

21 НОЯ 1994

РОССИЙСКАЯ
ГОСУДАРСТВЕННАЯ
БИБЛИОТЕКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ.

На правах рукописи

УДК 595. 123

КУЛАКОВСКИЙ

Эдуард Евгеньевич

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ
НА БЕЛОМ МОРЕ.

03. 00. 08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

САНКТ - ПЕТЕРБУРГ

1994

Работа выполнена в лаборатории Беломорской биологической станции Зоологического института РАН.

О ф и ц и а л ь н ы е о п п о н е н т ы :

доктор биологических наук Л.А. КУДЕРСКИЙ
доктор биологических наук, профессор А.А. НЕЙМАН
доктор биологических наук, профессор Я.И. СТАРОБОГАТОВ

Ведущее учреждение: Биологический НИИ СПбГУ.

Защита диссертации состоится 28 декабря 1994
в 14 часов на заседании специализированного совета
Д 002.63. 01 по защите диссертаций на соискание ученой
степени доктора наук при Зоологическом институте РАН
(199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан 11 января 1994 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук



Т. Г. ЛУКИНА

В В Е Д Е Н И Е.

Актуальность проблемы. Среди различных форм хозяйственной деятельности человека на море, одной из наиболее актуальных в настоящее время является марикультура. Постоянно возрастающий интерес к этой сфере деятельности объясняется следующими основными моментами:

- возможность получения высококачественных пищевых продуктов и технического сырья, которые невозможно получить на суше.

- возможность использования сырья из морепродуктов в мекдико-биологических целях, что связано с получением биологически-активных веществ широкого спектра действия и применения.

- возможность использования марикультуры, особенно двусторчатых моллюсков, в отношении охраны окружающей среды, путем создания зон биофильтров в прибрежных водах, наиболее подверженных антропогенному воздействию.

И, наконец, марикультура представляет собой широкое поле для исследований в различных областях биологии, так как здесь имеет место концентрация во времени и наиболее яркое проявление тех процессов, которые протекают в естественных условиях.

Среди различных объектов марикультуры большое внимание уделяется представителям беспозвоночных животных, особенно двусторчатых моллюскам, где одно из первых мест принадлежит мидиям. Это объясняется их широким распространением в Мировом океане, относительной простотой выращивания и высокой пищевой ценностью. Являясь фильтраторами, они имеют короткие пищевые цепи и способны производить на единицу массы тела большее количество белка, чем представители других видов с более высоким трофическим уровнем (Ryther, Bardach, 1968).

В основе марикультуры лежат всесторонние исследования биологии объекта культивирования и изучение взаимоотношения его пассивных поселений в контролируемых условиях с окружающей средой. Так, развитие марикультуры мидий в значительной степени и определило интенсивные разносторонние исследования их экологии (Ваупе, 1976). Марикультура мидий распространена, в основном, в относительно теплых морях, в условиях оптимальной жизнедеятельности моллюсков.

Белое море принадлежит к арктическим морям России и доказательство возможности в нем марикультуры мидий, помимо сугубо

научных интересов, открывает совершенно новые перспективы в плане использования природных ресурсов этого водоема.

Одним из основных условий марикультуры является ее экологическая безопасность и это в большей степени, чем для других морей, актуально для Белого моря. Здесь, как нигде, необходим реальный подход к возможностям и масштабам марикультуры. Поэтому, наряду с разносторонним изучением становления и развития массового мидиевого поселения в несвойственном для них биотопе, необходимо исследовать степень и характер взаимовлияния искусственных поселений моллюсков и окружающей среды. Без такого комплексного изучения могут составить неверные представления о возможности марикультуры, что особенно негативно может проявиться впоследствии в промышленной практике.

Цель и задачи работы. Основной целью настоящих исследований является доказательство возможности марикультуры мидий в Белом море. Для этого, наряду с традиционными разносторонними исследованиями гидробиологического и океанологического характера, большое внимание уделяется вопросам регуляции в экосистемах. В связи с этим, рассматриваются основные общеорганизменные регуляторные системы животных и, прежде всего, нейроэндокринная. Обсуждая феномен нейросекреции, затрагиваются и вопросы образования нервной системы, и взаимодействия этих двух главных общеорганизменных регуляторных систем в эволюции животных вообще. Такое нетрадиционное направление исследований в области марикультуры, объясняется тем, что многие важные вопросы, такие как особенности онтогенетического развития объекта культивирования, его адаптационная пластичность, особенности формирования сообщества обрастания на искусственных субстратах, влияние марикультуры на экосистему и регуляция в самих экосистемах, ряд других, не менее важных вопросов, для своего адекватного решения требуют привлечения данных, вытекающих из исследований структуры и функции общеорганизменных регуляторных систем.

В настоящей работе разносторонние направления исследований объединялись общей задачей - как можно полнее показать закономерности формирования массового поселения мидий в контролируемых условиях и оценить характер влияния марикультуры мидий на окружающую среду.

Для достижения поставленной цели было необходимо:

1. На основе данных по биологии *Mutilus edulis* L. и условиях ее существования в Белом море, определить возможности культивирования.

2. Изучить основные закономерности формирования мидиевого поселения на искусственных субстратах.

3. Изучить особенности формирования сообщества обрастателей на искусственных субстратах в условиях марикультуры мидий.

4. Изучить особенности развития мидиевого поселения на искусственных субстратах в зависимости от условий культивирования.

5. Определить оптимальные условия культивирования мидий.

6. Оценить влияние марикультуры мидий на окружающую среду и возможные механизмы такого влияния.

7. Определить основные направления развития мидиевой марикультуры на Белом море.

Теоретическая значимость и научная новизна. Работа является первым в мировой науке систематическим исследованием, охватывающим широкий круг вопросов в связи с марикультурой мидий в условиях арктического моря. Показано, что моллюски, находящиеся вблизи от границы своего ареала, способны, при создании им соответствующих условий, максимально проявить потенциальные возможности для своего развития, что в естественных условиях обитания практически невозможно. Проявление этих возможностей обусловлено взаимодействием факторов окружающей среды и физиологическим состоянием животных. Ведущую роль в реализации потенциальных возможностей животных играет нейроэндокринная система. Предложена оригинальная концепция явления нейросекреции, в основе которого лежит регуляторная химическая коммуникация, свойственная для всех животных. Выдвинуто положение о нейрогормональной инициации и регуляции процессов адаптации. Рассматривая различные аспекты взаимоотношения марикультуры мидий и окружающей среды, сделано предположение о принципиальном сходстве регуляторных механизмов, действующих на внутри- и межорганизменном уровнях и, в соответствии с этим, принципы такой регуляции распространяются и на экосистему в целом.

Апробация. Основные положения диссертации представлялись на семинарах Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР (1971 - 1989), отчетных сессиях Зоологического института АН СССР (Ленинград, 1974 - 1987), VII междуна-

родном симпозиуме по нейросекреции (Ленинград, 1976), II Всесоюзной конференции по биологии шельфа (Севастополь, 1978), координационном совещании по изучению мидий (Ленинград, 1979), XIV Тихоокеанском научном конгрессе (Хабаровск, 1979), I координационном совещании по повышению продуктивности и рациональному использованию биологических ресурсов Белого моря (Ленинград, 1982), I Всесоюзном совещании по проблемам зоокультур (Москва, 1987), III и IV Всесоюзных совещаниях по научно-техническим проблемам марикультуры (Владивосток, 1980; 1983), II Всесоюзном съезде океанологов (Ялта, 1982), 8 совещании по эволюционной физиологии (Ленинград, 1982), 1-3 Всесоюзных конференциях по нейроэндокринологии (Ленинград, 1974; Иваново, 1982; Харьков, 1988), I координационном совещании по изучению многощетинковых червей (Ленинград, 1983), международном симпозиуме по нейроэндокринологии (Ленинград, 1985), всесоюзных конференциях по простым нервным системам (Казань, 1985; 1988), III Всесоюзной конференции по биоресурсам Северных морей (Мурманск, 1990), региональных конференциях "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Кандалакша, 1987; Архангельск, 1985; 1990, Петрозаводск, 1981; 1992), The symposium on the ecology and management aspects of extensive mariculture (Nantes, France, 1989), The symposium on shellfish life histories and shellfishery models (Moncton, Canada, 1990).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 130 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов и списка цитированной литературы. Рукопись изложена на 256 страницах машинописного текста. Иллюстрации представлены рисунками, таблицами и фотографиями, которые оформлены в виде приложения.

ГЛАВА I. МАРИКУЛЬТУРА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ.

Рассматриваются основные способы культивирования мидий, используемые в настоящее время в мировой практике. Наибольшее распространение получил метод подвешного культивирования, при котором выращивание моллюсков осуществляется на искусственных субстратах, находящихся постоянно в поверхностном слое воды. Этот способ марикультуры наиболее эффективен. Так, при сборе

мидий с естественных поселений, получают 150-200 кг/га., при выращивании методом "бушо" (Франция) - 5 т/га., при подращивании молоди мидий на грунте (Нидерланды) - 15-20 т/га. При подвесном культивировании получают 300-600 т/га общей сырой массы (Лавровская, 1979).

В нашей стране марикультура не имеет столь длительной истории и традиций, как в странах Западной Европы и Юго-Восточной Азии. Колыбелью отечественной марикультуры по праву является Черное море (Душкина, 1988; Моисеев, 1984; Скарлато и др., 1989; Супрунович, 1988, Ivanov, 1990). Значительный объем исследований и промышленное культивирование тихоокеанской мидии осуществляется на Дальнем Востоке (Жирмунский, 1979). Несколько позднее работы по культивированию мидий начались и на Северо-Западе России (Кулаковский, 1980; Скарлато и др., 1985; Федоров, 1983).

