

УДК 594.381.5—113.4

РОСТ *LIMNAEA STAGNALIS* L. И *RADIX OVATA* DRAP. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В САДКАХ

О. В. ЛЕВИНА

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

Наблюдения за ростом двух видов моллюсков из Киевского водохранилища, сохранившихся в садках, позволили получить начальные участки эмпирических кривых роста. На основе указанных кривых по уравнению роста Берталанфи построены теоретические кривые весового роста для обоих видов. С помощью поправочных коэффициентов, соответствующих «нормальной кривой» Крота, полученные теоретические кривые приведены к температуре 20°.

Разрабатываемая в настоящее время теория биологической продуктивности водоемов требует методов расчета продукции популяций водных животных. Как известно [1, 3, 4], для расчета последней необходимы сведения по росту животных. Изучение закономерностей роста водных беспозвоночных интересно, кроме того, и с общепроизводительной точки зрения, так как накопление и обобщение данных такого рода для различных животных служит основой дальнейшего развития теории роста.

Данные по росту моллюсков могут быть получены из анализа размерно-возрастного состава популяции в природе путем довольно частого отбора проб в течение длительного времени [10]. Такой метод возможен по отношению к организмам с коротким периодом размножения. Объектом же наших исследований были два массовых на мелководьях Киевского водохранилища вида пресноводных моллюсков — прудовик обыкновенный (*Limnaea stagnalis* L.) и прудовик овальный (*Radix ovata* Drap.), размножение которых происходит в течение всего теплого времени года с мая по октябрь. Вследствие этого изучение их роста путем анализа природных популяций оказалось чрезвычайно затрудненным. Мы применили экспериментальный метод как наиболее пригодный при выяснении темпа роста животных с растянутым периодом размножения.

Наблюдения проводили летом 1970 г. на Киевском водохранилище. Моллюсков содержали в садках размером 30×25×25 см, установленных в прибрежье в 1—2 м от уреза воды на глубине 0,8 м. Садки подвешивали к кольям таким образом, чтобы они находились в полупогруженном состоянии. Наблюдения были начаты с только что рожденной молодежи. Ее получали в лаборатории из кладок, собранных непосредственно в водоеме или отложенных в садках. Моллюсков старших возрастных групп для параллельных серий опытов собирали в водоеме. Кормом моллюскам в садках служили нитчатые водоросли и высшие водные растения. Животных измеряли и взвешивали каждые 5—20 дней. Измерение моллюсков проводили в чашке Петри с водой под биноклем, особей старших возрастных групп измеряли штангенциркулем. Взвешивали моллюсков на торсионных или технических весах, предварительно обсушивая раковины фильтровальной бумагой.

Опыты по росту *L. stagnalis* проводили в двух параллельных сериях. В одной 120 экз. вышедшей из кладок молодежи длиной 2,0 мм и весом 0,5 мг* высадили в са-

* Здесь и в дальнейшем имеются в виду средние для данной группы длина раковины и вес.

док 5 июля, в другой — 50 экз. собранных в водоеме прудовиков длиной 19,6 мм и весом 320 мг — 29 июня. Наблюдения в обеих сериях длились по 13 сентября.

Моллюсков *R. ovata* выращивали в трех параллельных сериях. В первой серии 80 экз. народившейся молоди длиной 1,42 мм и весом 0,2 мг высадили в садок 11 июля, в двух других — моллюсков, собранных в водоеме, высаживали в садки 25 июля. Во второй серии было 50 экз. длиной 10,25 мм и весом 115 мг, в третьей — 25 экз. длиной 13,05 мм и весом 231 мг. Рост их продолжался по 3—17 сентября.

Температура воды у садков по двухразовым ежедневным наблюдениям составляла в среднем за период наблюдений 20,5° с колебаниями в отдельные дни от 17,0 до 25,2°.

