

УДК 594.124:591.524.11 (268.46)

Н. А. Спетницкая¹, Р. М. Гогорев², М. В. Иванов¹**ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ БЕЛОМОРСКИХ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS* L.) ФИТОПЛАНКТНОМ***¹Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии и гидробиологии²Ботанический институт РАН, Лаборатория альгологии

Введение. В настоящее время аквакультура — одно из наиболее востребованных направлений в прикладной биологии, призванное обеспечить потребности увеличивающегося населения Земли в продуктах питания. Одним из важнейших объектов аквакультуры являются животные-фильтраторы. Биотехнологии, применяемые при культивировании таких организмов, основаны на обеспечении их пищевых потребностей за счет ресурсов акватории. Моллюски-фильтраторы являются одним из основных объектов мариккультуры во многих странах. По данным FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) в мире последние десятилетия аквакультура вообще, и мариккультура двустворчатых моллюсков в частности, развивается бурными темпами [23]. В Белом море существует опробованная и отработанная биотехнология культивирования двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* [5]. Однако многие аспекты взаимодействия беломорских культивируемых мидий с окружающей средой не до конца изучены. Так много неясностей во взаимоотношениях культивируемых мидий и их потенциальной пищи. По данным С. В. Александрова [1], основной компонент пищи беломорских мидий — детрит, он составляет в среднем 80 % от всего содержимого желудка, хотя усвояемость детрита невелика — 0,68 [1]. Однако многие авторы [19, 22] полагают, что фитопланктон — незаменимый компонент спектра питания моллюсков, обеспечивающий рост и размножение фильтраторов. Кроме того, потребление моллюсками фильтраторами из разных источников пищи, во-первых, видоспецифично [24]; во-вторых, во многом зависит от наличия и доступности конкретного источника пищи в местах обитания [22], в которых находятся фильтраторы; и в-третьих, зависит от сезона [10] и приливно-отливного периода [18]. В данной работе исследовалась только водорослевая составляющая спектра питания беломорских мидий. Авторы интересовали вопросы избирательности и усвояемости при питании моллюсков.

Материалы и методы исследования. Исследования проводились в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море). Сбор материала проводили с 17 по 21 июля 2006 г. (июль — пик развития летнего фитопланктона на Белом море [9]) на двух участках (рис. 1). Возле о-ва Соностров в настоящее время выращивают мидий в промышленных масштабах. В губе Никольская в 80–90-е годы функционировало мидиевое хозяйство, в момент исследования в акватории находились остаточные понтоны с мидиями (не более 10). Отбирали: 1) пробы воды для оценки фитопланктона; 2) мидий с целью изучения содержимого желудков и 3) пеллеты мидий для оценки фитопланктона в них. Весь отбор проб проводили параллельно

* Исследование частично поддержано совместным проектом РФФИ — GFEN Китайской Народной республики (грант № 05–04–39011–GFEN_a).