Рассматривая различные аспекты марикультуры очевидно, что первостепенное значение имеет изучение условий жизни и биологии объекта культивирования в конкретной акватории.

ГЛАВА II. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНОСТЬЮ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МИДИЙ.

Исходя из истории формирования, климатических особенностей, характера гидрологического режима, состава флоры и фауны, Белое море относят к бореально-арктическим морям. Благодаря своим, прежде всего гидрологическим особенностям, в Белом море сосуществуют принципиально различные фауны - бореальная (на мелководье) и бореально-арктическая (Бабков, Голиков, 1984). Характерной чертой Белого моря является ежегодное образование ледового припая у берегов и плавающих льдов в открытой части моря. В губах Кандалакшского залива продолжительность существования сплошного ледового покрытия составляет около полугода (Кузнецов, 1960). Следствием сурового ледового режима и обильного снежного покрова является ежегодное сильное весеннее распреснение поверхностных слоев воды, что особенно характерно для прибрежных зон моря.

Съедобная мидия - *Mytilus edulis* L. - один из самых массовых представителей двустворчатых моллюсков Белого моря. Она распространена практически по всей прибрежной зоне моря. Распределение мидий в различных биотопах зависит от ряда факторов,

среди которых определяющую роль играют температура воды, характер грунта, скорости течений, наличие соответствующей пищи. Рассматривая особенности существования мидий в Белом море применительно к возможности ее марикультуры, здесь, в комплексе абиотических и биотических условий, следует выделить положительные и отрицательные моменты.

Положительной стороной, благотворно влияющей на популяции мидий, следует в первую очередь считать значительный летний прогрев поверхностных слоев воды. Сильная изрезанность береговой линии, придающая многим участкам побережья (особенно Кандакшского залива) шхерный характер, наличие соответствующего субстрата, интенсивный водообмен, защищенность от ветрового и ледового воздействия - все это создает разнообразие условий, среди которых могут быть и максимально благоприятные для массовых поселений моллюсков. Следствием существования более или менее постоянных, мозаично расположенных природных поселений мидий, является высокая концентрация в летнее время их личинок в планктоне. По сравнению с большинством других морей, в Белом море у мидий имеется относительно меньшее количество конкурентов за пищу, врагов и паразитов, что облегчает существование вида вблизи от границы своего ареала.

Отрицательной стороной является суровая зима (проявление континентальности климата) с ее многомесячным охлаждением вод, вплоть до отрицательной температуры. Следствием этого является низкий метаболизм зимой и практически полное прекращение роста мидий в течение почти полугода. Образование мощного пласта припайного льда и подвижки ледовых масс весной оказывает губительное воздействие на литоральные поселения моллюсков. Здесь же мидии испытывают сильное воздействие распресненных в весенний период поверхностных вод. Сублиторальные поселения мидий также испытывают последствия суровых беломорских зим за счет сильного охлаждения вод и поэтому нижняя граница их массовых поселений не превышает 20 - 30 м.

Т.о., естественные поселения мидий в Белом море оказываются как бы "зажатыми" в узкий горизонт, вне которого их жизнедеятельность ограничивается, в основном, температурными условиями, действующими непосредственно или опосредованно через влияние льда и пресной воды.

Обобщение данных о характере воздействия условий среды в

Белом море на естественные поселения мидий, позволяет сделать вывод о том, что степень влияния совокупности положительных и отрицательных ее факторов бывает весьма различной в зависимости от времени года и занимаемого моллюсками горизонта. Так, сублиторальные популяции моллюсков защищены от воздействия льда зимой, весенних его подвижек и опреснения, однако летом их в меньшей степени коснется прогрев поверхностных слоев воды. Кроме того, здесь в большей степени сказывается пресс основного для беломорских мидий хищника - морской звезды (*Asterias rubens* L.). Мидии, обитающие на литорали, летом находятся в более благоприятных температурных условиях, однако периодически, во время отлива, подвержены обсыханию, а зимой и, особенно, весной подвержены воздействию льдов и опресненной воды. Исходя из этих особенностей, основной принцип культивирования мидий в Белом море должен заключаться в том, чтобы в каждый сезон предельно ослабить влияние факторов, действующих на моллюсков отрицательно и, наоборот, максимально использовать положительное их воздействие.

ГЛАВА III. РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ.

С целью определения возможности мариккультуры мидий и отработки приемов культивирования в условиях Белого моря, в июне 1975 г., в близлежащих от биостанции ЗИН РАН бухтах, были начаты экспериментальные работы. Искусственные субстраты размещались в верхнем 5-и метровом слое воды. Оседание личинок мидий на эти субстраты началось 21 июля, при температуре поверхностного слоя воды $13,5^{\circ}$ С. Отмечено, что оседание происходило более интенсивно на те субстраты, которые выставлялись в море не во время пика численности личинок мидий в планктоне, а примерно за неделю до него. Анализ размерной структуры молодежи мидий в конце первого сезона роста показал заметную их дискретность, что является следствием одновременного оседания личинок на субстраты. По размерам выделено 6 когорт молодежи мидий. Линейный и весовой рост особей первых когорт значительно выше последующих, что обусловлено более продолжительным воздействием благоприятных условий среды на их развитие. Особенно низкие показатели роста у особей последней когорты, поскольку на субстраты они осели только в начале августа. Отмечена тенден-

ция уменьшения скорости роста с увеличением глубины поселения мидий на субстратах. По мере роста моллюсков происходит уменьшение их плотности поселения при увеличении биомассы оставшихся на субстратах особей. 95% годового линейного прироста мидий приходится на период с начала мая по конец октября. Рост моллюсков происходит интенсивнее в тех местах, где при прочих равных условиях показатели водообмена выше. Через год после оседания мидий на искусственные субстраты, отмечается от 87 до 92% их элиминации. Значительным фактором в элиминации моллюсков является их потребление морской звездой (*Asterias rubens* L.). Личинки этих животных, ведущих, так же как и мидий, пелагический образ жизни, начинают оседать на искусственные субстраты вслед за оседанием на них мидий. Поскольку морская звезда представляет серьезную опасность и в ряде акваторий может уничтожить поселения культивируемых на искусственных субстратах моллюсков, были разработаны эффективные меры борьбы с этим хищником, безопасные для самих мидий.

Учитывались различия в отношении этих видов животных к фактору солености внешней среды и своеобразие условий (сильное ежегодное распреснение прибрежных вод в весенний период) Белого моря.

Полученные в этот период работ данные позволили сделать ряд выводов о возможности культивирования мидий в Белом море. В целях марикультуры мидий, здесь следует ограничиться, в основном, верхним 3-х метровым слоем воды. Искусственные субстраты должны выставляться в море примерно за неделю до массового оседания личинок мидий. Время культивирования моллюсков для достижения ими размеров 50 мм составляет 4-5 лет. Выбор места постановки мидиевых хозяйств определяется двумя основными моментами. Во-первых, это место должно быть защищено от ветрового и волнового воздействия, а также от воздействия льдов. Во-вторых, оно должно отличаться хорошим водообменом. Для предотвращения касания грунта искусственными субстратами, глубина в месте постановки хозяйства должна составлять не менее 6 м. Завершением этапа экспериментальных работ явилась разработанная для конкретной акватории оригинальная биотехнология культивирования мидий. Суть ее заключается в следующем. В соответствующем месте, отвечающей вышеуказанным требованиям, в июне, устанавливаются постоянно находящиеся на поверхности воды

(а зимой - вмерзающие в лед) несущие конструкции. Оснащение этих носителей искусственными субстратами производится примерно за одну - две недели до массового появления в планктоне данной акватории личинок мидий на стадии педивелигера. В конце октября искусственные субстраты заглубляются на 2 м от поверхности воды и в таком положении остаются на зиму. В мае следующего года субстраты переводятся в исходное положение. Перевод субстратов из зимнего положения в летнее должен осуществляться своевременно, так, чтобы они какое-то время (сутки) находились в слое сильно распресненной воды. Нахождение субстратов в этом слое воды способствует полному удалению с них морских звезд, осевших в предыдущем году.

ГЛАВА IV. РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ ОПЫТНО-ПРОМЫШЛЕННОЙ МАРИКУЛЬТУРЫ.

Результаты экспериментальных исследований явились основой для организации в июле 1983 г., в губе Чупа, первого на Белом море опытно-промышленного мидиевого хозяйства, площадь акватории в 1 га. Постановка хозяйства осуществлена совместно силами ЗИН РАН и ПО " Карелрыбпром " (Житний и др., 1984). Одной из основных задач этого этапа работ являлась проверка тех положений, которые были получены в условиях эксперимента и изучение становления и развития мидиевого поселения в масштабах уже промышленной марикультуры.

IV.1. Формирование сообщества перифитонных микроорганизмов на искусственных субстратах.

Известно, что процесс развития биоценозов обрастания носит выраженный сукцессионный характер и первой фазой сукцессии всегда является бактериальная (Зевина, 1972).

