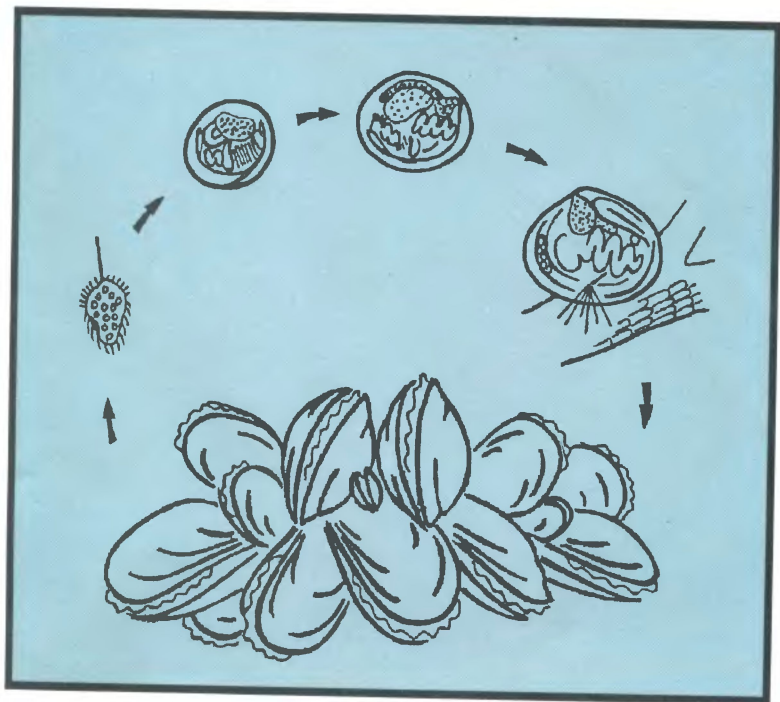


ИЗУЧЕНИЕ ОПЫТА ПРОМЫШЛЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ТРУДЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА

Издаются с 1925 г.

Выпуск 46

ИЗУЧЕНИЕ ОПЫТА ПРОМЫШЛЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ

Под редакцией канд. биол. наук *Ю. С. Миничева*
и канд. биол. наук *Н. В. Максимовича*



Издательство С.-Петербургского университета
2000

УДК 639.4:594.124(268.46)

ББК 28.082+47.4

ИЗ9

Рецензенты: канд. биол. наук *Е. Г. Краснодарский* (СПбГУ), канд. биол. наук *В. И. Сиренко* (ЗИН РАН)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
С.-Петербургского государственного университета*

ИЗ9 Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море: Сб. статей / Под ред. Ю. С. Миничева и Н. В. Максимовича. – СПб.: Издательство С.-Петербургского университета, 2000. С. 260.

ISBN 5-288-01930-4

В сборнике (вып. 45 вышел в 1996 г.) отражены итоги экологического мониторинга промышленных хозяйств подвешного выращивания мидий в Белом море. На основе многолетних наблюдений изучены: характерные черты динамики гидрологического и биологического режима в акваториях марикультуры, структура и эффекты коммуникации организмов сообществ обрастания и динамика искусственных поселений мидий, их синэкологические и симбиотические связи и особенности репродуктивной активности, а также эффекты воздействия хозяйств марикультуры на естественные экосистемы.

Сборник предназначен для специалистов-зоологов, гидробиологов, преподавателей и студентов вузов.

Тем. план 1998 г., № 131

ББК 28.082+47.4

Тем. план 1999 г., № 153

ISBN 5-288-01930-4

© Издательство
С.-Петербургского
университета, 2000

Памяти Ю. С. Миничева

21 июля 1997 г., когда сборник был уже сдан в редакцию, скоропостижно скончался один из его научных редакторов, ведущий научный сотрудник Биологического института Юрий Сергеевич Миничев – известный зоолог, чьи работы по нервной системе моллюсков получили признание отечественных и зарубежных ученых. К тематике работ, представленных в настоящем сборнике, он имел самое непосредственное отношение не только как автор статей, но и как инициатор и организатор всех исследований универсантов по марикультуре беломорских мидий. Нет сомнений, что без энергии Юрия Сергеевича многие статьи настоящего сборника не были бы написаны.

