

МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
КОЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

На правах рукописи

ГУДИМОВ Александр Владимирович

**Поведенческие реакции мидий в условиях колебаний
факторов среды прибрежья Восточного Мурмана**

25.00.28 - океанология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск
2004

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом
институте КНЦ РАН (ММБИ)

Научный руководитель: академик РАН **А.Ф. Алимов**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

В.М. Муравейко;

кандидат биологических наук

Е.Н. Луппова

Ведущая организация:

Биологический факультет Московского государственного
университета им М.В. Ломоносова

Защита состоится « 1 » июня 2004 г. в 15:00
на заседании Диссертационного совета Д. 002.140.01 при
Мурманском морском биологическом институте КНЦ РАН
по адресу: 183010, Мурманск, Владимирская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ

Автореферат разослан « 29 » апреля 2004 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета,

кандидат географических наук



Е.Н.

Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Устойчивое функционирование прибрежных экосистем базируется на адаптации видов к комплексу колебаний факторов среды (солености, температуры, концентрации пищи и др.) их местообитаний, включая влияние загрязнения.

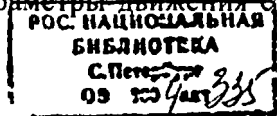
Двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* L. - типичный представитель донной фауны литоральных и сублиторальных сообществ Баренцева и Белого морей. Выбор объекта исследования был определен его адаптационными способностями, экологической и прикладной значимостью.

Несмотря на то, что мидии обитают в условиях флуктуирующей среды, многочисленные работы по экологической физиологии и поведению двустворчатых моллюсков выполнены, как правило, в постоянных или контролируемых условиях, задаваемых экспериментатором.

Предполагается, что приспособление донных животных к условиям непрерывных колебаний факторов среды должно проявляться преимущественно в виде адаптаций поведенческого характера (Хлебович, 1981). Поведение моллюсков, ведущих прикрепленный образ жизни проявляется, главным образом, в движениях их створок. Однако, как отдельные поведенческие реакции, так и общие закономерности поведения морских двустворчатых моллюсков во многих аспектах совершенно не изучены. Не определены основные элементарные акты и количественные параметры движения створок раковин, а также методология их измерения. Не установлены количественные зависимости поведения моллюсков от основных экологических факторов и их природных колебаний. Поведение мидий субарктического региона, в частности, баренцевоморских и беломорских, ранее практически не исследовалось, их поведенческие реакции на загрязнение неизвестны.

Цель и задачи исследования. Основной целью данной работы было изучение поведения мидий в условиях естественных колебаний факторов водной среды (температуры, солености, концентрации фитопланктона и/или взвеси), характерных для их местообитаний.

Для достижения этой цели предполагалось выполнить следующие задачи: определить элементарные поведенческие реакции мидий; установить количественные параметры движения створок



моллюсков и принципы их измерения; исследовать наличие периодических составляющих раскрытия створок мидий при содержании их в условиях естественных флуктуации факторов среды; провести анализ возможностей математических методов обработки временных рядов в обнаружении и объективном анализе периодических составляющих поведения моллюсков; изучить зависимости поведенческих реакций мидий от относительно слабых непрерывных колебаний основных экологических факторов; оценить возможности использования поведенческих реакций мидий в биотестировании.

Научная новизна. Представлена оригинальная классификация элементарных поведенческих реакций двустворчатых моллюсков, выполненная на примере мидий. Определены основные количественные параметры поведения моллюсков, регистрируемого по движениям их створок. Впервые проведена непрерывная регистрация и выполнен анализ поведенческих реакций двустворчатых моллюсков за период более одного года; показана зависимость уровня (величины) раскрытия створок моллюсков (УРС) от слабых естественных колебаний факторов водной среды; разработана методология изучения факторной обусловленности поведения животных в условиях, приближенных к природным; установлено, что в нормальных условиях постоянного протока раковины мидий не бывают (кроме отдельных схлопываний) полностью закрытыми или открытыми, их створки всегда приоткрыты. Обнаружено, что в течение года наблюдается смена доминирования экологических факторов (температура, соленость, концентрация сестона), определяющих поведение мидий.

Представлена методика измерения количественных параметров поведения мидий (УРС, аддукция, амплитуда) и анализа периодических составляющих колебаний степени раскрытия створок (РС). Произведен спектральный анализ периодических составляющих «медленных ритмов» РС и доказано существование комплекса устойчивых колебаний РС с периодами; кратными околоприливному циклу: 12, 24, ...60, 72 ч. Выполнено биотестирование комплексного загрязнения (буровых растворов) на основе нескольких количественных параметров поведения мидий.

Особенностью данной работы является ее океанологическая направленность: отход от традиционной постановки экспериментов в контролируемых условиях в пользу использования методологии пассивного эксперимен наблюдения подходов к обработке и анализу материала, более характерных для полевых океанологических исследований.