В августе 1983 - 1984 гг. были проведены исследования формирования сообщества перифитонных микроорганизмов (СПМ) на искусственных субстратах в акватории мидиевого хозяйства и в рядом расположенной бухте. Стандартные предметные стекла устанавливались на горизонтах 0,5; 1; 2 и 3 м. Экспозиция составляла от 4 час. до 20 суток. Первые микроорганизмы обнаружены спустя 8 - 10 часов экспозиции. Через сутки их численность составляла 1,5 тыс. кл /мм². Через 5 суток - около 3 тыс. соответственно. Возрасла численность диатомовых водорослей, представленных, в основном, неколонияльными формами. Через 10

суток диатомовые водоросли встречались уже большими скоплениями. Преобладали виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Cocconeis*. Появились колониальные формы диатомей - *Melosira moniliformis*, *M. nummuloides*, *Berkeleya rutilans*. В это время начинают оседать и личинки животных - макроорганизмов обрастания, прежде всего мидий. Через 14 суток началось образование сплошного слоя диатомовых водорослей, в основном, благодаря обильному развитию колониальных форм. Сплошной покров диатомовых водорослей образовался на субстратах на 17 - 20 сутки. Т.о., массовое развитие диатомовых водорослей наблюдается на 5 сутки экспозиции, после обильного заселения поверхности субстратов бактериями. Процесс формирования СПМ на различных типах субстратов сходный, однако субстраты, используемые для культивирования мидий создают более благоприятные условия для развития микроорганизмов, чем в случае стекол и здесь он может протекать относительно быстрее. В рассматриваемом случае на субстратах не наблюдалось развитие настоящих микроколоний; отмечались лишь отдельные скопления клеток бактерий, которые находились на значительном расстоянии друг от друга. Процесс формирования СПМ в Белом море принципиально сходен с таковым других морей. Для Белого моря характерно замедление этого процесса, что связано с более низкими температурами воды.

IV.2. Обрастание искусственных субстратов микроводорослями.

Исследовалось водорослевое обрастание искусственных субстратов и створок раковин мидий на разных мидиевых хозяйствах. Материал отбирался из проб, которые служили для оценки развития мидий, а также из специальных сборов в акваториях, где размещались мидиевые хозяйства. Доминирующее положение в микрофитобентосе (МФБ), колонизирующем искусственные субстраты мидиевых хозяйств, занимают две экологические группировки бентосных диатомей: первая - прикрепленные виды-обрастатели из порядков *Araphinea* (род *Synedra*) и *Monoraphinea* (род *Cocconeis*); вторая включает колониальные виды из порядков *Araphinea* (род *Fragilaria*) и *Viraphinea* (роды *Berkeleya*, *Navicula*, *Nitzschia*), а также центрические диатомей из рода *Melosira*. Учитывая природный фон бентосных диатомовых водорослей, преимущественно в сублиторальной зоне, можно ожидать, какие виды,

в случае благоприятной ситуации для их развития, окажутся массовыми на искусственных субстратах мидиевых хозяйств. Исходя из биологических особенностей этих водорослей и гидрологического режима данной акватории, можно предположить степень обрастания как искусственных субстратов, так и самих моллюсков. В большинстве случаев водоросли, обитающие на литорали, не достигают высокой численности в условиях мариккультуры мидий, где среда обитания приближается к таковой сублиторальной зоны моря. Исключение составляют эстуарные районы и приустьевые участки небольших ручьев в литоральной зоне. Здесь, в верхнем горизонте, сплошным покровом представлена *Melosira*. В таких районах именно литоральная популяция бентосных диатомей служит источником расселения микроводорослей по прилежащей акватории моря. Особого внимания заслуживает наиболее массовый вид беломорского МФБ - *Berkeleya rutilans*. В период своего массового развития (вторая половина лета - начало осени), на дне мелководных, защищенных от волнового воздействия бухт, в верхней сублиторали, эта водоросль образует сплошное покрытие. После окончания вегетационного сезона, отдельные клетки освобождаются из колонии и, переносимые течениями, расселяются по всей акватории. С наступлением нового вегетационного сезона каждая такая клетка может сформировать колонию, по величине соизмеримую с колониями нитчатых макрофитов. Принимая во внимание биологические особенности этого вида (экологическую пластичность, интенсивность размножения и большие потенциальные возможности к расселению), его следует отнести к наиболее " опасным " видам-обрастателям для мидиевых хозяйств - попав на искусственные субстраты и интенсивно развиваясь на них, эта водоросль может впоследствии воспрепятствовать оседанию и росту молодежи мидий. Подобное положение может сложиться в случае преждевременного выставления субстратов в море.

Во всех исследованных акваториях культивирования мидий, на створках раковин моллюсков формируется устойчивый микроценоз диатомовых водорослей, с доминированием *Synedra tabulata*. Представители МФБ очень чутко реагируют на изменение водообмена в акватории. При его ухудшении создаются благоприятные условия для интенсивного развития представителей МФБ. Это особенно характерно для центральных участков акватории мидиевых хозяйств. Интенсивное обрастание может привести к угнетению

роста и гибели моллюсков. При оценке диатомового обрастания, а также для прогнозирования возможности его развития на мидиевых хозяйствах, необходимо учитывать прежде всего два фактора. Первый - природный фон МФБ, который служит потенциальным источником колонизации искусственных субстратов. При этом виды, не являющиеся массовыми в природных популяциях, могут занять здесь доминирующее положение. Второй - гидродинамический режим акватории, особенно той его части, которая занята хозяйством. При хорошем водообмене большинство колониальных видов не достигает массового развития на искусственных субстратах. Результаты исследований этого направления позволили обосновать сроки выставления искусственных субстратов для оседания на них молоди мидий при организации промышленных хозяйств. Следует подчеркнуть, что время это определяется конкретно для каждого конкретного места и сезона. Для условий акватории губы Чупа субстраты следует выставлять за неделю до начала массового оседания мидий. Этого времени достаточно для формирования на субстратах сообщества перифитонных микроорганизмов, способствующих оседанию мидий, но недостаточно для интенсивного развития колониальных микроводорослей, препятствующих этому процессу. Позднее, на уже полностью заселенных мидией субстратах, при хорошем водообмене, интенсивного развития микроводорослей не происходит.

IV.3. Личиночное развитие мидий и распределение их личинок в планктоне акватории губы Чупа.

Немаловажным условием развития марикультуры является наличие в соответствующее время достаточного количества нормально развивающихся личинок мидий в планктоне данной акватории. В литературе преобладают, в основном, количественные данные о распределении личинок мидий в верхних слоях воды, их оседании на субстраты и метаморфозе (Ваупе, 1976). В последнее время появились данные, позволяющие считать, что распространение, оседание и метаморфоз личинок ряда беспозвоночных гидробионтов контролируется специфическими веществами, находящимися в воде. Такой контроль предусматривает "связывание" сигнальных молекул со специфическими рецепторами личинок, что вызывает активацию генетически запрограммированной последовательности событий, ведущих к метаморфозу (Morse et al., 1966).

В настоящем разделе работы, наряду с данными по распределению поздних стадий личинок мидий в планктоне акватории губы Чупа и ряда смежных с ней районов Кандалакшского залива, большое внимание уделяется морфологическим исследованиям особей на различных стадиях развития, становлению элементов регуляторных систем на выявленных стадиях и анализу тех или иных отклонений в развитии личинок.

Нерест мидий в губе Чупа начинается в конце гидрологической весны, при температуре поверхностного слоя воды 10 - 13° С. Для изучения личиночного развития, наряду с природным, использовался материал, полученный в условиях массовых лабораторных культур. Морфологические исследования осуществлялись при использовании полутонких срезов. Элементы регуляторных систем исследовались путем выявления структур, содержащих биогенные моноамины и ацетилхолинэстеразу. Определены основные стадии личиночного развития мидий Белого моря и приведены характеристики каждой стадии.

Через 2,5 - 3 суток развития в лабораторных условиях, личинки представляют собой полностью сформированные велигеры, которые могут существовать довольно долго - 15-20 суток. Приблизительно к 20 суткам развития личинки достигают стадии педи-велигера и готовы к оседанию и метафорфозу. Выявленные стадии довольно четко идентифицируются и в природных условиях. Структуры, проявляющие ацетилхолинэстеразную активность, впервые выявляются у личинок на стадии трохофоры, а биогенные моноамины - на стадии велигера. Нервная система мидий закладывается довольно рано, путем формирования основных ганглиев. У особей на стадии велигера уже имеются пары висцеропариетальных, перидоральных и цереброплевральных ганглиев. Наряду с этими структурами имеется и специализированная личиночная нервная система, связанная с иннервацией личиночных локомоторных структур. Эта система представлена элементами, образующими кольцо в основании паруса личинок, а также несколькими моноаминовыми клетками в районе глотки и паруса. Разнообразные аномалии в развитии личинок, приводящие к их гибели, могут иметь место практически на всех стадиях развития. Одной из причин таких аномалий может быть величина плотности личинок, что особо заметно в условиях лабораторного культивирования. Личинки мидий весьма чувствительны к воздействию загрязняющих факторов, как химической,

(Малахов, Медведева, 1992), так и механической природы. Неоднократно отмечались случаи гибели личинок на стадии педивелигера при сильном волнении, когда в поверхностном слое воды находилось много грунтовой взвеси. В акваториях функционирующих мидиевых хозяйств на развитие личинок, включая процессы оседания и метафорфоза, существенное влияние могут оказывать биологически активные вещества, поступающие в воду в результате жизнедеятельности взрослых мидий. Многолетние наблюдения за распределением личинок мидий в акватории губы Чупа показали, что их массовое присутствие отмечается с 10 июля по 10 августа. Распределение личинок мидий в планктоне как во времени, так и в пространстве подвержено значительным колебаниям и в отдельные сезоны, и в течение суток каждого сезона. Встречаемость большого количества личинок в центральной части моря свидетельствует о возможности и вероятности интенсивного обмена генофонда мидиями естественных поселений всего Белого моря. Результаты исследований этого раздела работы свидетельствуют, что для развития марикультуры в Белом море, количественные и качественные характеристики личинок мидий не является лимитирующим фактором при организации промышленных хозяйств.

