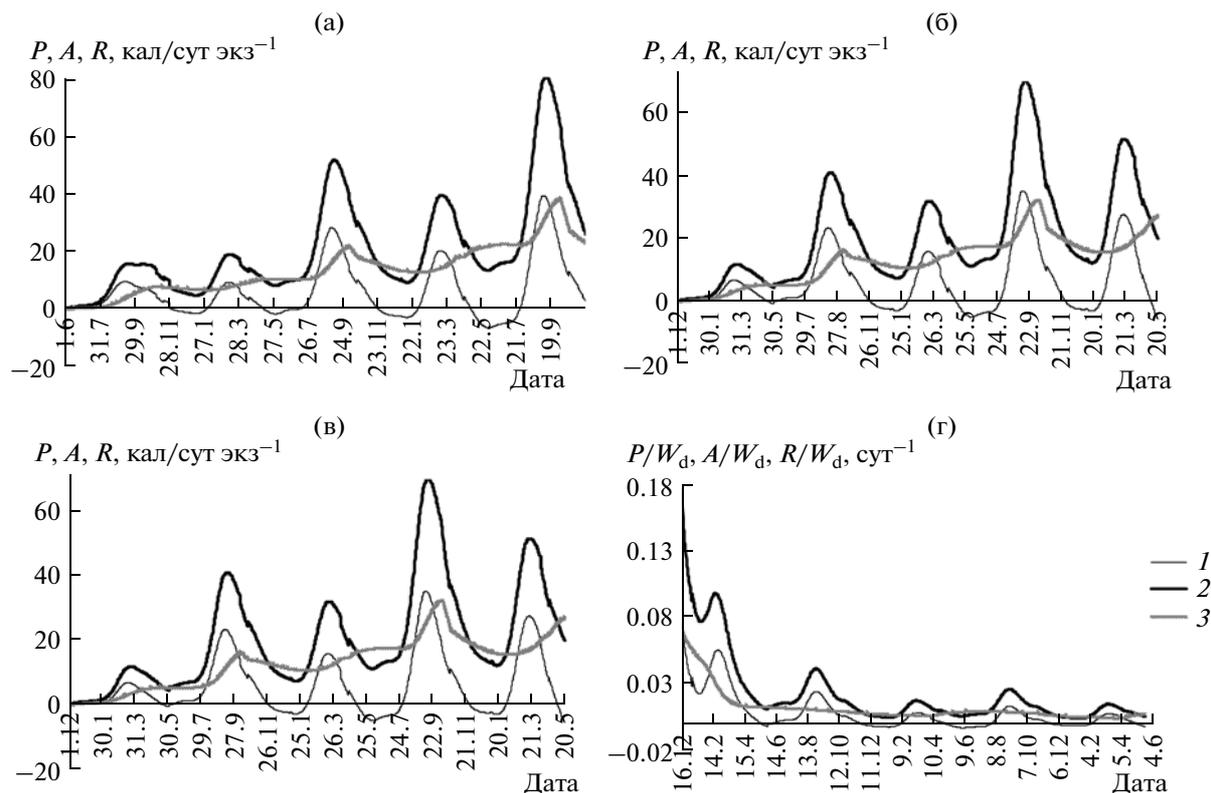


Рис. 6. Динамика составляющих энергетического баланса мидии: весеннее оседание – (а), осеннее – (в); те же составляющие, но относительно веса особи (удельные скорости): весеннее оседание – (б), осеннее – (г). 1 – скорость роста; 2 – ассимилированная энергия; 3 – затраты на дыхание.

более высокий уровень ассимилированной энергии наблюдался в летне-осенний сезон, когда благоприятные температурные условия, способствующие росту скорости фильтрации, совпадали с повышенным содержанием сестона в воде (см. рис. 4). Однако с повышением температуры увеличивались и затраты на дыхание. Интенсивный генеративный рост в преднерестовый период также был сопряжен с повышенными энергетическими тратами. Максимальные скорости роста мидии наблюдались в августе и сентябре: в это время происходил активный рост гонад и подготовка к нересту (см. рис. 5). По сравнению с летне-осенним преднерестовым периодом, весенний не сопровождался столь высокими значениями ассимиляции – соответствующие максимумы на графике заметно ниже.