© Н. А. Спетницкая, Р. М. Гогорев, М. В. Иванов. 2008

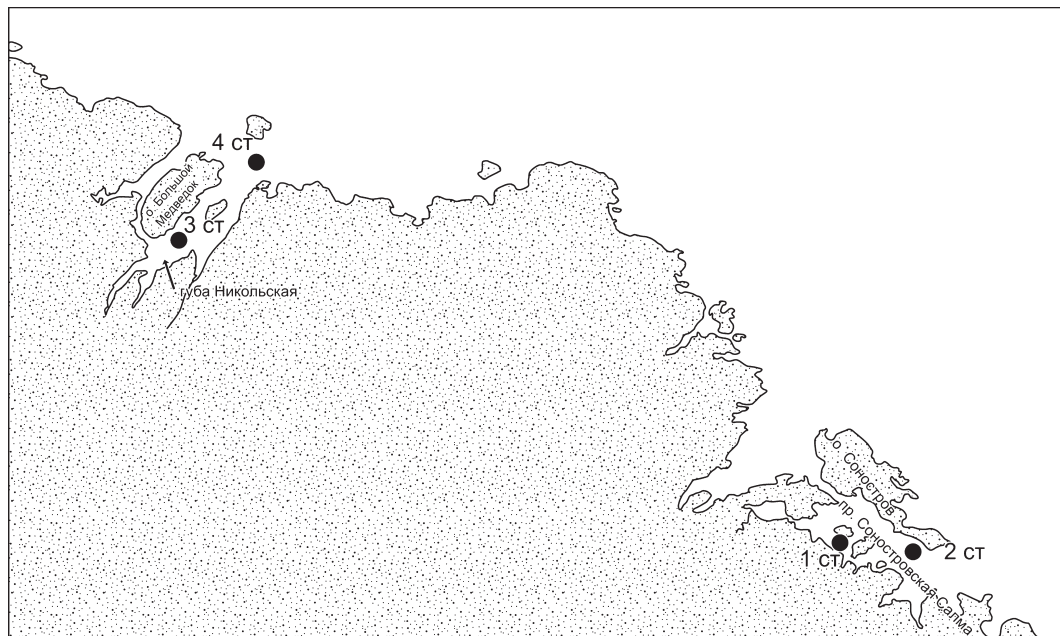


Рис. 1. Станции пробоотбора фитопланктона в воде

в одни и те же сроки. Пробы фитопланктона в воде отбирали батометром Рутнера объемом 1 л с глубины 2 м на четырех станциях. Две станции находились в акваториях и две в открытом море на выходе из этих акваторий (около 500–1000 м от места сбора внутри акватории). На каждой станции отбирали 2 повторности. Пробы фиксировали раствором Люголя и сгущали пробу до конечного объема (16–28 мл), применяя осадочный метод, получали необходимый для дальнейшей работы объем проб [7].

Для исследования содержимого желудка и фекалий было выбрано 5 размерных классов моллюсков: 30–39, 40–49, 50–59, 60–69, 70–79 мм длиной. Мидий отбирали с субстратов мидиевого хозяйства около о-ва Соностров (ст. 1, см. рис. 1). По 10 штук мидий из каждого размерного класса помещали в садки из дели с ячейей 20 мм. Для каждого размерного класса использовали по два садка. Под садками с мидиями подвешивалась емкость-ловушка для сбора фекалий и псевдофекалий. Возле о-ва Соностров садки с мидиями выставляли на сутки, с 17 по 18 июля. В губе Никольской на 3 суток, с 18 по 21 июля. После экспозиции из садков собирали мидий, из емкостей-ловушек собирали пеллеты.

Для получения содержимого желудков мидий, их вскрывали скальпелем, желудок разрезался вдоль, и пипеткой собиралось его содержимое. Желудки промывали кипяченой морской водой, профильтрованной через газ (№ 29–38), пробы, полученные в результате сбора, также были залиты кипяченой морской водой и фиксировались 4%-ным раствором формалина. В конечном итоге, мы получили 10 проб для каждой станции, по 2 повторности каждого класса, объемом 18–25 мл. В одной пробе находилось содержание 10 желудков одного класса. Данные по количественному составу водорослей выражали для 1 мидии за 1 сутки фильтрации.

Сбор фекалий из емкостей-ловушек проводили 18 июля возле о-ва Соностров; те же мидии в тех же емкостях были перевезены в губу Никольскую и выставлены на трое суток. 21 июля одновременно со сбором мидий в губе Никольской собирались и пеллеты. Содержимое емкостей-ловушек процеживалось через сито с ячейей 0,5 мм и таким способом, вся масса фекалий оказывалась на сите. После этого пеллеты промывали кипяченой морской водой, отфильтрованной через газ (№ 29–38) в баночки. Таким образом, с пеллет смывались все осажденные за время экспозиции бентосные формы водорослей и детрит. Полученный материал фиксировался 4%-ным раствором формалина. В лабораторных условиях пробы несколько раз промывались кипяченой морской водой для удаления органических остатков. Итак, мы получили 10 проб для каждой станции, по 2 повторности каждого класса, объемом от 10 до 22 мл.

В одной пробе находился результат жизнедеятельности 10 мидий одного класса. Для проб, собранных в губе Никольской, результат был также разделен на три (количество суток, в течение которых животные были выставлены в емкостях-ловушках), чтобы привести к единообразию все пробы.

Результаты исследования и их обсуждение. Фитопланктон в воде. Всего в результате исследования в пробах воды было обнаружено и определено 11 видов водорослей. К отделу Bacillariophyta относились 9 видов, к отделу Dinophyta — 1 и к Chrysophyta — 1 (табл. 1). Число видов на станциях варьировало от 5 до 11. Бентосные формы диатомовых составили 56 % от всех диатомовых (5 видов).