IV. 4. Размерно - возрастная структура поселения мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве.

Для оценки состояния развития мидий на опытно-промышленном хозяйстве, осенью каждого года (1983 - 1988) в определенных участках (станциях) хозяйства отбирались соответствующие пробы. На каждой станции с отдельного искусственного субстрата, с его " горизонтов " 0,5; 1,5 и 3,0 м выделялись отрезки, длиной 10 см (пробы). В каждый сезон отбиралось 27 проб с 9 станций.

Здесь так же, как и в экспериментальных условиях наблюдается следующая закономерность - снижение численности моллюсков при увеличении биомассы оставшихся на субстратах особей в зависимости от времени существования хозяйства. Распределение мидий на самих субстратах более-менее равномерное, с тенденцией увеличения биомассы в их верхней части в 1986 - 1988 гг. Данные по размерно - возрастной структуре свидетельствуют о том, что в каждый последующий после постановки хозяйства сезон, помимо особей основной, т.е. 1983 г. генерации, появляются

ся вновь осевшие на данные же субстраты особи. Это может быть как молодь генерации конкретного сезона, так и особи, попадающие из естественных поселений, посредством переноса на оторвавшихся и плавающих водорослях. Можно сделать заключение, что чем дольше функционирует хозяйство, тем больше возрастных классов моллюсков имеется на искусственных субстратах. Количественные соотношения особей разных возрастных классов являются довольно хорошим показателем, свидетельствующим о ситуации на всем хозяйстве. Так, оседание молодежи на уже полностью заселенные субстраты было незначительно. В 1984 г., вновь осевшей молодежи (0+), было 15 % от общего количества мидий; в 1985 и 1986 гг. - 2 и 3 % соответственно. Однако, в 1987 и 1988 гг., т.е. в сезоны, когда особи основной генерации достигли промышленных размеров и был начат их частичный сбор, на субстратах, по численности, доминировали вновь осевшие мидии. По биомассе же на протяжении всех сезонов доминировали особи основной генерации, которые образуют две основные размерные группировки, условно обозначенные как медленно- и быстрорастущие мидии. Эти различия выявляются уже в конце первого сезона роста и достаточно четко прослеживаются и в последующие. На 4 - 5 году функционирования хозяйства разница между ними несколько сглаживается. Такое различие в размерах особей объясняется, в основном, изначально неодинаковыми условиями для роста только что осевшей молодежи, что было отмечено и в условиях эксперимента. По численности в первые два года преобладают особи медленно растущей группы мидий. В дальнейшем их доля снижается и в 1988 г. составила всего 5%. По биомассе все время преобладают особи другой группировки. Отмечается значительная элиминация моллюсков основной генерации, особенно в первые два сезона функционирования хозяйства. В 1984 г. на субстратах осталось всего 4% особей от общего числа первоначально осевших к осени 1983г. моллюсков. Элиминация мидий основной генерации осуществляется главным образом за счет медленно растущих особей. На 4 году существования хозяйства произошло довольно резкое снижение численности и, соответственно, биомассы мидий быстрорастущей группы в результате осыпания их друг с субстратов. Это имело место при достижении биомассы 10 кг/м субстрата. Подобное же явление отмечено и для других акваторий (Loo, Rosenberg, 1983).

На основании данных, представленных в этом разделе, делается вывод о том, что при культивировании мидий методом подвесной марикультуры, всегда будет проявляться определенный "критический" период, после которого величина биомассы моллюсков резко понижается и так же резко увеличивается численность особей возрастного класса 0+ (Кулаковский, 1992).

IV.5. Рост мидий и некоторые энергетические показатели поселения мидий на искусственных субстратах.

Исследовались мидии с хозяйства, а также особи из различных естественных поселений, расположенных в близлежащих местах акватории губы Чупа. Линейный рост мидий из рассматриваемых биотопов изучался путем подсчета и измерения "годовых колец" - линий на створках раковин, свидетельствующих о зимней остановке роста моллюсков (Садыхова, 1972). Отбирались особи всех размерных классов, представленных в соответствующих выборках из данного биотопа. Линейные измерения проводили с точностью 0,01 мм. Общую сырую массу мидий (с раковиной и мантийной жидкостью) и сырую массу мягких тканей тела определяли с точностью до 0,01 г. Сухую массу мягких тканей измеряли после высушивания (18 час. при 80°C). Взвешивали с точностью 0,0001г.

Полученные данные позволили реконструировать кривые линейного роста и роста массы мидий для каждого поселения, определить соотношения массы и размера особей. Используя данные по плотности поселения мидий на искусственных субстратах, по размерно-возрастной структуре, были рассчитаны величины продукции мидий, P/V коэффициенты, общие значения биомассы моллюсков на всем хозяйстве и некоторые другие параметры, характеризующие жизнедеятельность мидий в масштабах промышленной марикультуры. Среди особей рассмотренных биотопов наибольшим темпом роста обладают культивируемые мидии. После первого года они в 1,4 раза, а на пятом году жизни - в 1,7 раз превышают по размеру сублитторальных особей того же возраста. Зависимость длины раковины от возраста у мидий в условиях марикультуры в течение первых пяти лет оказалась практически линейной. Здесь целесообразно описывать их рост отрезком прямой, выходящим из начала координат и имеющим тангенс угла наклона относительно положительного направления оси абсцисс равный 13,0. К концу пятого

сезона роста мидии на искусственных субстратах достигли длины 65 мм, что близко к предельному размеру для беломорской мидии (Савилов, 1953; Максимович, 1978). При более длительном сроке культивирования, на 6 и 7 годах жизни темп роста моллюсков замедляется и кривая роста выходит на плато. В пятилетнем возрасте культивируемые мидии в 3,5 раза превышают по общей массе сублитеральных особей того же возраста. Продукция рассматриваемого мидиевого поселения в условиях марикультуры представлена, в основном (более 98 %) продукцией особей основной генерации, среди которых в этом отношении доминируют быстрорастущие мидии. Продукция особей медленно растущей группы во все сезоны не превышала 9%. Максимальные величины продукции мидий в конкретных условиях хозяйства (более 6 кг/м) приходились на 4 год роста, минимальные (около 1,4 кг/м) - на второй.

Поскольку цикл культивирования мидий в Белом море самый продолжительный по сравнению с таковым в других морях, то и соотношения общей элиминации моллюсков к их продукции здесь выше. Так, элиминация быстрорастущих особей за весь период наблюдений составила 59% от общей продукции, а медленно растущих - 78%.

В связи с вопросами масштабности мидиевой марикультуры в конкретных акваториях и влиянием промышленных мидиевых хозяйств на окружающую среду, в нашей лаборатории были выполнены специальные исследования по определению составляющих энергетического баланса мидий на уровне всего поселения данного хозяйства (Сухотин, 1990). Показано, что на долю мидий основной генерации приходится более 90% общего потока энергии. Большую часть энергии ассимилируют особи быстрорастущей группы мидий. Максимальные величины потока энергии приходятся на летние месяцы. Величина коэффициента чистой эффективности продукции наибольшая в осенние месяцы. Всеми мидиями данного хозяйства за 4 года его существования, в виде пищи, потребляется 710 млн. ккал. Из этого количества на долю мидий основной генерации приходится 645 млн. ккал. Около 30% от потребленной пищи возвращается в экосистему в виде, главным образом, фекальных масс, что за весь период культивирования составляет около 1,4 тыс. тонн. Элиминация моллюсков с субстратов за это время составляет 270 тонн (сырая масса), или 57 млн. ккал. На самих

субстратах к концу этого срока оставалась биомасса мидий, равная 220 тонн. Для рассматриваемого хозяйства в конкретных условиях его функционирования, из 100% потребленной всеми мидиями за цикл выращивания энергии, 38% возвращается в окружающую среду и только 6% приходится на долю урожая.

Полученные в этом разделе данные позволяют оценивать темпы роста моллюсков на промышленных хозяйствах и определять выход товарной продукции, а также использовать их при ориентировочных расчетах нагрузок на конкретные акватории, предполагаемые к использованию для мидиевой мариккультуры.

ГЛАВА V. БИОЦЕНОЗ МИДИЙ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ ОПЫТНО-ПРОМЫШЛЕННОГО ХОЗЯЙСТВА.