Модель воспроизводит наблюдающуюся в природе частоту нереста при различных трофических и температурных условиях. В имитационных экспериментах при достаточном количестве пищи модельные особи весенней генерации достигали необходимого для начала нереста размера в течение нескольких месяцев и нерестились в первый год жизни. К концу ноября – началу декабря, когда заканчивался нерест, скорость весового роста в течение какого-то промежутка времени бы-

ла отрицательной, что приводило к снижению массы мягких тканей мидии. После чего в феврале–марте начинался новый период роста, для которого были характерны минимальные затраты на обмен и увеличение массы генеративных тканей. Второй период нереста приходился на начало апреля, когда толща воды прогревалась до температуры выше 7.5°C .

Графики роста мидии, полученные в имитационных экспериментах, существенно зависят от “управляющих параметров” – температуры воды и концентрации сестона, поэтому результаты, представленные здесь, следует рассматривать только в плане сопоставления порядка величин с известными из наблюдений. Надо сказать, что и в природе изменчивость скорости роста и морфометрических характеристик мидий очень велика и зависит как от внешних воздействий, так и от особенностей биотопа.

На рис. 6б показаны временные графики тех же составляющих энергетического баланса, что и на рис. 6а, но в удельном представлении, т.е. относительно сухой массы мягких тканей в энергетическом эквиваленте. Видно, что с возрастом происходило снижение абсолютных значений и амплитуд колебаний всех удельных скоростей, что соответствует многочисленным данным на-

турных наблюдений. В первом полугодии жизни удельная скорость роста мидий весенней и осенней генерации при благоприятных условиях достигала 0.05 сут^{-1} . Во втором полугодии она снижалась до $0.015\text{--}0.02 \text{ сут}^{-1}$. В третий год жизни удельная скорость роста перед нерестом не превышала 0.01 сут^{-1} . Эти величины сравнимы с данными наблюдений, полученными в [6] для мидий, культивируемых на коллекторах в Керченском проливе: 0.037 и 0.008 сут^{-1} в начале и конце выращивания, соответственно.

Адекватность предлагаемой модели также подтверждена сопоставлением экспериментальных и модельных данных по скорости роста разноразмерных мидий. В б. Ласпи в течение 1988 г. были проведены эксперименты по росту 20-, 35- и 50-миллиметровых мидий в садках на глубине 1 и 15 м с плотностью посадки 1 экз/см². Используя эти данные, а также данные о температуре воды, решалась обратная задача: в модель вводились значения скорости роста 20-миллиметровых мидий и вычислялись соответствующие значения биомассы кормовой взвеси. Полученные величины были использованы для расчета модельной скорости роста 35 и 50-миллиметровых мидий. Эти значения оказались близки экспериментальным данным, что отображено на рис. 7. Средняя квадратическая ошибка модели составила 0.32 мм/мес. и 0.33 мм/мес. для 35- и 50-миллиметровых особей, соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обсуждаемые результаты численных экспериментов по имитации функционирования и временной изменчивости энергетических характеристик мидий не противоречат данным, полученным в ходе экспериментальных исследований мидии из различных биотопов крымского побережья Черного моря [2, 11]. Важной экологической характеристикой организма является отношение энергии, затрачиваемой на рост, к ассимилированной энергии P/A , которое принято обозначать K_2 . В [1] приведены данные об этой характеристике для разных размерных групп, полученные из наблюдений над естественными поселениями мидии в бухте Казачья. Отмечается два максимума, которые приходятся на позднюю весну и летне-осенний сезон года. Летом и ранней осенью, когда температурные и трофические условия наиболее благоприятны для роста, P/A колеблется от 0.3 до 0.9 для разных размерных групп. Весенний максимум ниже — $0.2\text{--}0.25$. В имитационных экспериментах максимальные значения K_2 также регистрировались в периоды весеннего и летне-осеннего преднерестовых периодов, уровень коэффициента достигал $0.4\text{--}0.6$. Минимальные значения K_2 ,

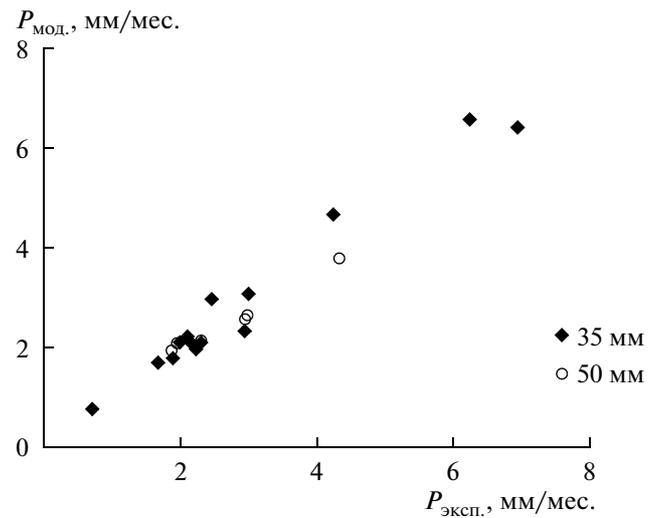


Рис. 7. Модельные и экспериментальные данные скорости роста 35- и 50-миллиметровых мидий в б. Ласпи в 1988 г.