Практическая значимость. Обнаруженная чувствительность мидий к колебаниям факторов среды создает основу для разработки методологии измерения истинного уровня активности моллюсков в условиях, приближенных к природным или, непосредственно, *in situ*. Применение данной методологии позволяет без привлечения дополнительных средств существенно повысить точность и качество экспериментальных исследований. Возможности непрерывного мониторинга поведения моллюсков применимы как в практике марикультуры, так и в оценке качества среды и биотестировании загрязнения. Перспектива применения данного метода заключается в проведении контроля качества вод и биотестирования загрязнения в реальных природных условиях. Разработанный подход может быть использован в экологической экспертизе (ОВОС) проектов, связанных с разработкой месторождений или иным загрязнением на шельфе.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на лабораторных семинарах и отчетных сессиях Мурманского морского биологического института (1986-2003), на научных семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института РАН (1990-1993), на И-ой областной конференции молодых ученых «Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов» (Апатиты, 1988), на П-ой Всесоюзной конференции «Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря» (Мурманск, 1988), Ш-ей Всесоюзной конференции «Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы» (Мурманск, 1990), Международной конференции морских наук Скандинавии «1st Nordic marine science meeting» (Гетеборг, Швеция, 1995), И-ой Международной конференции «Освоение шельфа арктических морей России» (Санкт-Петербург, 1995), Международном совещании «First international workshop on adaptation capacity in marine invertebrates» (Гданьск - Собисчево, Польша, 1998), Международной конференции «Проблемы гидроэкологии на рубеже веков» (Санкт-Петербург, 2000), Первой школе морских биологов (Ростов, 2001), Международной конференции «Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах» (Москва, 2002), Второй школе морских биологов (Мурманск, 2003). По теме диссертации опубликовано 14 работ.

Объем и структура диссертации. Работа изложена на 206 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов и списка

литературы, включающего 218 наименований. Рукопись содержит 16 таблиц и 52 рисунка. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации.

Благодарности. Автор благодарен администрации ММБИ КНЦ РАН за предоставленную возможность завершения работы над рукописью и подготовки диссертации к защите. Особая благодарность В.Г. Аверинцеву и Е.Е. Пономаревой за содействие выполнению экспериментальных работ.

Автор выражает глубокую благодарность А.Ф.Алимову, руководителю диссертационной работы, за долготерпение и веру в способность соискателя довести дело до конца, а также за важные замечания, высказанные в ходе подготовки диссертации.

За бескорыстную помощь и постоянную поддержку, без которой эта работа, вероятно, не была бы никогда доведена до конца, автор искренне благодарен сотрудникам Зоологического института РАН, В.В.Хлебовичу, В.Я.Бергеру, В.Е.Панову, П.И.Крылову, М.И.Орловой, С.М.Голубкову, В.Н.Галкиной, И.С.Смирнову, А.А.Голикову и всем тем, кто прямо или косвенно помогал идти вперед, не опускать рук. В.В.Хлебович и В.Я.Бергер взяли на себя также труд критического прочтения рукописи диссертации.

Большое спасибо В.С. Левину за редактирование части рукописи, Н.Д. Гайденок и В.К. Ожигину за консультативную помощь.

Особую признательность хочется выразить К.М. Хайлову, оказавшему определяющее влияние на формирование научных интересов и принципов экспериментальных исследований автора.

Работа над материалами диссертации была частично поддержана грантом The Research Council of Norway.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1: МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные исследования, представленные в данной работе, выполнены в 1986-1987 гг. в проточной морской аквариальной ММБИ КНЦ РАН (пос. Дальние Зеленцы Мурманской области). Измерения параметров окружающей среды производились в аквариальном протоке и непосредственно в губе Дальняя Зеленецкая, на берегу которой находилось здание института с аквариальными

помещениями..

Взрослые мидии одного размерного класса (40-50 мм) были собраны на литорали и в сублиторали преимущественно двух губ Восточного Мурмана (Ярнышная и Дальняя Зеленецкая) и помещены в аквариальную. Они находились в 4-5 л сосудах с протоком (расход воды от 700 до 1200 мл/мин), установленных в 40-литровых проточных аквариумах.

Возможности проточной аквариальной ММБИ позволили максимально приблизить условия экспериментов и наблюдений к природным. Регистрация движения створок мидий проводилась без вмешательства в спонтанно протекающий процесс природных изменений факторов среды, что, фактически, соответствует методологии океанологических исследований, т.е. пассивного наблюдения/эксперимента, «когда эксперимент ведет природа» (Налимов, 1971, с. 87).

Постоянно протекавшая через аквариумы морская вода, закачивалась из придонного слоя (0.5 м от дна) верхней сублиторали губы Дальняя Зеленецкая в аквариальную ММБИ мощным насосом. Соответственно, в период отлива в аквариальную поступала вода поверхностного слоя, а в полную воду - вода придонного слоя (высота прилива около 4 м). Условия в проточных аквариумах были, в основном, близки к условиям верхней сублиторали, т.е. горизонту, откуда закачивалась вода. Результаты специального исследования соответствия аквариальных условий природным (представлены в главе 5) показали, что по основным характеристикам морской воды (температура, соленость, фитопланктон) разница между значениями факторов среды в аквариумах и в природе была мала, а их колебания согласованы (скоррелированы).

Акклимацию свежесобранных мидий к условиям аквариальной проводили поэтапно при постоянном контроле поведения моллюсков.