В рассматриваемом сообществе обрастания в разные годы существования хозяйства было отмечено от 18 до 24 видов животных, что сравнимо с естественными мидиевыми сообществами в Белом море - от 8 до 34 видов (Голиков, 1979; Ошурков, 1985). Массовых видов на искусственных субстратах было 3 - 8. В процессе функционирования опытно-промышленного хозяйства выделены три относительно самостоятельные стадии развития собственно мидиевого поселения на субстратах. Первая из них характеризуется сравнительно высоким видовым разнообразием, объясняемым, прежде всего, интенсивным заселением относительно незанятых субстратов. На этой стадии на субстраты могут вселяться животные, которые не характерны для сообщества обрастания искусственных субстратов. Примером может служить массовое заселение субстратов в 1984 г. полихетой *Nereis virens*. Вторая стадия, проявляющаяся после 2-х лет экспозиции субстратов, отличается низким видовым разнообразием сообщества. В массе представлены только три (помимо мидий) вида: *Niatella arctica*, *Nereis pelagica* и *Narmathoe imbricata*. Эта стадия максимальной колонизации субстратов мидией, образующих очень плотный покров на субстратах. 1986 г. - начало третьей стадии развития мидиевого сообщества, хотя процессы, характерные для нее наиболее ярко проявляются в рассматриваемом случае на четвертом году. К этому времени мидии достигают значительных размеров, дружки их становятся рыхлыми, происходит частичное осыпание моллюсков с субстратов. Наблюдается внедрение в сообщество новых видов, особенно видов-детритофагов, начинается интенсивное обрастание

створок раковин мидий, до этого остававшихся практически чистыми. В этот же период имеет место массовое оседание молодежи мидий новой генерации.

Изменения в соотношении тех или иных представителей сообщества обрастания довольно тесно коррелируют с показателями водообмена и могут быть до некоторой степени индикаторами состояния развития собственно мидий. При ухудшении водообмена в акватории, занятой хозяйством, особенно в его центральной части, биомасса и плотность поселения здесь *Hiatella arctica* выше, чем на периферии хозяйства. То же самое относится и к *Styela rustica*. Эта асцидия присутствовала на тех участках хозяйства, где показатели водообмена были понижены. Распределение *Nereis pelagica*, наоборот, связано с теми участками хозяйства, где показатели водообмена, соответственно, и рост мидий, выше.

ГЛАВА VI. ВЛИЯНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ.

Одним из основных условий для оптимального роста мидий, является достаточно хороший водообмен акватории, где размещаются хозяйства. В предварительном этапе работ было установлено, что темп роста мидий выше в тех акваториях, где при прочих равных условиях показатели водообмена выше. Показатели водообмена важны как при выборе мест размещения мидиевых хозяйств, так и в процессе их функционирования, поскольку являются одним из основных индикаторов состояния развития культивируемых мидий. В первые сезоны функционирования опытно-промышленного хозяйства, в его центральной части, по ряду обстоятельств, образовалась как бы сплошная стена из субстратов и носителей, что явилось причиной уменьшения водообмена и угнетения роста моллюсков. Здесь резко возросло количество *Hiatella arctica* и *Molgula* sp., а также произошло бурное развитие диатомовых водорослей - *Berkeleya rutilans* и *Melosira moniliformis*, которые сплошь обрасли субстраты. Интенсивное развитие представителей этого комплекса свидетельствует о слабом водообмене (Бондарчук и др., 1991). Для получения количественных характеристик водообмена ряда акваторий, где проводились работы по культивированию мидий, а также в процессе функционирования опытно-промышленного хозяйства в одной и той же акватории, были осуществ-

влены специальные исследования. Основные работы по измерению течений выполнялись в феврале-апреле, с использованием самописцев течений - БПВ-2 и БПВ-2р.

Полученные данные свидетельствуют, что показатели водообмена в акватории до постановки хозяйства примерно в два раза превышают таковые в годы его функционирования. Довольно значительные колебания в показателях водообмена имели место и в отдельные годы существования хозяйства. Наиболее низкие показатели отмечены в 1985 и 1987 гг. Для улучшения ситуации, осенью 1985 г., примерно треть субстратов данного хозяйства была переведена в соседнюю бухту, а оставшаяся часть рассосредоточена по всей первоначальной площади акватории. Эта операция способствовала повышению водообмена в 1986 г., однако в следующем году он вновь понизился. К этому времени каждый отдельный субстрат, обросший мидиями, представлял собой трехметровый цилиндр, диаметром 15-20 см., что при имевшем месте смещении субстратов в вертикальной и горизонтальной плоскостях, вызвало новое понижение водообмена. Величина исходного, до постановки хозяйства, водообмена, не восстановилась и в два последующие года после прекращения его функционирования, что можно объяснить кокретными условиями акватории и особенностями эксплуатации этого первого на Белом море мидиевого хозяйства. Данные по изменению водообмена в одной и той же акватории в процессе функционирования хозяйства хорошо коррелируют с данными по росту мидий - в сезоны более интенсивного водообмена темпы роста моллюсков выше. В рассматриваемом случае, значительное замедление темпов роста произошло в 1985 г., что соотносится и с низкими величинами водообмена именно в этом году. Результаты данного раздела работ свидетельствуют об исключительно важной роли водообмена для роста культивируемых моллюсков. Учитывая полученные данные, следует заключить, что при развитии наркультуры мидий в условиях Белого моря, целесообразно создавать сравнительно небольшие хозяйства, каждое из которых должно располагаться на относительно большой отдельной акватории. Это дает возможность так расположить элементы хозяйства, чтобы в процессе его функционирования исходный водообмен не претерпевал существенных изменений.

ГЛАВА VII. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МИДИЕВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ В УСЛОВИЯХ МАРИКУЛЬТУРЫ В РАЗНЫХ МЕСТАХ АКВАТОРИИ ГУБЫ ЧУПА.

В настоящее время на Белом море имеется уже несколько промышленных мидиевых хозяйств, расположенных в Кандалакшском заливе. Каждая конкретная акватория размещения хозяйств характеризуется комплексом своих конкретных условий, что отражается и на развитии мидиевых поселений.

Приводятся результаты сравнительного исследования развития поселения моллюсков на двух хозяйствах, размещенных в губе Чупа на расстоянии 10 км одно от другого. Первое - возле мыса Картеш и второе - в Обориной салме. Последнее поставлено в июле 1988 г. силами Белохолмской базы Гослова, с учетом опыта постановки и эксплуатации первого мидиевого хозяйства. Сравнивались одинаковые временные параметры функционирования этих одновременно поставленных хозяйств. Методы сбора и обработки материала были идентичны. На искусственных субстратах рассматриваемых хозяйств находятся мидии разных возрастных классов, среди которых особи основной генерации доминируют как по численности, так и по биомассе. Такая же картина была отмечена и в условиях эксперимента. Можно заключить, что подобное распределение моллюсков на субстратах хозяйств типично вообще для марикультуры мидий.

Сравнение размеров одновозрастных особей с этих хозяйств показало, что в Обориной салме темп роста моллюсков более высокий. Средняя длина мидий возраста 2+ здесь составляла 37 мм. Подобного размера особи с первого хозяйства достигали лишь к осени четвертого сезона роста. Несмотря на схожесть по процентному соотношению особей различных возрастных классов, абсолютные величины плотности поселения мидий на рассматриваемых хозяйствах существенно различны. В Обориной салме, по сравнению с другим хозяйством, мидий на каждом отдельном субстрате в несколько раз меньше - на втором году особей основной генерации меньше в 4, а годовиков - в 10 раз. Такая ситуация объясняется конкретными условиями данных акваторий и конкретными особенностями постановки этих хозяйств. Сравнительно низкая стартовая плотность поселения мидий на субстратах в Обориной салме обусловила их высокую скорость роста в последующие сезоны. Здесь биомасса моллюсков в конце второго года была на 0,6

кг/м больше, чем таковая у мыса Картеж за то же время. Критический период (осыпание крупных мидий с субстратов и появление на них большого количество вновь осевшей молодежи) на хозяйстве в Обориной салме имел место на третий год его функционирования.

Полученные данные свидетельствуют, что развитие мидиевого поселения на хозяйстве в Обориной салме как бы " опережает " на год таковое у мыса Картеж. Сопоставление списков видов, встреченных в обрастаниях искусственных субстратов рассматриваемых хозяйств свидетельствует, что обрастание в Обориной салме богаче, чем у мыса Картеж, как по абсолютному числу видов, так и по их количеству, приходящемуся на отдельную пробу. В обоих случаях основными субдоминантами мидиевого сообщества были *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica*, однако степень доминирования этих видов на хозяйстве у мыса Картеж гораздо больше. Более интенсивный рост мидий в Обориной салме определяет и изменение условий существования ассоциированной с ней фауны.

Представленные в этой главе материалы свидетельствуют о существенной разнице в развитии мидиевого поселения на хозяйствах, расположенных в разных местах одной и той же акватории (губа Чупа). Очевидно, что при сохранении основных принципиальных черт формирования мидиевого сообщества в условиях культивирования, в каждом конкретном месте, в каждом конкретном сезоне будут те или иные особенности его развития, могущие оказать существенное влияние на марикультуру мидий в целом. В рассмотренном случае следует важный для культивирования мидий в Белом море вывод - цикл выращивания моллюсков до промыслового (50 мм) размера может быть менее 4-х лет, что и имело место на хозяйстве Обориной салмы.

ГЛАВА VIII. ВЛИЯНИЕ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ.