Хочется надеяться, что идеи Ю. С. Миничева по развитию марикультуры беломорских мидий получат достойное развитие в трудах его учеников и единомышленников.



Юрий Сергеевич Миничев
(фотография 1996 г.)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Промышленное выращивание мидий практикуется уже более 10 лет. Сегодня это уникальный по масштабам и обстоятельствам осуществления прецедент арктической марикультуры. Естественно, что опыт подвешного выращивания мидий в Белом море привлек внимание многих ученых. Вместе с сотрудниками Зоологического института РАН, разработки которых легли в основу создания биотехнологии этой марикультуры, в изучении условий эксплуатации ее локальных хозяйств, повышения их рентабельности и перспектив развития объединили усилия ученые Полярного института рыбного хозяйства и океанографии и Всесоюзного института рыбного хозяйства и океанографии. С 1985 г. широкомасштабные исследования в этом направлении предпринимает сотрудники Биологического института и биолого-почвенного факультета С.-Петербургского университета. Инициативные работы по усовершенствованию и развитию опыта культивирования мидий были поддержаны Беломорской базой Гослова и межведомственным проектом ГКНТ «Белое море». На этой основе сложился коллектив ученых разной ориентации и была создана устойчивая база долговременного мониторинга, в ходе которого в акваториях марикультуры исследовали: гидрологический режим, сапробность вод, динамику структурных и функциональных параметров искусственных поселений мидий, их симбиотические связи и репродуктивный цикл, динамику численности личинок мидий, их метаморфоз и механизмы формирования спата, закономерности организации сообществ перифитона и макрообращения, эффекты воздействия хозяйств марикультуры на естественные экосистемы и режим их реабилитации. Результаты этих исследований, выполненных в последние годы научными сотрудниками,

преподавателями и студентами С.-Петербургского университета и Зоологического института и легли в основу настоящего сборника.

Судя по результатам предыдущих исследований на экспериментальных и опытно-промышленных хозяйствах марикультуры *Mytilus edulis* L. в Белом море, которые представлены на страницах отечественной и зарубежной периодической печати и составили основу сборников, изданных Зоологическим институтом, возможно получение очень высоких урожаев в четырехлетнем цикле выращивания мидий (до 200 т с гектара акватории). Одновременно было установлено, что многолетние искусственные поселения мидий могут оказывать отрицательное воздействие на естественные биоценозы. Кроме того, для получения медицинских и профилактических препаратов не требуется столь длительного выращивания моллюсков. В этой связи на первое место в исследованиях выдвигается новая задача — разработать теоретические основы биотехнологии ускоренного и экологически чистого выращивания мидий в Белом море. Беломорские биологические станции имеют достаточный научный потенциал для решения этой задачи.

На сегодняшний день следует признать, что опыт промышленного выращивания мидий в Белом море (главным образом, в силу неподготовленности добывающих организаций к переработке урожая) в коммерческом отношении оказался неэффективным. Однако он послужил хорошей базой для организации научных исследований по проблеме арктической марикультуры. Особенно важно, что на его основе были реализованы и проводятся учебно-производственные программы подготовки студентов биолого-почвенного и географического факультетов С.-Петербургского университета. Мы надеемся, что материалы сборника не только подведут итог многолетних исследований опыта подвешеного выращивания мидий Белого моря, но и послужат делу его дальнейшего расширения и усиления консолидации научных сил вузовской и академической науки вокруг проблемы арктической марикультуры.

Представленные в сборнике исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 94-04-12218; 96-04-490012; 96-04-490005; 96-04-48394, 97-04-63031; 98-04-63005), программами «Биологическое разнообразие», ГНТП «Изучение океанов и морей, Арктики и Антарктики» (проект «Белое море») и «Университеты России — фундаментальные исследования» (грант 3290).