Движения створок мидий регистрировались при помощи механического актографа по методу, впервые примененному Доджсоном (Dodgson, 1928) и модифицированному Слатиной (1989).

Суточные и недельные записи движений створок мидий (актограммы) являлись исходным материалом для анализа поведения и периодической активности моллюсков (рис. 1).

В специальных экспериментах (голодание, дефицит кислорода,

кормление) использовалось параллельно 2-3 моллюска. Во избежание влияния индивидуальных вариаций оценка результатов производилась по традиционной методике - для каждого моллюска отдельно (Barnes, 1956; Salanki, 1965; Fujii et al., 1982).

Изменялись следующие параметры поведения моллюсков: уровень раскрытия створок (УРС), частота схлопываний (аддукция, АДЦ) и амплитуда (АМП) раскрытия створок. Основным параметром поведения был определен УРС (в % максимального раскрытия). УРС вычислялся на основе значений уровня закрытия створок (УЗС), получаемых непосредственно с актограмм и измеряемых в условных единицах (делениях шкалы актограммы или мм):

$$УРС = \frac{\max АМП - УЗС}{\max АМП} 100 \%,$$

где максимальная амплитуда ($\max АМП$) - наибольшая амплитуда, зарегистрированная за весь период исследования (за год).

УЗС использовался наравне с УРС при изучении периодичности поведенческих актов мидий, но только для анализа коротких временных рядов (до 3-4 сут), в отличие от УРС, определяемого для любого временного интервала. Принципы определения и методика измерения количественных параметров, а также особенности элементарных актов поведения мидий подробнее рассмотрены в главе 3.

Данные по индивидуальным актограммам усреднялись за тот или иной период времени для группы мидий, как правило, из 2-3 моллюсков, находившихся в относительно равных условиях и взятых из одного биотопа. Всего таким образом было обработано около 260 актограмм и произведено около 5000 измерений УРС, АДЦ и АМП у 18 мидий, взятых из разных биотопов (табл. 1).

Измерение основных параметров окружающей среды (табл. 1) проводилось стандартными методами (например, Руководство..., 1977;1980).

В исследовании зависимости величины раскрытия створок (РС) от факторов среды использовались методы одномерного статистического анализа, главным образом, корреляционный и регрессионный анализ.

Определение периодических составляющих колебаний РС было основано на статистических оценках распределения среднего. На коротких интервалах (2-3 сут) о величине периода колебаний РС можно

было судить по расположению максимумов и минимумов функции (Браун, 1964; Карп, Катинас, 1989). Для анализа более длинных временных рядов был использован метод спектрального (гармонического) анализа (Фихтенгольц, 1963; Мерсер, 1964; Wiener, 1930), широко применяемый в океанологии (Коняев, 1973).

Таблица 1

Общий объем измерений · 1986-1987 гг.

Тип регистрации/ анализа* или параметра	Количество Актограмм/ или периодограмм*, не менее:	Кол-во измерений не менее:
Суточные актограммы	220	2900
Недельные актограммы	38	1800
Спектральный анализ*	85*	2500
Содержание кислорода в воде		30
Соленость		50
Температура воды		600
Высота и фаза прилива		50
Концентрация и состав фитопланктона		20
Взвесь		40
Температура воздуха		220
Скорость протока		300

Первоначально материал для гармонического анализа обрабатывался на ЭВМ «Искра» по оригинальной программе (Гудимов, Гайденок, 1988), а затем на компьютерах IBM PC различной конфигурации по программе Statgraph 2.1. Особенности обработки временных рядов в процессе гармонического анализа рассмотрены в главе 4.

Глава 2. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

В литературном обзоре показано, что изучение механизмов регуляции поведения двустворчатых моллюсков было начато И.П. Павловым (1885: «Как беззубка раскрывает свои створки»). Исследования влияния факторов среды на двигательную активность *Bivalvia* носили, в

основном, качественный характер. Было установлено, что любые существенные изменения в среде (Хлебович, 1974; Сабуров, 1976; Арефьева, 1983; Карпенко и др., 1983; 1987; Слатина, 1989; Salanki, 1965; Davenport, 1977; 1979; 1981; Akberali, Trueman, 1985 и др.) вызывают укорочение периодов активности, изменение частоты смены периодов активности и покоя, а также увеличение продолжительности изоляции раковин.

Редкие количественные исследования показали, в частности, что увеличение среднесуточной продолжительности периода активности морских моллюсков *Venus mercenaria* с 0 % (зимой) до 90 % (летом) наблюдалось параллельно с сезонным ростом температуры воды (Loosanoff, 1939).

Практически все (за исключением 2-3 работ) исследования поведения моллюсков были проведены в лабораторных, обычно, контролируемых условиях. Было обнаружено, что околосуточный ритм открытия раковин морских моллюсков может в значительной мере определяться 24-часовой периодичностью их кормления (Higgins, 1980). Однако, результаты большинства факторных экспериментов были противоречивы и неоднозначны. Небольшие по амплитуде колебания факторов рассматривались как постоянные условия экспериментов.

До настоящего времени неизвестно, как изменения в уровне раскрытия створок двустворчатых моллюсков и мидий, в частности, связаны с такими экологическими факторами, как температура, соленость, взвесь, движение воды и их природными колебаниями. Количественных зависимостей параметров движения створок от природных изменений факторов среды до настоящего времени установлено не было.