Одним из основных условий функционирования промышленных мидиевых хозяйств на Белом море должна являться их экологическая безопасность для окружающей среды. Создание крупных хозяйств прямо или косвенно влияет практически на все стороны жизнедеятельности всех представителей биоты данной акватории и смежных районов моря. Степень и характер этого влияния в конечном счете обуславливает масштабность, эффективность и даже

целесообразность марикультуры. В процессе функционирования мидиевых хозяйств, в акваторию поступают продукты метаболизма моллюсков, которые, в свою очередь, оказывают целый спектр влияния на экосистему. Показано, что неусвоенная мидиями пища, в виде фекалий и псевдофекалий, при соответствующих, неблагоприятных условиях (пониженный водообмен, резкие сезонные повышения температуры воды и др.), может вызывать образование бескислородных зон и последующую гибель моллюсков естественных донных мидиевых поселений (Verwey, 1973). Не менее важное значение на функционирование экосистемы оказывает также и поступающие в акваторию массовых поселений мидий растворенные продукты метаболизма, в основном, в виде растворенных органических веществ (РОВ), содержащих различные биологически активные начала (Хайлов, 1971).

С целью определения степени и характера воздействия мидиевой марикультуры на окружающую среду, были выполнены исследования по сравнению жизнедеятельности моллюсков, обитающих в разных биотопах Белого моря. Интенсивность выделения мидиями РОВ определялось в аквариальных условиях. Количество органического вещества оценивалось по величине биохимического потребления кислорода, количество углеводов - согласно руководству (Strickland, Parsons, 1968). В пробах воды из соответствующих мест (открытая часть губы Чупа, естественные мидиевые поселения, мидиевые хозяйства) определялся видовой состав фитопланктона, численность, биомасса и продукция бактерио- и фитопланктона. Показатели жизнедеятельности культивируемых моллюсков выше, чем у особей естественных донных популяций. Более высокий уровень обмена особей мидиевых хозяйств приводит к увеличению концентрации РОВ в акваториях размещения этих хозяйств (10-18 мг/л по сравнению с 3-4 мг/л в местах, где нет мидиевых хозяйств). Численность, биомасса и продукция бактерио- и фитопланктона закономерно повышаются от открытой части акватории губы Чупа к побережью, к местам локализации естественных мидиевых поселений и, особенно, местам культивирования моллюсков. Полученные данные позволяют считать, что РОВ метаболитов моллюсков в местах их массового поселения, оказывают влияние не только на количественную сторону, но и на качественный состав фитопланктона. Подобные факты имеются и в литературе (Брайко, 1979).

Для губы Чупа показано общее стимулирующее влияние экспериментальных мидиевых хозяйств на развитие естественных донных биоценозов в той же акватории, что объяснялось в большей степени влиянием именно РОВ метаболитов культивируемых моллюсков (Голиков, Скарлато, 1979).

Скорость суточного биохимического потребления кислорода (БПК) изменялась в исследуемых местах от 0,02 до 0,43 мл O_2 /л. Максимальные величины обнаружены в непосредственной близости от мидиевых хозяйств. Повышенные значения БПК в акваториях мидиевых хозяйств объясняются повышенной концентрацией здесь продуктов метаболизма моллюсков. Так, в акваторию опытно-промышленного хозяйства у мыса Каргеш, на третьем году его функционирования, ежесуточно, в летнее время, поступает около 30 кг РОВ, поскольку из потребленной пищи, 12,5% мидии выделяют в виде РОВ в процессе метаболизма (Галкина, 1985). Здесь же встречается и наибольшее количество бактериальных клеток и, соответственно, более высокие значения их суммарной биомассы. В акватории мидиевых хозяйств бактериопланктон активно развивается, начиная с апреля.

Максимальные значения численности бактериальных клеток, 600-800 тыс. кл/мл, приходится на июль - сентябрь. В это время продукция бактериопланктона составляет 25-40 мг C m^3 /сутки, в апреле - 6, в октябре - 5-7 соответственно. Эти данные свидетельствуют, что значительное количество бактериальной биомассы в поверхностных слоях воды образуются тогда, когда закончена (или еще не начиналась) массовая вегетация фитопланктона. В это время бактериопланктон может являться существенным источником энергии для мидий, путем как непосредственного потребления, так и опосредованно через промежуточные звенья (простейшие).

Если считать, что продукция фитопланктона в прибрежных водах Белого моря не превышает 500 - 850 ккал/ m^3 /год (Федоров и др., 1971), то очевидно, что бактериопланктон, с годовой продукцией 600 ккал/ m^3 , можно отнести к важному источнику энергообеспечения развития мидий. Изменения различных компонентов экосистемы акваторий размещения мидиевых хозяйств определяются в значительной степени влиянием именно РОВ метаболитов моллюсков, чем изменением общей гидрохимической ситуации. Исследование гидрохимического режима рассматриваемых акваторий

показало, что мидиевые хозяйства не вызывают существенных его изменений. Это объясняется прежде всего хорошим водообменом мест размещения мидиевых хозяйств. При чрезмерной нагрузке акваторий и (или) при неправильной эксплуатации хозяйств, при массовом осыпании мидий с субстратов, на грунте могут возникнуть заморные явления с соответствующими негативными, прежде всего для донной фауны, последствиями (Чивилев, Миничев, 1992). Исследовано влияние функционирующих мидиевых хозяйств на особенности оседания и роста молоди мидий новых генераций. Полученные результаты свидетельствуют о негативном влиянии действующего мидиевого хозяйства на процесс оседания и рост молоди. На субстратах, выставленных в зоне влияния вод с уже существующего хозяйства, оседание молоди идет менее интенсивно, чем в контроле, а размеры особей не превышают 600 мкм. Достигнув этого размера, молодь мидий покидает такие субстраты. Массовая миграция первоначально осевшей молоди при достижении особями определенных размеров, свидетельствует о неблагоприятных условиях для их жизни в этом месте. В контрольной точке, (вне сферы влияния вод с существующего хозяйства), также имеет место процесс открепления вновь осевшей молоди, но, во-первых, он не столь интенсивен и, во-вторых, первоначально осевшие особи продолжают расти, а открепляются, в основном, оседающие позднее. Такое различие в характере оседания и роста молоди мидий объясняется, главным образом, влиянием метаболитов взрослых особей.

Оценивая возможные пути влияния марикультуры мидий на окружающую среду следует выделить несколько основных моментов. Во-первых, это изменение гидрологического режима акватории, занятой мидиевым хозяйством. Во-вторых - поступление на грунт как под самим хозяйством, так и возле него большого количества органики в виде фекальных масс, а также части мидий, в результате их осыпания с субстратов. И, наконец, образование в данной акватории специфической " биохимической " среды, благодаря РОВ метаболитов мидий. Каждый из этих моментов может оказать негативное влияние на окружающую среду. При возрастании масштабов культивирования возрастает и опасность негативных последствий. Видимые проявления такой опасности происходят на фоне изменения процессов регуляции в экосистемах. РОВ в составе метаболитов мидий могут выступать в качестве элементов регуля-

торной химической коммуникации, действующих в данной экосистеме и оказывающих влияние на многие стороны жизнедеятельности организмов. Имеются данные о специфической регуляции биологически активными веществами, входящими в состав метаболитов животных, многих аспектов жизненного цикла представителей морской биоты (Burke, 1984; Kirchner, Grasham, 1982). В настоящей работе делается предположение, что такая регуляция, основанная на общих принципах регуляторной химической коммуникации (Кулаковский, 1988), широко распространена и в экосистемах.

ГЛАВА IX. ОБЩЕОРГАНИЗМЕННЫЕ РЕГУЛЯТОРНЫЕ СИСТЕМЫ И ИХ РОЛЬ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ЖИВОТНЫХ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ.

Уже на самых ранних этапах развития жизни на Земле, нормальное существование популяций даже самых примитивных видов требовало не только обеспечения энергией, но и получения информации о состоянии слагающих популяцию индивидов и группировок животных, информации об условиях окружающей среды. Эта информация, обеспечиваемая главным образом посредством химической коммуникации, осуществляется сигналами разных типов, специфичность которых определяется общей генетической и физиологической характеристикой конкретных индивидов и которые создают химический фон, определяющий и развитие отдельных видов, и развитие биоценоза в целом (Шварц и др., 1976). Несмотря на признание положения, что химические компоненты выделений животных в окружающую среду являются одним из обязательных элементов экосистем, до сих пор их роль в экосистемах практически не изучена. Между тем, обогащение или обеднение среды подобными биологически активными веществами, может существенно влиять на темпы развития популяций, соотношения полов, выживаемости потомства, соотношения видов животных (Соколов, Зинкевич, 1986). В настоящей главе, на основе анализа структуры и функции регуляторных систем на уровне отдельного организма, принимая, что в эволюционном аспекте межорганизменная регуляция такая же древняя, как и внутриорганизменная, предлагается концепция общих принципов химической регуляции на разных уровнях организации живой материи. В связи с этим дается новое понимание явления нейросекреции, лежащее в основе организменной химической регуляции.

Сейчас можно с уверенностью констатировать, что буквально все аспекты жизненного цикла, всех исследованных в этом отношении животных, находятся под нейрогормональным контролем. Источником нейрогормонов являются нейросекреторные клетки (НСК). В большинстве случаев нейросекрецию связывают с нервной системой и, несмотря на признание филогенетической древности нейрогормонов, считают нейросекреторную функцию свойством нервной ткани (Шаррер, 1977; Lafon-Cazal, 1978), что, собственно, и отражается в названии явления - нейросекреция.

В настоящей работе автором обосновывается положение, что явление нейросекреции присуще всем представителям животного царства, а не только таковым, имеющим нервную систему. В основе нейросекреции лежит регуляторная химическая коммуникация, осуществляемая посредством специфических биологически активных веществ, продуцируемых определенными клетками и оказывающими воздействие на мишенные структуры через соответствующие рецепторы. Общеорганизменная химическая регуляторная коммуникация присуща всем организмам и осуществляется, в основном, веществами как пептидной так и моноаминовой природы. Образовавшие многоклеточный организм простейшие уже имели сложную коммуникационную систему, которая и использовалась как основа в эволюции регуляторных систем многоклеточных животных.