На станции № 1 (марихозьяйство в районе Сонострова) численность составила около 600 тыс. кл/л, на станции № 2 (открытое море в районе Сонострова) — около 700 тыс кл/л, на станции № 3 (бывшее марихозьяйство в губе Никольской) — 150 тыс кл/л и на 4 станции (открытое море в районе губы Никольской) — 60 тыс кл/л. В губе Никольской работы по подвесному выращиванию мидий приостановлены, и в акватории остаются одиночные понтоны с небольшим количеством мидий. В акватории рядом с Соностровом ведутся работы по культивированию мидий, и, по-видимому, основная причина более высокой численности фитопланктона в этом месте — повышенное содержание в воде биогенных элементов, поступающих в основном с мидиевыми экскретами. Рядом авторов показано, что в местах культивирования мидий в Белом море [2, 5] и различных объектов марикультуры в других акваториях [15, 16], содержание фитопланктона в воде выше, чем в открытом море и в местах поселения естественных популяций моллюсков.

Таблица 1

Состав и численность (тыс. кл/л) фитопланктона в воде

	Сон м. х.	Сон м.	Ник. м. х.	Ник. м.
отд. Bacillariophyta				
<i>Chaetoceros sp.</i>	12	11	1,5	0
<i>Cocconeis scutellum</i>	2	1	0	1
<i>Fragilaria cylindrus</i>	2	0	0,5	0
<i>Licmophora gracilis</i>	0,3	0	0	0
<i>Navicula sibirica</i>	0	0,4	0	0
<i>Skeletonema costatum</i>	568	680	150	56
<i>Synedra investiens</i>	0,3	0	0	0
<i>Synedra tabulata</i>	2,5	2,5	1	0
<i>Synedra tabulata var fasciculata</i>	0,3	0	0	0
отд. Dinophyta				
<i>Dinophysis sp.</i>	0	0	0	0,5
отд. Chrysophyta				
<i>Dictyocha speculum</i>	3	1,5	1	0

Примечание. Сон. — станции в районе о. Соностров; Ник. — станции в районе губы Никольской; м. — море; м. х. — мидиевое хозяйство.

На всех станциях доминировали диатомовые водоросли вида *Skeletonema costatum*, составившие около 95 % от общей численности фитопланктона. Максимум численности вида наблюдался в районе Сонострова — 680 тыс. кл/л. Доминирование этого вида-космополита в конце июля в Белом море явление обычное и широко описанное в литературе. По данным Т. В. Хлебович [9], в конце июля для губы Чупа численность *S. costatum* достигает 1 млн кл/л.

Общий перечень обнаруженных видов водорослей в желудках, пеллетах и воде

Вид		Отдел
<i>Actinocyclus</i> sp.	P	diatom
<i>Amphora</i> sp.	B	diatom
<i>Aulacosira</i> sp.	P	diatom
<i>Biddulphia aurita</i>	B	diatom
<i>Chaetoceros sociales</i>	P	diatom
<i>Chaetoceros</i> sp.	P	diatom
<i>Cocconeis placentula</i> var <i>lineata</i>	B	diatom
<i>Cocconeis scutellum</i>	B	diatom
<i>Cylindrotheca closterium</i>	P	diatom
<i>Dictyocha speculum</i>	P	chrysophyta
<i>Dinophysis</i> sp.	P	dynoph
<i>Diploneis smithii</i>	B	diatom
<i>Ebria tripartita</i>	P	chrysophyta
<i>Entomoneis paludosa</i> var <i>punctulata</i>	B	diatom
<i>Fragilaria construens</i> var <i>subsalina</i>	P	diatom
<i>Fragilaria cylindrus</i>	B/P	diatom
<i>Fragilaria leptostauron</i>	B/P	diatom
<i>Fragilaria virescens</i> var <i>capitata</i>	B/P	diatom
<i>Gomphonema constrictum</i>	B	diatom
<i>Grammatophora arcuata</i>	B	diatom
<i>Grammatophora marina</i>	B	diatom
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	B	diatom
<i>Licmophora gracilis</i>	B	diatom
<i>Navicula cancellata</i> var <i>retusa</i>	B	diatom
<i>Navicula confervacia</i>	B	diatom
<i>Navicula forcipata</i>	B	diatom
<i>Navicula rinchocefala</i>	B	diatom
<i>Navicula sibirica</i>	B	diatom
<i>Navicula</i> sp.	B	diatom
<i>Nitzschia coarctata</i>	B	diatom
<i>Nitzschia frustulum</i> var <i>acuta</i>	B	diatom
<i>Nitzschia longissima</i>	B	diatom
<i>Nitzschia maeotica</i>	B	diatom
<i>Pinnularia interrupta</i>	B	diatom
<i>Rhabdonema arcuatum</i> var <i>ventricosa</i>	B	diatom
<i>Screpsiella trohoideua</i>	P	diatom
<i>Skeletonema costatum</i>	P	dynoph
<i>Surirella brightwellii</i>	B	diatom
<i>Synedra investiens</i>	B	diatom
<i>Synedra kamtchatica</i>	B	diatom
<i>Synedra tabulata</i>	B	diatom
<i>Synedra tabulata</i> var <i>fasciculata</i>	B	diatom
<i>Tabellaria flocculosa</i>	P	diatom
<i>Tetracyclus lacustris</i>	B	diatom