близкие к нулю, обычно наблюдаются зимой. В модели в этот период скорость роста была отрицательной. Сопоставление модельных и реальных данных из [1] можно проводить только качественно, сравнивая тенденции, но не абсолютные величины, поскольку величина ассимилированной энергии зависит не только от температуры, но и трофических условий, сведения о которых в [1] не приведены.

Подытоживая все вышесказанное, можно сделать вывод о том, что модель дает результаты, не противоречащие имеющимся представлениям и данным наблюдений, и, следовательно, может использоваться в качестве базовой при разработке информационной технологии планирования и управления морским хозяйством, занимающимся выращиванием мидий в поликультуре.

Авторы благодарят за помощь и предоставленные данные наблюдений сотрудников отдела аквакультуры и морской фармакологии ИнБЮМ НАН Украины В.И. Холодова, А.В. Пиркову, Л.В. Ладыгину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аболмасова Г.И. Скорость роста черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в экспериментальных условиях // Экология моря. 1987. Вып. 25. С. 62–70.
2. Аболмасова Г.И., Щербань С.А. Рост мидий *Mytilus galloprovincialis* на протяжении годового цикла в бухтах Ласпи и Казачья // Экология моря. 1991. Вып. 38. С. 88–91.
3. Александров Б.Г. Меропланктон // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка, 2006. С. 237–248.

4. Биология культивируемых мидий / Под ред. Иванова В.Н. и др. Киев: Наукова думка, 1989. 100 с.
5. Васечкина Е.Ф., Ярин В.Д. Применение генетических алгоритмов в математическом моделировании экосистем // Системы контроля окружающей среды. Севастополь: НПЦ “ЭКОСИ-Гидрофизика”, 2001. С. 346–355.
6. Вижевский В.И. Промышленное культивирование мидий и особенности их роста на новой конструкции коллектора в Керченском проливе // Тр. ЮгНИРО, 1998. Т. 44. С. 45–48.
7. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наукова думка, 1983. 208 с.
8. Золотницкий А.П. О соотношении соматической и генеративной продукции у черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в онтогенезе // Морск. эколог. журн. 2004. Т. 3. № 4. С. 42–47.
9. Марикультура мидий на Черном море / Под ред. Иванова В.Н. Севастополь: НПЦ “ЭКОСИ-Гидрофизика”, 2007. 314 с.
10. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Экологическая энергетика черноморской мидии // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наукова думка, 1990. С. 32–71.
11. Финенко Г.А., Романова Э.А., Аболмасова Г.И. Энергетический бюджет популяции *Mytilus galloprovincialis* Lam. в Севастопольской бухте // Гидробиологический журнал. 1997. Т. 33. № 1. С. 83–89.
12. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море / под ред. Еремеева В.Н. Севастополь: Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, 2010. 424 с.
13. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Функциональные характеристики типовой мидийной фермы // Рыбное хозяйство Украины. 2011. № 5. С. 48–55.
14. Шурова Н.М. Состояние естественных поселений мидий северо-западной части Черного моря // Экология моря. 1989. Вып. 32. С. 64–68.
15. Babarro J.M.F., Fernandez-Reiriz M.J., Labarta U. Metabolism of the mussel *Mytilus galloprovincialis* from two origins in the Ría de Arousa (north-west Spain) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2000. V. 80. P. 865–872.

Mathematical Modeling of the Mussel *Mytilus galloprovincialis* Growth and Development on Artificial Substrata

E. F. Vasechkina, I. I. Kazankova

The simulation mathematical model of the mussel *Mytilus galloprovincialis* growth and development on artificial substrata is developed to use as a part of information technology for planning and management of marine polyculture. The model is based on experimental data and includes the mathematical description of processes of filtration, breath, energy allocation, spawning and growth of an individual from attachment of a larvae to a solid substrate to reaching marketable size. The results of test calculations were compared with the known observation data obtained in mytiliculture.