Химическая регуляция в примитивном многоклеточном организме развивалась по пути специализации регуляторных элементов и специализации регуляторных веществ. С образованием нервной системы, определенные биологически активные вещества с соответствующими свойствами, стали использоваться для выполнения новой функции - нейротрансмиттерной, продолжая, в то же время (в других структурах) выполнять прежние регуляторные функции. Предположено, что с образованием новой регуляторной системы - нервной, общеорганизменные регуляторные элементы стали аккумуляироваться и включаться в ее состав, образуя единый центральный регуляторный комплекс, включающий в себя разнородные регуляторные компоненты. НСК произошли не от нейрона как такового, а от общего с ним в функциональном отношении источника - пронеироцита "донервных" Metazoa. Явление нейросекреции следует рассматривать как частный случай общеорганизменной регуляторной химической коммуникации, имеющей место на всех уровнях организации живой материи. Исходя из предло-

женной концепции оцениваются результаты исследований как структуры НСС, так и различных аспектов регуляции жизненных циклов животных, их адаптаций. Основные принципы этой концепции используются и для анализа процессов регуляции в экосистемах, на примере марикультуры мидий в Белом море. Суммируя полученные данные по цитоморфологии НСС у различных по степени организации животных, делается заключение, что функционирование как отдельных НСК, так и всей системы в целом, осуществляется таким образом, что на протяжении большей части жизненного цикла, в циркулирующей жидкости животных постоянно находится некоторый "избыток" нейрогормонов. Выделено три ступени функционирования НСС животных в зависимости от изменения условий среды их обитания.

Результаты исследований по регуляции процесса акклимации животных к изменению солености среды позволили сделать заключение о нейрогормональной инициации и регуляции процессов, лежащих в основе фенотипической адаптации и механизме выработки и передачи специфической информации от одних особей другим. Последнее положение распространяется и на процессы регуляции в экосистемах.

Отмечается, что хотя принципы и механизмы рассмотренной регуляции являются общими для всех без исключения животных, их проявление в каждом конкретном случае, на каждом конкретном уровне, определяются взаимодействием внутри- и межорганизменной регуляторной химической коммуникацией, выработавшейся в ходе всей предшествующей эволюции организмов, популяций, сообществ, в эволюции экосистем.

ГЛАВА X. ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ.

Полученные результаты и обобщенный опыт всей предыдущей работы позволяют сделать ряд общих заключений в связи не только с вопросами становления и развития мидиевой марикультуры в Белом море, но и распространить их и для других морей России. Несмотря на то, что на Белом море достигнуты определенные успехи в промышленном культивировании мидий, еще преждевременно говорить, что это приобрело здесь необратимый характер. Свидетельство тому развитие марикультуры в других, более благоприятных по климатическим условиям, морях. Общее состояние дел по марикультуре мидий СНГ можно охарактеризовать следующим обра-

зом - экспериментальные успехи есть, биотехнологические разработки есть, инструкции как выращивать тоже есть, а стабильной промышленной марикультуры нет. Марикультура предусматривает совместную согласованную деятельность ученых, производственников и властей различного уровня. Приоритет в этом отношении должен принадлежать, безусловно, ученым, иначе вместо ожидаемого положительного результата не исключена возможность экологической катастрофы. Это особенно актуально для Белого моря.

Научное обоснование и биотехнология для создания промышленных хозяйств на первоначальном этапе исследований вытекает сугубо из экспериментальных работ. Как правило, эксперименты осуществляются на значительной площади акватории при ее мизерной нагрузке. Полученные данные, относящиеся главным образом к темпу роста моллюсков, составляют основу рекомендации по организации уже промышленных хозяйств, когда на той же самой акватории нагрузка увеличивается на несколько порядков. При промышленных масштабах марикультуры практически невозможно сохранить в неизменном виде параметры окружающей среды, которые имели место в условиях эксперимента. Поэтому простой перенос данных, полученных в условиях эксперимента в обоснование для промышленного культивирования, в большинстве случаев может привести к негативным результатам, поскольку совершенно не учитывается складывающаяся качественно иная ситуация в той же самой акватории. Необходимым этапом получения базы данных для промышленной марикультуры при ее становлении является широкий комплекс разносторонних исследований в условиях опытно-промышленного культивирования. Главная цель исследований этого этапа - оценить влияние марикультуры на экосистему и, исходя из полученных данных, определить масштабность марикультуры в конкретной акватории при условии получения сходных с экспериментальными масштабами работ результатов. Только совокупность результатов исследований в экспериментальных и опытно-промышленных масштабах может служить отправной точкой при создании биотехнологии промышленного культивирования, которая, естественно, будет постоянно совершенствоваться по мере дальнейшего развития марикультуры.

Уже на первых этапах работ в условиях опытно-промышленной марикультуры мидий на Белом море со всей очевидностью проявилось важное положение - неукоснительное соблюдение основных

положений биотехнологии, вытекающих из результатов научных исследований. Несоблюдение даже одного какого-то пункта биотехнологии может вызвать цепную реакцию, в конечном счете негативно сказывающуюся на эффективности марикультуры. Обычно же при промышленных масштабах культивирования происходит нарушение сразу нескольких положений биотехнологии - время выставления искусственных субстратов, их расположения в акватории, сроки сбора товарной продукции и др.

Такое несоответствие в значительной степени и является причиной того, что в условиях промышленного культивирования пока не удается получать те величины товарной продукции, которые были получены в условиях опытно-промышленного хозяйства.

Одним из главных положений биологического обоснования марикультуры мидий является оценка ее влияния на окружающую среду. Для Белого моря это положение имеет первостепенное значение. Здесь, как нигде, особую значимость имеет реальный подход к возможностям марикультуры (Скарлато, Кулаковский, 1990). Проведенные работы свидетельствуют, что для Белого моря наиболее рациональный путь с этой точки зрения является организация относительно небольших мидиевых хозяйств, расположенных в разных акваториях. Условия прибрежной зоны моря, особенно Канда-лакшского залива, позволяют идти по такому пути. Для снижения возможного негативного воздействия промышленных мидиевых хозяйств на окружающую среду, данную акваторию целесообразно использовать путем организации би- и поликультур. Эксперименты по совместному культивированию мидии и ламинарии (*Laminaria saccharina*) показали, что темп роста ламинарии в бикультуре выше, чем в контроле (Макаров, Кулаковский, 1982).

Во время выявленного критического периода в функционировании мидиевых хозяйств, на грунт оседает довольно значительное количество моллюсков. Следовательно, сбор урожая нужно осуществлять до наступления этого периода. Здесь также можно использовать принцип поликультуры, совмещая культивирование мидий и выращивание ценной промысловой рыбы - зубатки (*Anarhichus lupus* L.).

Результаты исследований по формированию сообщества обрастания на искусственных субстратах, особенностям личиночного развития моллюсков, характеру их оседания позволяют в каждом конкретном случае определять время выставления субстратов и

осуществлять биологический контроль за развитием мидиевого поселения в процессе функционирования хозяйств.

Полученные данные по плотности поселения и биомассе моллюсков на субстратах, параметрам их жизнедеятельности, наличие соответствующего корма, характеру водообмена в данной акватории и ряд других данных, позволяют ориентировочно производить предварительный расчет нагрузки на эту акваторию.

С точки зрения фундаментальных научных исследований большой общебиологический интерес представляет вопрос о закономерностях протекания тех или иных процессов в сообществах. Здесь исключительно важную роль имеет изучение общеорганизменных регуляторных систем, принципов их функционирования. Совокупность межорганизменных взаимоотношений, определяемых в значительной степени общеорганизменной регуляторной химической коммуникацией, в определенной степени и обуславливает эмергентные свойства сообщества в целом.

Рассматривая перспективы промышленной мидиевой марикультуры на Белом море следует иметь в виду различные направления использования продукции. Одно из таких направлений - использование продукции в медико-биологических целях. Во ВНИРО МРХ СССР из мидий (в том числе и из беломорских), на основе кислотного гидролиза получен высокоактивный лечебно-профилактический препарат МИГИ-К (мидийный гидролизат), используемый для снижения тяжести протекания лучевой болезни. Однако спектр действия и использование этого препарата много шире. Испытания мидийного гидролизата в НИИЭМ им. Пастера (С.-Петербург) показало, что он обладает сильной антивирусной активностью. Эти исследования открывают конкретные возможности использования полученного из мидий антивирусного фармацевтического препарата в медицинской практике (Кулаковский и др., 1993). Для получения сырья при использовании его в медико-биологических целях, время культивирования моллюсков может быть всего 1,5 - 2 года. Такие хозяйства, с одной стороны, будут более экономически эффективными, а с другой - экологически более безопасными, чем хозяйства, предназначенные для получения пищевой продукции.

Выполненные исследования показали принципиальную возможность марикультуры мидий в условиях арктического моря. В этом и была цель настоящей работы. В дальнейшем, при развитии мари-

культуры, необходимы уже конкретные для каждой акватории специальные исследования, позволяющие не только рассчитать величину нагрузки на данную акваторию, выход товарной продукции, но и прогнозировать возможные последствия влияния промышленной марикультуры на окружающую среду в целом. В любом случае, проведению конкретных хозяйственных мероприятий должны предшествовать продукционно-гидробиологические исследования, и только на их основе эти мероприятия должны планироваться и проводиться (Алимов, 1989).