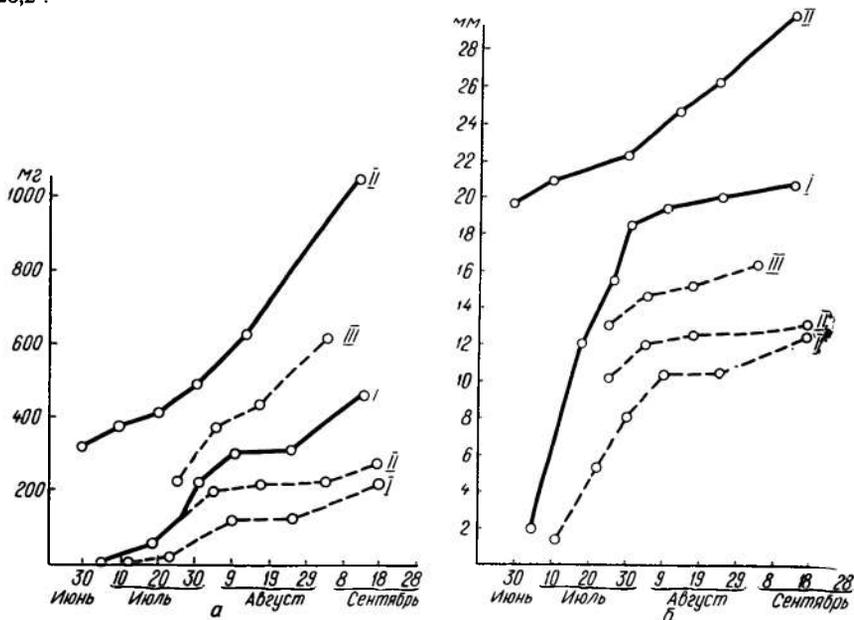


Рис. 1. Весовой (а) и линейный (б) рост *L. stagnalis* (—) и *R. ovata* (---) в садках летом 1970 г. (I—III — серии опытов).

Результаты представлены на рис. 1. Так как рост моллюсков в параллельных сериях являлся продолжением роста их в первой серии и частично перекрывал его, мы сочли возможным объединить результаты наблюдений по отдельным сериям в одну кривую (рис. 2). Полученные таким образом эмпирические кривые линейного и весового роста *L. stagnalis* и *R. ovata* соответствуют 130 дням роста для первого вида и 110 дней — для второго. За время наблюдений прудовики обыкновенные достигли длины 30,0 мм и веса 1,06 г и отложили в садках первые кладки. Овальные прудовики за указанный срок достигли длины 16,0 мм и веса 613 мг, приступив к размножению при длине около 12,5 мм.

Так как при изучении роста животных основное значение имеют закономерности весового роста, непосредственно связанные с закономерностями обмена веществ [1], мы подвергли подробному анализу эмпирические кривые весового роста. Разбив их на отрезки, соответствующие коротким промежуткам времени (в данном случае пяти дням), для каждого из участков кривой находим среднюю удельную скорость, применив формулу:

$$\bar{C}_w = \frac{\lg w_2 - \lg w_1}{(t_2 - t_1) \cdot 0,4343} \quad (1)$$

или, если величина прироста не превышает 0,1 веса, линейную формулу:

$$\bar{C}_w = \frac{(w_2 - w_1)}{(w_2 + w_1)} \cdot \frac{2}{t_2 - t_1} \quad (2)$$

Как видим (рис. 3), с увеличением веса растущего организма удельная скорость роста его снижается. Достигая в первой пятидневке значительной величины (относительный среднесуточный прирост у обоих видов превышает 60%), удельная скорость роста в следующую пятидневку значительно снижается, так что относительный среднесуточный прирост составляет у *L. stagnalis* 17%, у *R. ovata* 22%. Затем снижение