Исследования периодичности раскрытия створок раковин мидий (Слатина, 1989; Amezaw-Akumfi, Naylor 1987; Fujii *et al.*, 1982; Newell *et al.*, 1998) и других морских двустворчатых моллюсков (Fujii, 1977; Higgins, 1980) немногочисленны. До настоящего времени наличие периодичности в движении створок мидий не считается доказанным (Amezaw-Akumfi, Naylor, 1987).

Исследования элементарных поведенческих актов моллюсков, особенно сессильных видов, крайне редки. Экологические исследования поведения (двигательной или периодической активности) морских двустворчатых моллюсков, начатые в начале века (Nelson, 1921; Dodson, 1928 и др.), представлены в России единичными работами (Даутов, Карпенко, 1975; Слатина, 1989).

Глава 3. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ МИДИЙ

Поведенческие акты и количественные параметры

Анализ актограмм баренцевоморских мидий показал, что применение наиболее простых, элементарных поведенческих актов, таких, например, как «аддукция, схлопывание, фаза покоя/активности» по отношению к движению створок мидий, нуждается в уточнении и расширении их традиционного понимания.

Количественный анализ степени раскрытия створок показал, что как при отдельных схлопываниях створок, так и в периоды аддукции, закрытие раковин мидий было, как правило, или неполным (створки закрыты более чем наполовину), или частичным (закрытие менее чем наполовину). Число таких актов неполного закрытия составляло не менее 50 % (обычно, 70-80 %) от их общего числа. При нормальных условиях содержания мидий (на протоке) таким же неполным было закрытие створок в периоды покоя. Было обнаружено, что в нормальных условиях раковины мидий не бывают (кроме отдельных схлопываний) полностью закрытыми или открытыми. В их поведении не наблюдается четкого разделения фаз активности и покоя, характерного для других моллюсков.

Данные особенности движения створок мидий, нашли отражение в классификации их элементарных поведенческих актов, основанной на традиционной терминологии (табл. 2).

Была разработана методика измерения основных количественных параметров движения створок мидий: уровня раскрытия створок (УРС), частоты схлопываний (аддукция, АДД) и амплитуды (АМП) их движения. В некоторых опытах измерялась среднесуточная продолжительность фазы покоя.

Согласованность и индивидуальность

В процессе акклимации к условиям аквариального содержания постепенно возникала согласованность и синхронизация в движениях створок акклимируемых (свежесобранных) и аквариальных (т.е. давно акклимированных) мидий. Совпадение кривых двигательной активности иногда могло быть почти абсолютным (рис. 1), как по колебаниям УРС, так и по аддукции, и амплитуде. Количественный показатель согласованности по УРС - величина коэффициента корреляции - зависел не только от времени акклимации, но и от локальных условий (в сосуде/

Таблица 2

Элементарные поведенческие акты движения створок мидий

Поведенческий акт	Описание	Проявление (примеры)
<i>Фаза/период активности</i>	Широко открытые створки, обычно с редкими схлопываниями	
<i>Фаза покоя</i>	Закрытые (обычно, не полностью) створки, иногда с редкими, короткими приоткрываниями створок	
<i>Схлопывание створок</i>	Однократное смыкание-размыкание створок; каждый цикл завершается, обычно, в течение 5-10 мин	
<i>Подрагивание створок</i>	Высокочастотные и низкоамплитудные движения створок	
<i>Аддукция</i>	Частое схлопывание створок, от 2 до 10 в час	
<i>Быстрый ритм</i>	Периодическая аддукция, на фоне фаз активности или покоя	
<i>Медленный ритм</i>	Плавные изменения среднего уровня раскрытия створок, чередование периодов относительной активности и покоя	
<i>Открытый медленный ритм</i>	Доминирование фазы/периода активности, часто с редкими схлопываниями или подрагиваниями створок	
<i>Закрытый медленный ритм</i>	Доминирование фазы покоя, при сокращении периода/фазы относительной активности	

аквариуме), а также от индивидуальных особенностей поведения моллюсков, варьируя от 0.61 до 0.96 ($P < 0.01-0.05$; $n = 20-30$). Функция взаимокорреляции показала, что согласование и синхронизация по УРС у мидий, находящихся в одном сосуде/аквариуме, обычно, выше, чем между моллюсками, находящимися в соседних емкостях. В условиях дополнительного кормления одноклеточными водорослями акклимация проходила быстрее и согласованность в движениях створок была наилучшей (рис.1). В период недостаточного поступления пищи,

например, ранней весной, синхронизация движения створок была наименьшей.