Примечание. P — пелагические, B — бентосные формы фитопланктона.

Фитопланктон в желудках мидий. Клетки водорослей, найденные в желудках, отнесены к диатомовым (32 вида) и динофитовым (1 вид), отличаются большим разнообразием видов, чем в пробах воды. Основное разнообразие создают бентосные формы (27 видов). Из них наиболее массовыми (более 5 % от общей численности) являлись: *Licmophora gracilis*, *Synedra tabulata*, *Cocconeis* sp., *Rhabdonema arcuatum* var. *ventricosa*. В районе о-ва Соностров видовой состав отличался несколько большим разнообразием, чем в губе Никольской (26 и 20 видов соответственно). Общая численность водорослей в различных размерных классах мидий представлена в табл. 3.

Фитопланктон в пеллетах мидий. Состав водорослей, обнаруженный в фекалиях, отличался наибольшим разнообразием видов и включал 37 видов. Из них 34 вида относятся к диатомовым, 1 вид к динофитовым и 2 к хризофитовым водорослям. 32 вида из 34 диатомовых — бентосные формы (табл. 2).

Диапазон размеров клеток водорослей, встреченных в желудках и пеллетах, составил 9–300 мкм. В желудках и пеллетах всех размерных классов мидий отмечен весь диапазон размеров водорослей. Наши данные согласуются с данными К. А. Сафи и М. М. Гиббс [20], которые говорят, что фитопланктон менее 5 мкм и более 200 мкм с меньшей эффективностью отбирается мидиями в процессе фильтрации.

Продукты жизнедеятельности мидий, содержащие водоросли, состоят из фекалий и псевдофекалий, в псевдофекалиях содержится избыточный материал, который по каким-то причинам не поступал в пищеварительный тракт мидий. Во время эксперимента мы обнаружили только

фекалии. По литературным данным [21], мидии при повышении концентрации клеток в воде начинают выделять псевдофекалии, при дальнейшем повышении концентрации (80 млн кл/л) изменяют скорость фильтрации. Поскольку во время наших исследований псевдофекалии не были найдены, можно предположить, что количество пищи в изучаемых акваториях не достигало того порога, при котором начинают вырабатываться псевдофекалии.

Информация о численности клеток фитопланктона в воде, достаточной для нормального питания мидий, противоречива. П. Долмер [12] приводит данные о том, что мидии не питаются, когда концентрация частиц менее 1,5 млн кл/л, потому что это не выгодно с точки зрения энергетических затрат. Однако полученные нами результаты (активное питание при количестве клеток водорослей в воде 150–600 тыс. кл/л), скорее, согласуются с данными Р. Л. Фостер-Смит [13], по которым скорость фильтрации постепенно возрастает при концентрации от 300 тыс. кл/л и затем становится постоянной при 800 тыс. кл/л. Возможно, скорость фильтрации и концентрация клеток, при которой мидия начинает питаться и/или вырабатывать псевдофекалии, могут различаться в зависимости от географического района, в котором обитают мидии.