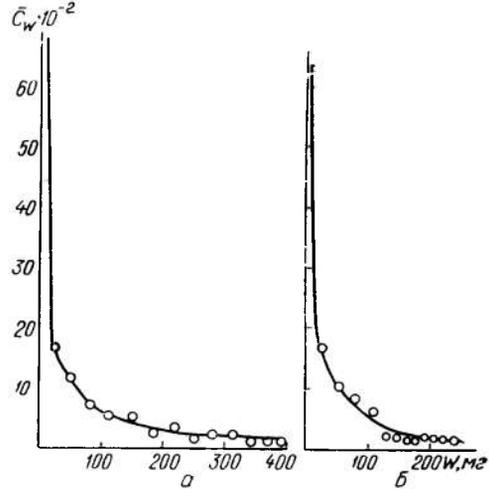
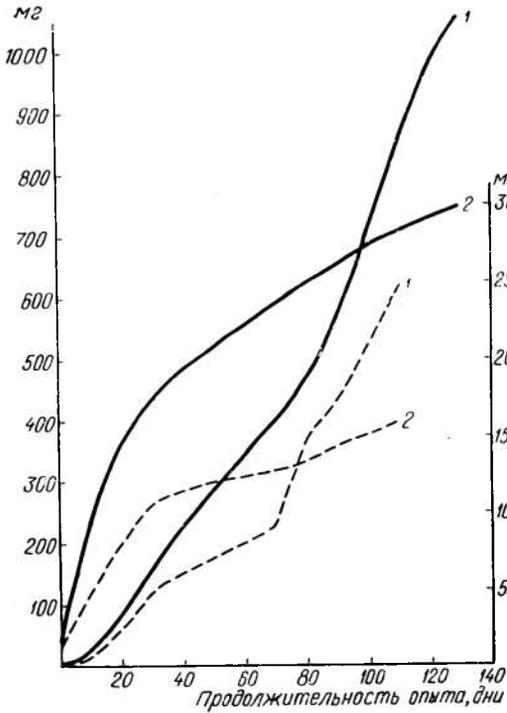


Рис. 3. Зависимость удельной скорости роста (\bar{C}_w) от достигнутого веса (w) у *L. stagnalis* (а) и *R. ovata* (б).

Рис. 2. Эмпирические кривые весового (1) и линейного (2) роста *L. stagnalis* (—) и *R. ovata* (---).

средней удельной скорости роста замедляется. Относительный среднесуточный прирост снижается у *L. stagnalis* за последующие 100 дней роста с 12 до 2%, а в конце периода наблюдений ($t=130$ дням) прирост составляет лишь 0,6% веса. У *R. ovata* относительный среднесуточный прирост снижается от 17% в третьей пятидневке до 1,8% в конце периода наблюдений ($t=110$ дням). Таким образом, удельная скорость роста у обоих видов прудовиков при $w \rightarrow w_\infty$ стремится к 0, а приведенные кривые зависимости удельной скорости от достигнутого веса (см. рис. 3) носят характер асимптотических кривых.

Так как экспериментально изучен рост прудовиков в первое лето жизни, в то время как их рост продолжается в течение нескольких лет, мы попытались, получив эмпирически лишь участки кривых роста, построить теоретические кривые от рождения до дефинитивных размеров.

Рост рассматриваемых моллюсков продолжается в течение всей жизни, стремясь к некоторым предельным величинам. Закономерности такого роста лучше всего передаются S-образной асимптотической кривой, которой соответствует формула Пюттера — Бергаланфи — Тайлора:

$$w_t = [W^{1-\frac{a}{b}} - (W^{1-\frac{a}{b}} - w_0^{1-\frac{a}{b}})e^{-(1-\frac{a}{b})kt}]^{\frac{b}{b-a}}; 1 - \frac{a}{b} = n, \quad (3)$$

где $w = w_0$ при $t = t_0$, $W = w_\infty$, т. е. дефинитивный вес животного.

Асимптотические кривые роста получены эмпирически для ряда пресноводных брюхоногих [5, 9, 11] и морских двустворчатых моллюсков [13].

Применимость уравнения (3) для обобщения данных по росту исследованных видов пресноводных моллюсков может быть также пока-