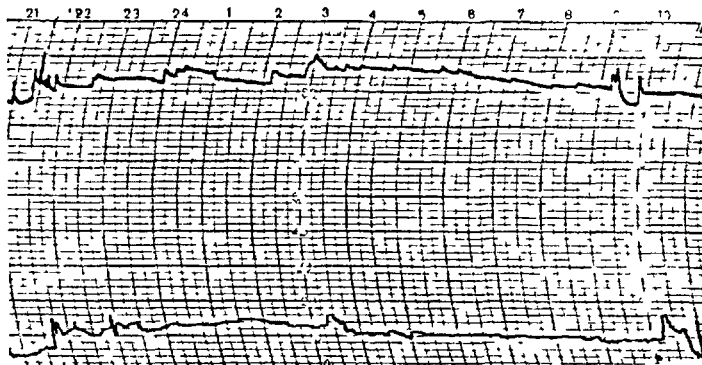


Рис. 1. Соплассование движений створок сублитторальной (верхняя актограмма) и аквариальной (внизу) мидий в условиях дополнительного кормления

Наибольшие отличия в характере движения створок обнаружены у мидий, живущих на разных горизонтах литорали.

Соплассованность, скоррелированность поведения мидий, обнаруженная в процессе исследования, является доказательством общности поведенческих реакций организмов, находящихся в одинаковых условиях, например, одного местообитания.

Глава 4. МЕДЛЕННЫЕ РИТМЫ

Периодичность раскрытия створок и ее обнаружение

В коротких сериях измерений о величине периода колебаний УРС можно было судить по расположению максимумов или минимумов средневзвешенного значения функции. Однако, в отношении комплексных функций, к которым относятся и актограммы, использование обычных методов статистической оценки выборочного среднего является довольно субъективным (Халберг, 1964; Карп, Катинас 1989). Для доказательства периодичности процесса сложной иерархии и определения периодов его основных ритмических компонент применяют автокорреляционный метод, спектральный (гармонический или Фурье) анализ и иные приемы (Мерсер, 1964; Коняев, 1973; Карп, Катинас, 1989).

Спектральный анализ периодичности раскрытия створок

Спектральный анализ, основанный на преобразовании Фурье, позволяет представить процесс $x(t)$ в виде временного ряда образованного суммой синусоидальных и косинусоидальных колебаний (гармоник), частоты которых меняются дискретно с шагом f_j (Бендат, Пирсол, 1983):

$$x(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{k=1}^{\infty} (a_k \cos 2\pi f_k t + b_k \sin 2\pi f_k t)$$

Доказано, что классический анализ Фурье и стандартные статистические методы оказываются удовлетворительными только для чисто периодических функций (Мерсер, 1964; Карп, Катинас, 1989). Если же периодический сигнал замаскирован случайными компонентами, как это часто бывает в биологических процессах, то эффективность этих методов недостаточна.

Колебания величины раскрытия створок (РС) мидий не представляют собой чисто периодическую функцию, а содержат различные тренды (до 300-310 ч), включающие случайную и/или релаксационную компоненту. Другими словами, динамика РС, как илюбая другая временная серия данных $f(N): f(N) = (f_1, \dots, f_n)$, может быть представлена в общем виде как периодическая функция $f(x)$ (Гудимов, Гайденок, 1988):

$$f(x) = A_0 + A_1 x + A_2 x^2 + \left(B_0 e^{\alpha_0 + \alpha_1 x + \alpha_2 x^2} \right) \sum_{j=1}^{\infty} a_j \sin(\omega_j x + \varphi_j)$$

где A_0, A_1, A_2 - параметры тренда, т.е. коэффициенты простой или полиномиальной регрессии, отражающие характер изменений среднего значения; B_0 - максимальная амплитуда. Устранение отмеченных ограничений достигается выделением и последующим вычитанием тренда (A_0, A_1, A_2), которое производится с помощью метода наименьших квадратов, а построение функции автокорреляции минимизирует изменения амплитуды. Для получения спектральной плотности автокорреляционную функцию подвергают преобразованию Фурье.

Представленная последовательность операций (ФАТ): преобразование Фурье (Ф) после автокорреляции (А) и удаления трендов (Т), - позволила выявить периодические составляющие актограмм, замаскированные случайными компонентами и трендами (табл. 3). После ФАТ периоды РС (УРС/УЗС) достаточно ясно группировались вокруг 3-4

средних значений, которые соответствовали околосуточному (24-25 ч) и околоприливному (10-12 ч) ритмам или кратных им (6, 48, 60, 72,...120...180 ч), или представляли собой комбинацию (16-18, 36-40 ч) этих двух основных периодов (табл. 3).

Таблица 3

Периоды колебаний РС после полной обработки временных рядов

Сезон	Основной период, ч	Другие периоды	Акклимация
лето	24	48, 34, 16, 8	3 сут - 3 мес
лето	24	12, 6, 3 (18, 36)	14 сут
лето-осень	24	70, 36, 12, 6	7 сут
зима	10, 36	72, 24, 6, 18 (48, 62, 116, 192)	1 сут
зима	36, 70	18, 60, 40, 24 (120-140)	18 мес
зима-весна	60	30, 48, 72, 12, 25, 18 (92, 112-144)	1 сут (из сублиторали)
зима-весна	60	48, 72 (18-20, 30, 120, 240)	18 мес
весна	24	16, 8, 12 (6-7)	10 сут
весна	30	70, 48, 30, 18, 12 (8, 40, 60)	20 мес

Обнаруженные у мидий Восточного Мурмана ритмы раскрытия створок являются, очевидно, поведенческой адаптацией моллюсков к колебаниям условий водной среды.