Интересной особенностью по нашим результатам оказывается большее видовое разнообразие фитопланктона в желудках и пеллетах по сравнению с пробами воды (в желудках и пеллетах мидий количество клеток водорослей примерно одинаковое). Основа этих различий — большее количество бентосных форм диатомовых водорослей в желудках и пеллетах. Это можно объяснять двумя причинами. Во-первых, бентосные формы диатомовых водорослей развиваются непосредственно на искусственных субстратах, используемых при культивировании мидий (многочисленные канаты, понтоны) и на самих друзах мидий. Исследования М. Э. Кулаковского и М. А. Рычковой [4] показывают, что на створках культивируемых мидий развивается более половины видов, отмеченных для прикрепленных диатомовых водорослей Кандалакшского залива. Во-вторых, эти бентосные формы могут быть принесены течением и ветром (со дна и/или с берега). Такие факты отмечены в литературе [17]. При исследовании фитопланктона в воде и желудках мидий в неглубокой акватории (около 2 м) они обнаружили высокую долю бентосных видов и объяснили этот факт относительно сильными турбулентными течениями. Де Джонге, Берг (цит. по: [6]) утверждают, что скорость течения 10 см/с, типичная для прибрежной зоны морей, вполне достаточна, чтобы поднять со дна и унести прочь мелкие частицы песка, ила и детрита вместе с находящимися на них микроорганизмами. По данным Дельдаго и соавторов [6], бентосные формы водорослей достаточно прочно прикреплены к субстрату и могут легко вымываться течениями. В данном случае, скорее всего, имеет место первая точка зрения, поскольку бентосные формы не были обнаружены в пробах воды, взятых у понтонов с мидиями. Максимальная скорость течения на участке Соностровского хозяйства, по наблюдениям лета 2007 г., составила 4–5 см/с [8], чего, по-видимому, не достаточно для смыва водорослей с поверхности обрастания. Возможно, существует замкнутый круговорот: водоросли, произрастающие на субстратах непосредственно около мидий, тут же отфильтровываются гидробионтами, не попадая в акваторию. Высокое относительное соотношение бентосных видов наблюдается во всех пробах (вода — 62 %, желудки — 75 %, пеллеты — 82 % от общего числа видов). Однако в абсолютных показателях содержание бентосных видов в водных пробах намного ниже (7 видов против 27 и 32 в желудках и пеллетах соответственно), что вполне согласуется с предположением об активной фильтрации мидий бентосных форм фитопланктона. Тем не менее основным компонентом содержимого желудков и пеллет также были клетки *S. costatum*. Процентное содержание в среднем составило 70 % от общей численности фитопланктона в желудках и 50 % в пеллетах. Такая разница между желудками и пеллетами легко объяснима. Клетки *S. costatum* весьма непрочные и, возможно,

в пеллетах не были учтены в полной мере. Клетки бентосных форм диатомовых, напротив, обладают весьма плотным панцирем, соответственно, легко учитываются и в пеллетах. Наши данные по высокому содержанию *S. costatum* в желудках и пеллетах согласуются с данными Бранда (цит. по: [14]), который пишет, что сезонные изменения состава пищи совпадают со вспышками развития отдельных видов водорослей. Хотя не всегда массовый вид в воде встречается массово в желудках и пеллетах. Так, В. Н. Иванов с соавторами [3] говорят о том, что массовый вид встречался в желудках мидий в незначительном количестве, основу составляли немассовые виды. Таким образом, бентосные формы диатомовых в среднем составляют 20 % от общей численности водорослей в желудках и пеллетах и намного разнообразнее, чем в воде. Это не говорит об избирательности бентосных форм мидиями. Скорее всего, большая часть бентосных диатомовых не попадает в акваторию и потребляется мидиями «на месте». Мы отбирали пробы воды в 1,5 м от друз с мидиями. Видимо, для получения более достоверной информации нужно отбирать пробы воды гораздо ближе к мидиям.

Таблица 3

Основные характеристики фитопланктона, найденного в желудках и пеллетах мидий

Характеристика	Желудки						Пеллеты						
	30	40	50	60	70	ср.	30	40	50	60	70	ср.	
Разм. классы (мм)	30	40	50	60	70	ср.	30	40	50	60	70	ср.	
N фито-на (тыс. кл/особь)	8	75	24	100	130	67	33	9	41	11	42	27	Н
	7	15	150	65	84	64	35	50	3	43	78	42	С
Доля бентосных форм (%)	14	9	14	8	8	11	7	49	50	44	21	34	Н
	21	21	27	15	37	24	11	38	53	98	42	48	С
Доля <i>S. costatum</i> (%)	67	89	85	87	82	82	91	42	41	54	78	61	Н
	38	76	71	65	48	60	85	48	36	0	21	38	С
Число видов	7	14	8	14	10	11	13	15	15	12	17	14	Н
	6	7	11	13	16	11	6	19	11	17	17	14	С
Число бентосных видов	5	10	6	9	7	8	7	10	10	9	10	9	Н
	4	5	8	8	12	7	4	15	8	12	12	10	С
Доля живых клеток (%)	0,0	0,0	10	8,7	0,0	3,7	0,6	5,5	1,2	13	0,1	4,0	Н
	0	7,5	15	0,5	1,6	5,0	0,3	1,3	0,0	0,5	6,6	1,7	С

Примечание. С. — Соностровская Салма, Н. — губа Никольская.