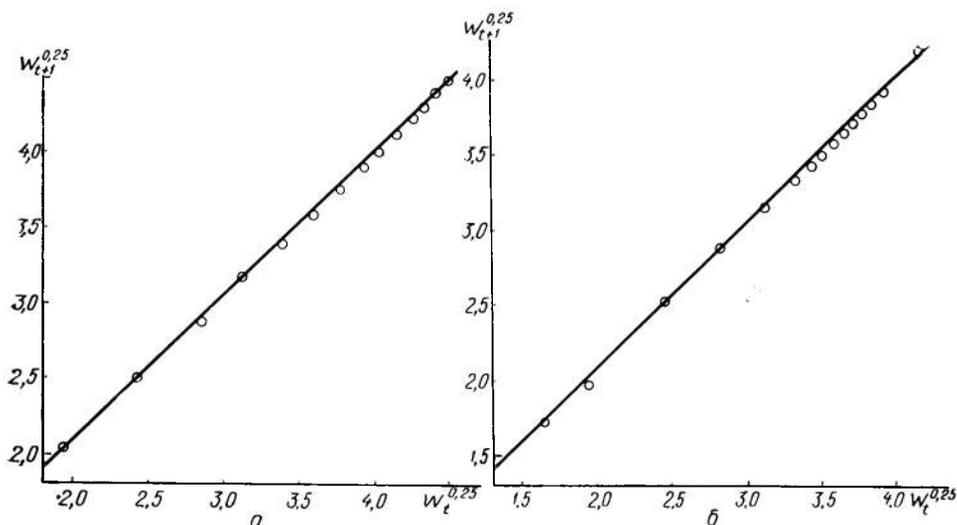


Рис. 4. График (по [12]) для эмпирической кривой весового роста *L. stagnalis* (а) и *R. ovata* (б).

зана с помощью приема Вальфорда [12]. Из уравнения (3) следует, что $\omega_{t+1}^{1-\frac{a}{b}}$ находится в линейной связи с $\omega_t^{1-\frac{a}{b}}$ согласно уравнению:

$$\omega_{t+1}^{1-\frac{a}{b}} = m\omega_t^{1-\frac{a}{b}} + i, \quad (4)$$

где

$$i = W^{1-\frac{a}{b}}(1 - e^{-(1-\frac{a}{b})k}); \quad m = e^{-(1-\frac{a}{b})k}. \quad (5)$$

Как показал Г. Г. Винберг [1], если эмпирические данные могут быть выражены уравнением (3), на графике, где на оси абсцисс отложены величины $\omega_t^{1-\frac{a}{b}}$, а на оси ординат соответствующие им $\omega_{t+1}^{1-\frac{a}{b}}$, точки расположатся по восходящей прямой (рис. 4). Неизвестные величины i и m могут быть найдены графически. Точка пересечения прямой с осью ординат отсекает отрезок, соответствующий i , а наклон прямой — m . Интересно заметить, что при величине $1-\frac{a}{b} = 0,25$, принятой нами исходя из литературных данных [2], основное условие — прямой характер связи между $\omega_t^{0,25}$ и $\omega_{t+1}^{0,25}$ — выполняется на приведенных графиках наилучшим образом. Это может служить косвенным подтверждением того, что показатель степени в уравнении связи обмена и веса ($Q = M\omega^{\frac{a}{b}}$), полученный Г. Г. Винбергом и Ю. С. Беляцкой для брюхоногих моллюсков и равный 0,75 [2], весьма близок к действительному.

Если в уравнении (3) w_0 мало по сравнению с W , то приняв, что $w_0=0$ и заменив $1 - \frac{a}{b}$ на n , получим преобразованное уравнение, имеющее более простой и удобный вид:

$$w_t = W(1 - e^{-nkt})^{\frac{1}{n}}. \quad (6)$$

Чтобы построить теоретическую кривую роста согласно уравнению (6), необходимо найти значения параметров n , k , W . Как уже упоминалось, значение $1 - \frac{a}{b} = n$ принято нами равным 0,25. На основании большого количества измерений и взвешиваний, проведенных на материале, собранном в Киевском водохранилище [6], дефинитивный вес (W) *L. stagnalis* принят равным 8 г, *R. ovata* — 1,7 г.