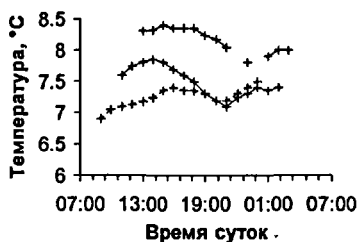
Глава 5. ПОВЕДЕНИЕ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ КОЛЕБАНИЙ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Колебания факторов

В условиях естественного протока, как и в самой губе Дальняя Зеленецкая, суточные и даже недельные колебания температуры воды обычно не превышали 1-2 °С, а солености - 1-2 промилле. Однако, несмотря на относительную неизменность условий содержания, средний УРС мидий всегда был непостоянен и испытывал периодические колебания (табл.3).

Прямые измерения параметров среды показали наличие периодических колебаний температуры и солености воды (рис. 2-3), а также концентрации sestona в аквариальном протоке. Эти колебания были близки к околоприливным и околосуточным.

Проведенное сопоставление гидрологических параметров в протоке и поверхностном слое воды губы Дальняя Зеленецкая показало, что их абсолютные величины несколько различались, но изменение их градиента во времени всегда совпадало (рис. 4).



а)

б)

Рис. 2-3. Суточные и приливные колебания температуры воды аквариального протока: а) - август (3 сут), б) - февраль (1 сут) 1986-1987 гг.

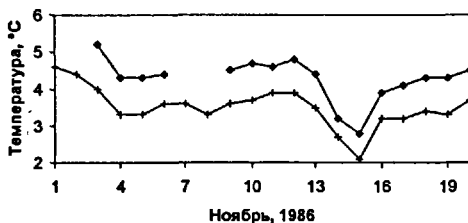


Рис. 4. Изменения температуры воды в аквариуме (ромбы) и температуры воды в море (даные ГМС); $r = 0.97$ ($P < 0.01$)

Корреляция между морем и аквариальным протоком составляла от 0.88 до 0.92 ($P < 0.01$) для недельных колебаний температуры и солености воды.

Очевидно, небольшие по амплитуде приливные колебания факторов водной среды могли быть градиентными для мидий, т.к. вызывали адекватные периодические изменения в их поведении. Причем, в отличие от обычного, квазистационарного градиента, при котором вектор изменения каждого фактора (его увеличения или уменьшения) однонаправлен, данный временной градиент является переменным: направление вектора и величина инкремента/декремента каждого фактора периодически изменяются. Очевидно, *переменным градиентом* могут быть названы только такие периодические колебания одного или нескольких факторов среды, которые являются экологически значимыми,

т.е. вызывают соответствующие устойчивые колебания функциональных параметров организма.

Зависимость поведения от колебаний факторов среды

Использование методологии пассивного эксперимента в данном исследовании помогло установить, что в разные сезоны сочетание факторов переменного градиента и экологическая роль каждого из них в регуляции поведения мидий различны. Было обнаружено, что в некоторых природных ситуациях изменения/колебания факторов не были скоррелированы, т.е. их влияние на организм разделялось во времени. Это позволяло вычлнить самостоятельный эффект одного из факторов на фоне относительной стабильности других.

В результате исследований было установлено, что приливные колебания температуры, солености и концентрации взвешенных частиц представляют для мидий комплексный переменный градиент, который специфичен для каждого горизонта литорали и к которому они адаптированы.

УРС мидий изменяется вслед за колебаниями доминирующего в данное время фактора. Доминирование фактора проявляется, когда его значения (колебания) приближаются к нижней границе диапазона толерантности вида. Мидии реагировали на приливные колебания доминирующего фактора водной среды при: минимальном изменении температуры на 0.1- 0.05 °С, солености на 0.2 ‰, концентрации взвеси на 0.1 мг/л и фитопланктона на 300 кл/л.

В течение года наблюдалась смена доминирования факторов среды (температуры, солености, концентрации сесто́на), определяющих поведение мидий.

Весной и летом (май-июль), зависимость УРС от температуры воды была парадоксальной: постепенный рост температуры сопровождался плавным, но значительным уменьшением УРС. В этот период УРС определялся доминирующим влиянием пониженной солености воды (**корреляция УРС-соленость, $r = 0.67 - 0.75$; $P < 0.01$**).

Осенью не обнаружено какого-либо влияния приливных колебаний температуры и солености воды на УРС мидий. В этом сезоне колебания УРС, в первую очередь, определялись изменениями концентрации сесто́на (взвеси) в воде. Зависимость УРС от приливных колебаний концентрации природной взвеси была нелинейна. Линейная корреляция (**$r = 0.45-0.88$; $P < 0.05$**) наблюдалась только при низких

средних концентрациях взвеси. Пороговая концентрация взвеси (нижний порог), выше которой раскрытие створок увеличивалось до максимального, а ниже - быстро уменьшалось, предварительно определена в 0.5-0.6 мг/л.

Зимой наблюдалось доминирующее влияние температуры воды. Зависимость УРС от температуры воды (t) в феврале 1987 была линейной: $УРС (\%) = 11.5 t + 43.7; r = 0.92 (P < 0.01)$.

Околосуточный ритм колебаний УРС не зависел от изменений условий освещения. Очевидно, околоприливный и циркадианный ритмы колебаний РС определяются приливными колебаниями доминирующего фактора.