Усвоение мидиями клеток фитопланктона оценивалось нами по наличию живых клеток в пеллетах. Непереваренные клетки диатомовых могут составлять до 10–20 % от содержимого пеллет. В пробах желудков и пеллетах были встречены живые клетки диатомовых водорослей *Rhabdonema* sp., *Aulacoseira* sp., *Licmophora gracilis*, *Navicula* sp., *Dinophysis* sp. Основу составили колонии *Rhabdonema* sp. и *Aulacoseira* sp. Клетки *Rhabdonema* sp. (лентовидные колонии) и *Aulacoseira* sp. (нитевидные колонии) найдены как по одной, так и в цепочках. Максимальная длина цепочек достигала 300 мкм в желудках и пеллетах мидий длиной 50–70 мм. Единичные клетки чаще всего встречались переваренными, доля живых составила 8 %. Живые клетки в цепочках встречались значительно чаще — в 78 % случаев. Длинные, неповрежденные цепочки клеток *Rhabdonema* sp. встречались в основном в пеллетах крупных мидий (50–70 мм). Таким образом, некоторые виды фитопланктона усваиваются лучше беломорскими культивируемыми мидиями. Подобные данные встречаются в литературе. Т. Л. Кучи с соавторами [11] в экспериментальной работе с тремя видами фитопланктона показали, что у мидий отсутствовала избирательность

на стадии заглатывания пищи, зато проявлялась избирательность на стадии переваривания. Дж. Роуллен и Ф. Наварро [19] также показывают избирательность на уровне переваривания для мидий. Возможно, это связано с особенностями строения водорослей. Клетки водорослей с более плотной стенкой или в колонии (как в нашем случае) будут хуже перевариваться. Непереваренные клетки водорослей не относились к массовым видам, в среднем их доля составила 4 % для желудков и 3 % для пеллет от общей численности фитопланктона (табл. 3). Следовательно, они не играют важной роли в питании мидий, но было бы интересно проследить питание мидий, когда массовый вид водорослей имел бы схожие характеристики по размеру и плотности клеточной стенки.

В заключение позволим себе еще раз в краткой форме обобщить полученные результаты:

Наиболее многочисленный вид в воде (*S. costatum*) на период исследования являлся также самым массовым в желудках и пеллетах.

Не была обнаружена избирательность водорослей мидиями на стадии фильтрации. Но присутствовала механическая избирательность на стадии переваривания. Длинные цепочки колониальных видов водорослей переваривались с меньшей эффективностью, что выражалось в высокой доле живых клеток в цепочках в пеллетах.

Изменения размерных характеристик клеток водорослей для мидий разного размера не наблюдали. Диапазон размера поглощаемых клеток — 9–300 мкм.

В процессе исследования в обеих акваториях численность фитопланктона не достигала порога начала образования псевдофекалий и составила 600–700 тыс. кл/л.

Остается неясным и требует дальнейших исследований роль бентосных форм диатомовых в питании культивируемых мидий. Они не были учтены нами в полной мере в воде. В дальнейшем при отборе проб стоит учитывать особенности их обитания и места прикрепления, т. е. работать непосредственно вблизи (сантиметры) от изучаемых мидий. Возможно, существует круговорот бентосных форм фитопланктона на мидиевом хозяйстве. Эти водоросли не попадают в акваторию, а в основном используются мидиями на месте. Что делает недостаточно точными расчеты о количестве фитопланктона во время проектирования мидиевого хозяйства.

Summary

Spetnitskaya N. A., Gogorev R. M., Ivanov M. V. Character of phytoplankton feeding cultivated mussels (*Mytilus edulis* L.) in the White Sea.

Selective feeding of mussels with phytoplankton has been attempted to be discovered. The analysis of phytoplankton, collected from mussels stomachs and faeces and from sea water was carried out. The water samples have been collected from the White sea near mussel farms and from the open basin. The research has revealed the diatom algae species composition in the samples of pellets and stomachs to be more multifarious than that of the water samples. We have not revealed any sign of preingestive selection. Some mechanical selection was found in the stomach, though.