Значение параметра k может быть найдено различными способами. Во-первых, его можно найти, определив графически i и m (см. рис. 4) и решив уравнение (5). Далее, k может быть найдено из анализа эмпирических кривых весового роста. По уравнениям (1) и (2) мы нашли удельные скорости роста (\bar{C}_w) для небольших отрезков кривых роста, соответствующих коротким промежуткам времени. В случае роста, стремящегося к дефинитивным размерам, по уравнению:

$$\frac{dw}{dt} = Nw^{\frac{a}{b}} \left(\frac{W^n - w^n}{W^n} \right), \quad (7)$$

представляющему собой дифференциальную форму (3), принимая во внимание, что $C_w = \frac{1}{w} \frac{dw}{dt}$, получаем:

$$C_w = N(w^{-n} - W^{-n}); \quad \frac{C_w}{N} = w^{-n} - W^{-n}. \quad (8)$$

Если для определенного w эмпирически найдено значение средней удельной скорости \bar{C}_w , то, определив для этого w по (8) отношение $\frac{C_w}{N}$, можем рассчитать величину N , так как

$$\frac{C_w}{N} \cdot \frac{1}{\bar{C}_w} = \frac{1}{N}.$$

Установив среднюю величину N , которая оказалась равной для *L. stagnalis* 0,273, а для *R. ovata* 0,377, мы рассчитываем k , так как

$$k = N \cdot W^{-n}.$$

Параметр k может быть, кроме того, найден по двум достаточно удаленным друг от друга точкам эмпирической кривой весового роста (одной из которых может служить точка w_0) по уравнению:

$$k = -\frac{1}{nt} \ln \frac{W^n - w_t^n}{W^n}, \quad (9)$$

которое легко получить из (6), решив его относительно k . Каждый из описанных способов определения величины k вполне правомочен и дает близкие результаты:

	Найденное графически по методу Вальфорда	Из анализа эмпирической кривой $k = N \cdot W^{-n}$	По уравнению (9)	Среднее значение
<i>L. stagnalis</i>	0,032	0,030	0,030	0,030
<i>R. ovata</i>	0,064	0,059	0,055	0,059

Зная величины n , k и W , строим теоретические кривые весового роста *L. stagnalis* и *R. ovata* (рис. 5) по формулам:

$$\text{для } L. \text{ stagnalis } w_t = 8000(1 - e^{-0,0075t})^4 \quad (10)$$

$$\text{для } R. \text{ ovata } w_t = 1700(1 - e^{-0,0147t})^4.$$

Для нанесения эмпирических точек на теоретические кривые роста находим t_0 :

$$t_0 = \frac{1}{nk} \ln \frac{W^n}{W^n - w_0^n} \quad (12)$$

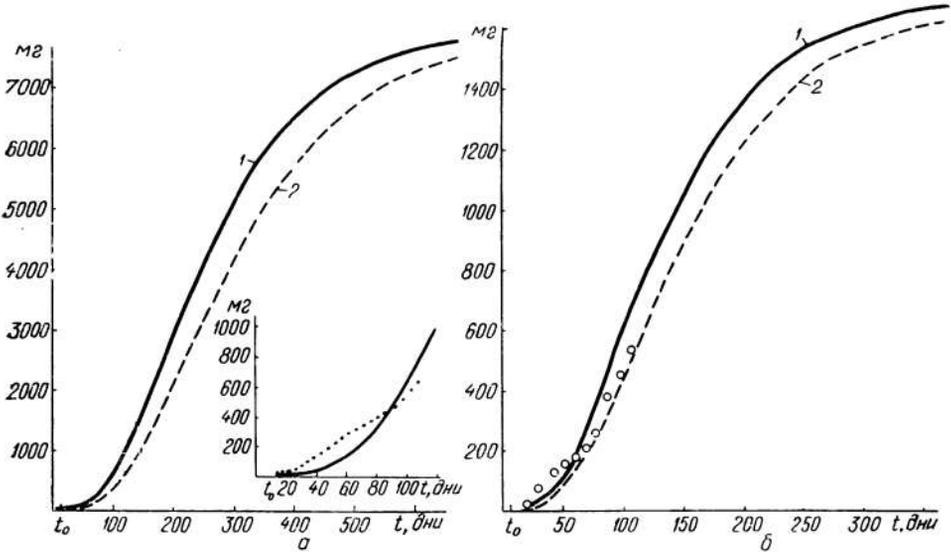


Рис. 5. Теоретические кривые весового роста *L. stagnalis* (а) и *R. ovata* (б) от рождения до достижения дефинитивных размеров:

1 — построение по эмпирическим данным согласно уравнениям для а: $w_t = 8000(1 - e^{-0,0075t})^4$; для б: $w_t = 1700(1 - e^{-0,0147t})^4$; 2 — приведение к 20°; — эмпирические точки.