Глава 6. БИОТЕСТИРОВАНИЕ

Несмотря на высокую чувствительность поведенческих реакций* двустворчатых моллюсков к изменению состава воды, регистрация их поведения, а именно, уровня раскрытия и движений створок раковин, еще редко применяется в биотестировании и биоиндикации как метод оперативного контроля качества вод (Карпенко и др., 1983; Емельяненко, 1987; Крайнюкова и др., 1988; Salanki, Lukascovich, 1967).

Биотестирование экстракта бурового шлама (1-10 % ЭБШ) и бурового раствора лигносульфонатного типа (0.001 % БР) показало, что низкие сублетальные концентрации загрязняющих веществ могут оказывать на мидий значительное воздействие, уменьшая контакт моллюсков с окружающей средой (рис. 5 и 6). Суммарное время фазы покоя возрастало под воздействием 0.001 % БР до 400 % от контрольного уровня, достигая 8 часов в сутки.

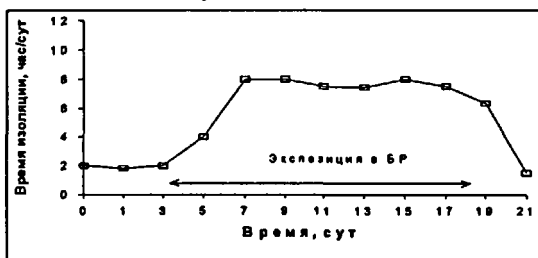


Рис.5. Изменение среднесуточной продолжительности пребывания мидий с закрытыми створками (общее время периодов покоя) под действием 0.001% концентрации бурового раствора (БР, время экспозиции - между стрелками)

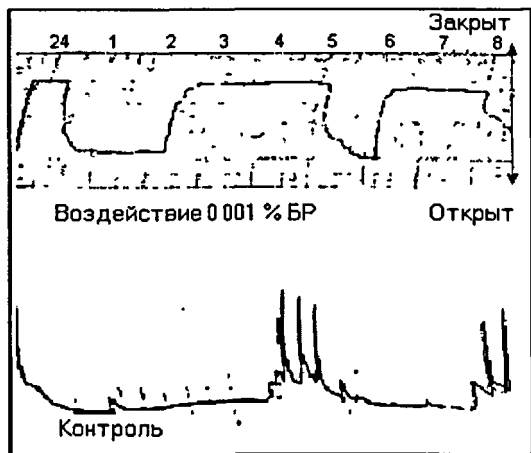


Рис.6. Актограммы движения створок мидий под воздействием 0.001% концентрации бурового раствора лигносульфонатного типа (БР) в условиях протока и в контроле без (БР). Стрелками показаны направления, соответствующие открытию и закрытию раковины моллюска

ЭБШ также оказывал стрессирующее воздействие на мидий во всех испытанных концентрациях, что выражалось в уменьшении УРС и увеличении амплитуды колебаний параметров поведения. Хотя достоверные отличия от контроля по среднему УРС наблюдались только при 10 % концентрации ЭБШ.

Результаты биотестирования показали, что поведение моллюсков является чувствительным индикатором состояния окружающей среды (Гудимов, 1990). Под воздействием БР и ЭБШ компоненты достоверные изменения в поведении наблюдались при значительно более низких концентрациях тестируемых веществ, чем изменения физиологических параметров, - скоростей потребления кислорода и фильтрации (Гудимов, 1993; 2002; Гудимов и др., 1995;1996; Gudimov et al., 1995; Гудимов, Гудимова, 2001). Даже небольшие изменения химического состава воды вызывают соответствующие адаптивные поведенческие реакции мидий.

Таким образом, поведенческие реакции мидий могут быть использованы как в оперативном мониторинге качества вод *in situ*, так и в биотестировании сублетальных и пороговых концентраций загрязняющих веществ.

ВЫВОДЫ

1. В нормальных условиях водной среды (постоянный проток) створки раковин мидий обычно приоткрыты, они не бывают полностью закрытыми (кроме отдельных схлопываний) или открытыми, - такое поведение для мидий нетипично. Не наблюдается четкого разделения фаз активности и покоя, за исключением условий стресса (опреснение, голодание, дефицит кислорода, действие токсикантов). Фаза активности является доминирующей.
2. Совокупность установленных и классифицированных элементарных поведенческих актов адекватно отражает все характерные особенности движения створок мидий.
3. Основными количественными параметрами поведенческих реакций мидий определены: уровень раскрытия створок (УРС), амплитуда (АМП) и аддукция (АДД). Главным количественным параметром движения створок является УРС.
4. Поведение мидий - единство общего и индивидуального. При содержании в одинаковых условиях колебания УРС мидий становятся согласованными. Вместе с тем, моллюски сохраняют определенные индивидуальные особенности динамики раскрытия створок (РС), аддукции и изменения амплитуды.
5. Существуют устойчивые периодические колебания РС литоральных и сублиторальных мидий. Основу периодических составляющих медленного ритма РС составляют колебания с периодами, кратными околоприливному ритму: 12,24,...60,72.. 180 ч. Существуют два основных ритма периодической активности: циркаприливный (экзогенный) и циркадианный (эндогенный).
6. Мидии активно контролируют уровень раскрытия раковин в зависимости от окружающих условий, реагируя на природные изменения температуры (на $\sim 0.1-0.05$ °С), солености (на ~ 0.2 ‰), концентрации взвеси (на 0.1 мг/л) и фитопланктона (на 300 кл/л). Приливные колебания температуры, солености и концентрации взвешенных частиц представляют для мидий комплексный переменный градиент, который специфичен для каждого горизонта литорали и к которому они адаптированы. Естественные колебания освещенности не оказывают достоверного влияния на ритм РС, по

крайней мере, в летнее время.