Следует особо подчеркнуть, что залогом успешного развития марикультуры является приоритетное развитие фундаментальных исследований различных аспектов биологии культивируемого объекта.

Только на этом пути, в согласованности всех работ данного направления, можно создать теорию марикультуры, без которой нельзя с оптимизмом смотреть в будущее этой новой для нашей страны отрасли хозяйства.

ВЫВОДЫ.

1. Марикультура мидий возможна в условиях Белого моря. В зависимости от конкретной акватории, а так же характера использования выращенных моллюсков, цикл культивирования может составлять от 1,5 до 3-4 лет.

2. Марикультура основана на использовании потенциальных возможностей объекта культивирования применительно к конкретным условиям данного водоема. Всесторонние исследования этих возможностей и поиски путей их реализации в значительной степени определяют характер последующих биотехнологических мероприятий и перспективу промышленного культивирования.

3. Марикультура мидий оказывает влияние на всю биоту окружающей среды посредством:

- изменения гидрологического режима акватории, занятой мидиевым хозяйством;

- поступления в окружающую среду большого количества органики в виде РОВ, фекальных масс и осыпающихся с искусственных субстратов моллюсков;

- образования в акватории специфической биохимической среды, благодаря, в основном, РОВ метаболитов мидий.

4. На организменном и межорганизменном уровнях действуют общие принципы и механизмы регуляции. Основой этой регуляции является общеорганизменная регуляторная химическая коммуникация, основные принципы которой распространяются и на регуляцию в экосистемах.

5. Основным условием развития промышленной мидиевой марикультуры на Белом море должна быть ее экологическая безопасность, что достижимо при создании относительно небольших, расположенных на значительном расстоянии друг от друга, хозяйств, в предварительно всесторонне исследованных акваториях.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.

1. Влияние экстракта мозга беломорской полихеты *Nephtys minuta* Theel на их акклимацию к пониженной солености среды // Докл. АН СССР, 1976. Т. 229. N 4. С. 998 - 1000.

2. Влияние опреснения на нейросекреторную систему мидий Белого моря // Соленостные адаптации водных организмов. Л. изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 160 - 167.

3. Нейросекреторная система *Nephtys minuta* (Annelida, Polychaeta) // Зоол. журн., 1977. Т. 56, вып. 6. С. 822 - 828.

4. Некоторые основные закономерности развития нейросекреторной системы ракообразных // Журн. общ. биол., 1978. Т. 39, N 2. С. 297 - 303.

5. Синусная железа креветки *Eualus gaimardi* и ее состояние в зависимости от изменения солености среды // Цитология, 1979. Т. 21. N 10. С. 1200 - 1203 (совместно с Ю.А. Батуриным).

6. Нейросекреторная система *Streptocephalus torvicornis* (Crustacea, Branchiopoda) // Зоол. журн., 1980. Т. 59, вып. 2. С. 181 - 184.

7. Проблемы и достижения культивирования беломорских мидий // Научно-технич. проблемы развития марикультуры. Владивосток, 1980. С. 41 - 43.

8. Нейрогормональная регуляция у беспозвоночных животных // Актуальные вопросы совр.эндокринологии. М. Наука, 1981. С. 95 - 109.

9. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую

среду // Океанология, 1982. Т. 22. N 2. С. 321 - 324 (совместно с В.Н. Галкиной; Б.Л. Куниным).

10. Филогенетические аспекты пептидергической нейроэндокринной регуляции // Структурная и функциональная организация нейроэндокринной системы. Иваново, 1982. С. 63 - 64.

11. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в условиях Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 36 - 55 (совместно с Б.Л. Куниным).

12. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море // Л. Наука, 1983. 36 С. (совместно с Б.Л. Куниным).

13. АДГ - подобные вещества из нейрогемальных органов морских ракообразных и особенности их действия // Докл. АН СССР, 1983. Т. 269, N 4. С. 1013 - 1016 (совместно с Е.И. Шахматовой; Ю.В. Наточиным; Т.Г. Львовой).

14. Аквакультура мидий на Белом море // Итоги и перспективы изучения биол. ресурсов Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1983. С. 56 - 62 (совместно с Б.Л. Куниным; Т.Г. Львовой; О.Л. Саранчовой; А.И. Бабковым).

15. Экология морской звезды *Asterias rubens* L. в условиях марикультуры мидий на Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984. С. 78 - 87 (совместно с О.Л. Саранчовой).

16. Проблемы промышленной марикультуры мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во., 1984, N 8. С. 37 - 39 (совместно с Б.Г. Житним; В.А. Несветовым).

17. Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря. I. Первый сезон роста // Экологич. исслед. перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1985., С. 29 - 39 (совместно с Б.Л. Куниным; А.А. Сухотиным).

18. Состояние и основные задачи культивирования моллюсков в морях Европейской части СССР // Биологич. основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. М., 1985. С. 33 - 40 (совместно с О.А. Скарлато; И.А. Садыковой).

19. Видовой состав диатомовых водорослей, обрастающих мидий в условиях марикультуры // Экология обрастания в Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та, 1985. С. 89 - 91 (совместно с

М.А. Рычковой).

20. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология, 1986. N 2. С. 35 - 42 (совместно с А.А. Сухотиным).

21. Характеристика поселения съедобной мидии в условиях опытно-промышленного хозяйства на Белом море // Биология моря, 1986. N 4. С. 35 - 40 (совместно с А.А. Сухотиным; Б.Л. Куниным).

22. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиол. и ихтиол. исслед. на Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. С. 64 - 76.

23. Эволюционные основы явления нефросекреции // Нервная система морских беспозвоночных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 15 - 23.

24. К вопросу о роли водообмена при организации и эксплуатации мидиевых хозяйств на Белом море // Гидробиол. особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 22 - 26 (совместно с А.И. Бабковым).

25. Некоторые данные по развитию бентосных диатомовых водорослей на мидиевых хозяйствах на Белом море // Гидробиол. особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 65 - 73 (совместно с Л.Л. Бондарчук).

26. Сообщество перифитонных микроорганизмов в условиях марикультуры мидий на Белом море: основные этапы его формирования // Гидробиол. особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 74 - 82 (совместно с Ю.А. Лайус).

27. Анализ развития мидии на опытно-промышленном хозяйстве в губе Чупа Белого моря за три сезона роста // Гидробиол. особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 89 - 96 (совместно с Б.Л. Куниным; А.А. Сухотиным).

28. Морфофункциональная эволюция нейросекреторных клеток, нейросекреторных систем и путей нейрогормональной регуляции у Metazoa // Д. эвол. биохим. физиол., 1989. Т. 25, N 4. С. 536-

- 548 (совместно с А.Л. Поленовым).

29. Ультроструктура цереброплеврального ганглия *Mytilus edulis* // Цитология, 1990. Т. 32. № 6. С. 599 - 603 (совместно с Е.П. Макаренко; А.Р. Прочухановой).

30. Кальцитонин - иммунореактивные структуры в кишечнике и в центральной нервной системе двустворчатых моллюсков // Цитология, 1990. Т. 32. № 6. С. 611 - 619 (совместно с М.Ю. Пуниным; В.К. Казаковым).

31. Личиночное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (*Mytilida*, *Mytilidae*) // Зоол. журн., 1991. Т. 7, вып. 11. С. 23 - 29. (совместно с Л.П. Флячинской).

32. Начальные стадии колонизации искусственных субстратов микроводорослями в условиях марикультуры мидий (Белое море) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. 1991. М., Гидрометеиздат. С. 256 - 266 (совместно с Л.Л. Бондарчук; В.В. Халаман).

33. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания. // Экология, 1992. № 5. С. 71 - 77 (совместно с А.А. Сухотиным; Н.В. Максимовичем).

34. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992, 101. P. 59 - 73 (совместно с А.А. Сухотиным).

35. Морфо-функциональная организация нейросекреторных систем // Нейроэндокринология. Спб., 1993. С. 101 - 123.

36. Становление элементов регуляторных систем в личиночном развитии двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* // Зоол. журн., 1993. Т. 72, вып. 9. С. 20 - 28 (совместно с Л.П. Флячинской).

37. Происхождение и эволюция нейроэндокринных клеток и нейрогормональной регуляции у Metazoa // Нейроэндокринология. Спб., 1993. С. 13 - 31 (совместно с А.Л. Поленовым).

38. Гидрохимическая характеристика акваторий промышленных мидиевых хозяйств на Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 3 - 16 (совместно с Ю.И. Ляхиным).

39. Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий в Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 16 - 24 (совместно с А.И. Бабковым; А.А. Сухотиным).

40. Формирование поселения беломорских мидий в условиях

марикультуры в разных районах губы Чупа (Кандалакшский залив)
// Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 24 - 42 (совместно с
А.А. Сухотиним; В.В. Халаманом).

41. Формирование сообщества макрообрастания на искус-
ственных субстратах в условиях мидиевой марикультуры на Белом
море // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 83 - 101 (сов-
местно с В.В. Халаманом).

42. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом
море. Бактериопланктон // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253.
С. 101 - 110 (совместно с В.Н. Галкиной).

43. Особенности личиночного развития беломорских мидий
(*Mytilus edulis* L.). Формирование элементов регуляторных
систем // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 110 - 123
(совместно с Л.П. Флячинской).