Наши наблюдения по росту моллюсков, как уже указывалось, были начаты с только что рожденной молодежи. *L. stagnalis* росли от начального веса 0,5 мг, *R. ovata* — от 0,2 мг. Тогда по (12) для *L. stagnalis* при $w_0 = 0,5$ мг $t_0 = 12$ дням, а для *R. ovata* при $w_0 = 0,2$ мг $t_0 = 8$ дням. Биологический смысл промежутка времени от момента $t_0 = 0$ до момента $t_0 = n$ дней в том, что это рост зародыша внутри яйца до его вылупления, т. е. период эмбрионального развития. Полученные путем расчета величины t_0 для обоих видов моллюсков весьма близки к действительным. Продолжительность эмбрионального развития при 20°, по нашим наблюдениям [7], составила для *L. stagnalis* 12—14 дней, для *R. ovata* 9—10 дней.

Построенные теоретические кривые относятся к средней температуре воды 20,5° с заметными колебаниями ее в отдельные дни. Чтобы полученные нами по росту прудовиков материалы были сопоставимы с приведенными в литературе данными, обычно относящимися к температуре 20°, мы привели теоретические кривые роста к этой температуре (см. рис. 5, пунктир), используя поправочные коэффициенты, соответствующие «нормальной кривой» Крюга [8]. Как и следовало ожидать, кривые, соответствующие 20°, расположились на графиках несколько ниже рассчитанных по эмпирическим данным, т. е. удельные скорости

роста при 20° несколько ниже полученных в эксперименте, особенно на начальных этапах роста, когда температура воды превышала 20° (21—25°). Этим объясняется более крутой подъем кривых, рассчитанных по эмпирическим данным.

Построенные теоретические кривые весового роста *L. stagnalis* и *R. ovata*, передающие их рост на протяжении всего жизненного цикла, могут служить для расчета продукции популяций этих моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. «Усп. совр. биол.», 61, 2.
2. Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. С. 1959. Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. «Зоол. ж.», 38, 8.
3. Винберг Г. Г., Шушкина Э. А., Печень Г. А. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа. «Зоол. ж.», 44, 5.
4. Грезе В. Н. 1963. Метод расчета продукции планктонных копепод. «Зоол. ж.», 42, 9.
5. Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 47, 4.
6. Левина О. В. 1972. Соотношение веса и линейных размеров у некоторых пресноводных моллюсков. «Гидробиол. ж.», 8, 3.
7. Ее же. 1973. Плодovitость пресноводных моллюсков *Limnaea stagnalis* и *Radix ovata*. «Зоол. ж.», 52, 5.
8. Методы определения продукции водных животных (под ред. Г. Г. Винберга). 1968. Метод. рук-во, Минск.
9. Сушкина А. П. 1949. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков. Тр. ВГБО, 1.
10. Цихон-Луканина Е. А. 1963. О росте *Valvata pulchella* Studer (Gastropoda). В сб.: «Мат-лы по биол. и гидрол. волж. вод-щ», Изд-во АН СССР, М.—Л.
11. Ее же. 1965. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков. «Биол. проц. во внутр. вод.», Тр. ИБВВ, 9 (12).
12. Walford L. A. 1946. A new graphic method of describing the Growth of animals. «Biol. Bull. Woods Hole», 90, 2.
13. Wilbur K. M., Owen G. 1964. Growth. В кн.: «Physiology of molluscs». New York—London.

Поступила 11. XII 1972 г.

GROWTH OF *LIMNAEA* *STAGNALIS* L. AND *RADIX OVATA* DRAP. UNDER THE CAGE REARING

O. V. LEVINA

(Institute of Hydrobiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev)

Summary

Observations on the growth of two Molluscan species, *Limnaea stagnalis* and *Radix ovata*, of the Kievskoye Reservoir. carried out in cages. allowed obtaining the initial points of the growth curves. With the use of some physiologically conditioned parameters, theoretic curves of the weight gain were built up after the known Bertalanffy's equation for both species. These curves may be of use for the productivity and energetic balance calculation in species considered.