7. В течение года наблюдается смена доминирования факторов среды, определяющих поведение мидий. Весной и летом (май-июль) - доминирует соленость, субдоминирование - взвесь; с конца лета и осенью - взвесь, субдоминант - соленость; зимой - температура и взвесь. Чувствительность моллюсков к изменению фактора определяется близостью его значений (колебаний) к нижней границе диапазона толерантности вида.
8. Зависимость УРС от приливных колебаний концентрации природной взвеси нелинейна. Пороговая концентрация взвеси (нижний порог), выше которой раскрытие створок максимально, а ниже - быстро уменьшается, определена в 0.5-0.6 мг/л (для осеннего сезона).
9. Поведенческие реакции мидий являются чувствительным и надежным показателем жизнедеятельности организма при проведении биотестирования.

Основные публикации по теме диссертации:

1. Гудимов А.В., Гайденок Н.Д. Ритмическая двигательная активность мидий и ее исследование методом спектрального анализа // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря: Тез. докл. III Всесоюз. конф., Мурманск, 1988. С. 93-94.
2. Гудимов А. В. Действие бурового раствора лигносульфонатного типа на двигательную активность мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы: Тез. докл. III Всесоюз. конф., Мурманск, 25-29 июня 1990, Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1990. С. 116-118.
3. Гудимов А.В. Эколого-физиологическое биотестирование буровых жидкостей по их влиянию на донных беспозвоночных // Арктические моря: биоиндикация состояния среды, биотестирование и технология деструкции загрязнений. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. С. 36-44.
4. Гудимов А.В. Некоторые физиологические аспекты акклиматизации мидий к условиям переменных температур побережья Восточного Мурмана // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. междунар. конф., Мурманск, 10-15 окт. 1995, Мурманск, 1995. С. 25-26.

5. Gudimov, A.V., Gudimova, E.N., Petrov, V.S. and V.G. Averincev. Effects of drilling solution on the bottom invertebrates of the Barents Sea. Abs. 1 st Nordic Marine Sciences Meeting. Goteborg, 23-26 Mars, 1995. Goteborg, 1995. P. 30.
6. Gudimov, A.V. Ecophysiological investigations of the blue mussel at the East Murman. Abs. 1st Nordic Marine Sciences Meeting. Goteborg, 23-26 Mars, 1995. Goteborg, 1995. P. 31.
7. Гудимов А.В., Петров В.С., Гудимова Е.Н. Биотестирование на донных беспозвоночных как средство предупреждения и минимизации загрязнения акваторий в районе разработки месторождений нефти и газа на шельфе Арктики // Морские и арктические нефтегазовые месторождения и экология. М.: ВНИИГАЗ, 1996. С. 39-43.
8. Gudimov A.V. Adaptation of blue mussels to the periodic fluctuations of the environmental conditions//Abs. First International Workshop on Adaptation Capacity of Marine Invertebrates (Gdansk-Sobieszewo, Poland, 4-11 July, 1998). No. 6.
9. Гудимов А.В. Потребление кислорода и двигательная активность мидий в условиях переменного градиента факторов среды // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. докл. междунар. конф., Санкт-Петербург, 23-30 октября 2000, СПб. С. 43-44.
10. Гудимов А.В. Поведенческие реакции донных беспозвоночных и их адаптивная значимость // Современные проблемы биологии и экологии морей, (Первая Всерос. шк. по мор. биол., Ростов-на-Дону, 16-18 октября 2001 г.). Мурманск: Изд. ММБИКНЦРАН, 2001. С. 11-18.
11. Gudimov A.V. Behaviour-based bioassay as an advanced approach to ERA continuous biomonitoring // New technologies in protecting biodiversity in aquatic ecosystems: Abs. Inter. Conf. Moscow, 2002. P. 205.
12. Гудимов А.В., Гудимова Е.Н. Биотестирование и мониторинг загрязнения на основе физиологических реакций донных беспозвоночных//Современные проблемы океанологии шельфовых морей России: Тез. докл. междунар. конф., Ростов-на-Дону, 13-15 июня 2002. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2002. С. 46-47.
13. Гудимов А.В. Биотестирование и экологические исследования поведения двустворчатых моллюсков, на примере мидий (*Mytilus edulis* L.) Восточного Мурмана // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах: Тез. докл. междунар. конф. Москва, 2002. С. 204.
14. Гудимов А.В. Элементарные поведенческие акты движения створок мидий (*Mytilus edulis*). ДАН, 2003, т. 391, № 3. С. 422-425.



■ - 8355