Key words: *Mytilus edulis*, selective feeding, phytoplankton.

Литература

1. Александров С. В. Качественный анализ питания мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях культивирования // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. Апатиты, 1989. С. 103–106.
2. Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология. 1982. Т. 22. № 2. С. 321–324.

3. Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И. Биология культивируемых мидий. Киев, 1989.
4. Кулаковский Э. Е., Рычкова М. А. Видовой состав диатомовых водорослей, обрастающих мидий в условиях марикультуры // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 89–90.
5. Кулаковский Э. Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. СПб., 2000. С. 103–113.
6. Раилкин А. И., Процессы колонизации и защита от биообрастания СПб., 1998.
7. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. М., 1980.
8. Таборский Д. А., Чанг С., Католикова М. В., Иванов М. В., Максимович Н. В., Лайус Д. Л. Оценка состояния культивируемых мидий *Mytilus edulis* L. в районе острова Соностров (Кандалакшский залив, Белое море) // Альманах современной науки и образования. Тамбов, 2007. С. 136–142.
9. Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. 1974. С. 56–65.
10. Bayne B. L., Widdows E. Physiological ecology of two population of *Mytilus edulis* L. // Oecologia (Berl.) 37. 1978. P. 137–168.
11. Cucci T. L., Shumway S. E., Newell R. C., Selvin R., Guillard R. R. L., Yentsch C. M. Flow cytometry: a new method for characterization of differential ingestion, digestion and egestion by suspension feeders // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. Vol. 24. P. 201–204.
12. Dolmer P. Feeding activity of mussels *Mytilus edulis* related to near-bed currents and phytoplankton biomass // J. Sea Research. Vol. 44. 2000. P. 221–231.
13. Foster-Smith R. L. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu) // J. of Experiment. Mar. Biol. and Ecol. 1975. Vol. 17, Iss. 1. P. 1–22.
14. Gosling E. Bivalve Molluscs, Biology, Ecology and Culture. Blackwell Science. Oxford; Malden, 2003.
15. Hansen P. K., Ervik A., Schaanning M., Johannessen P., Aure J., Jahnsen T., Stigebrandt A. Regulating the local environmental impact of intensive, marine fish farming — II. The monitoring programme of the MOM system (Modelling—Ongrowing fish farms—Monitoring) // Aquaculture. Vol. 194. 2001. P. 75–92.
16. Carroll Michael L., Cochrane Sabine, Fielor Reinhold, Velvin Roger, White Patrick. Organic enrichment of sediments from salmon farming in Norway: environmental factors, management practices, and monitoring techniques // Aquaculture. Vol. 226. 2003. P. 165–180.
17. Kasim M., Mukai H. Contribution of benthic and epiphytic diatoms to clam and oyster production in the Akkeshi-ko estuary // J. Oceanography. 2006. Vol. 62. P. 267–281.
18. Lucas M. I., Newell R. C., Shumway S. E., Seiderer L. J. & Bally R., Particle clearance and yield in relation to bacterioplankton and suspended particulate availability in estuarine and open coast populations of the mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. Vol. 36. P. 215–224.
19. Rouillon G., Navarro E. Differential utilization of species of phytoplankton by the mussel *Mytilus eduli* // Acta oecologica 2003. Vol. 24. P. 299–305.
20. Safi K. A., Gibbs M. M. Importance of different size classes of phytoplankton in Beatrix Bay, Marlborough Sounds, New Zealand, and the potential implications for the aquaculture of the mussel, *Perna canaliculus* New Zealand // J. Marine and Freshwater Research. 2003, Vol. 37. P. 267–272.
21. Schulte E. H. Influence of Algal Concentration and Temperature on the Filtration Rate of *Mytilus edulis* // Mar. Biol. 1975. Vol. 30. P. 331–341.
22. Shumway S. E., Cucci T. L., Newell R. C., Yentsch C. M. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1985. Vol. 91. Iss. 1–2, 5. P. 77–92.
23. The State of World Fisheries and Aquaculture. 2002. http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/005/y7300e/y7300e00.htm
24. Wright, R. T., Coffin R. B., Ersing C. P., Pearson D. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton // Limnol. Oceanogr. 1982. Vol. 27. P. 91–98.