БИОТЕХНОЛОГИЯ МАРИКУЛЬТУРЫ *MYTILUS EDULIS* L. НА БЕЛОМ МОРЕ

Э. Е. КУЛАКОВСКИЙ, Ю. С. МИНИЧЕВ

Зоологический институт РАН; Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

В настоящее время темпы развития мировой аквакультуры, в том числе и марикультуры, резко возросли. Сейчас объем марикультуры составляет свыше 10% объема сырья морского происхождения. Ожидается, что к 2000 г. доля марикультуры составит 25% объема и 50% стоимости общей мировой продукции рыболовства. По прогнозам экспертов ФАО, в ближайшее время весь прирост продукции гидробионтов будет происходить главным образом в результате развития аквакультуры (Моисеев, 1995).

Несмотря на то что Россия в настоящее время занимает последнее место в мире по масштабам промышленной марикультуры, общемировые тенденции не могут не оказывать влияния на ее развитие у нас, а накопленный в стране опыт, имеющийся научно-технический потенциал и насущная потребность в сырье позволяют с известной долей оптимизма смотреть в будущее отечественной марикультуры. Посильную поддержку работам этого направления оказывает Комитет Российской Федерации по рыболовству, который определил развитие марикультуры в России как одну из основных стратегических задач на ближайшее время.

Белос море издревле имело большое значение в развитии нашей страны. Еще больше его роль возросла сейчас, так как оно остается, по сути, единственным внутренним морем России, причем достаточно чистым. Таким образом, проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого

моря становятся не только научными или практическими, но и общегосударственными. Работы по культивированию мидий в Белом море начаты относительно недавно, в 1975 г., по инициативе Зоологического института РАН. Основанием для постановки такого вопроса, который прежде в мировой практике для полярных морей даже и не поднимался, послужили результаты многолетних исследований биологии массовых представителей беломорской фауны, которые проводились на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Позже к этим работам подключился С.-Петербургский государственный университет и Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (г. Москва). Совместными усилиями сотрудников этих учреждений создана биотехнология промышленной мидиевой марикультуры на Белом море. Сейчас можно констатировать, как это ни парадоксально, что именно на Белом море, в беспрецедентных для мировой практики суровых условиях арктического моря, был создан весь комплекс промышленной марикультуры — от выращивания мидий до переработки сырья и сбыта готовой продукции.

С начала работ по культивированию мидий на Белом море прошло уже достаточно времени для подведения некоторых итогов, что позволит оценить настоящее положение дел в этой области и определить дальнейшее направление исследований для оптимизации марикультуры мидий. И главный итог пройденного этапа работ, подчеркнем еще раз, состоит не только в доказательстве принципиальной возможности культивирования мидий, но и в создании на Белом море функционирующей промышленной мидиевой марикультуры, т. е. новой отрасли рыбного хозяйства Русского севера (Житний и др., 1984; Кулаковский, 1987, 1994; Кулаковский, Миничев, 1992; Кулаковский и др., 1993).

Успех марикультуры мидий на Белом море был в значительной степени предопределен соблюдением основного принципа ведения любой аквакультуры — согласованной совместной работой ученых и производственников. При создании соответствующего обоснования культивирования мидий ярко проявился и другой важнейший принцип — приоритетное развитие фундаментальных исследований, включающих в себя всесторонние исследования биологии объекта культивирования. Поэтому далеко не случайно, что именно академический Зоологический институт с его богатейшими тради-

циями в области фундаментальной биологии и стал инициатором создания промышленной марикультуры мидий на Белом море.

Таким образом, биотехнология марикультуры — это комплекс научно обоснованных приемов, обеспечивающих максимальное раскрытие потенциальных возможностей объекта культивирования для получения максимальной товарной продукции без негативных последствий для окружающей среды. Следовательно, при создании соответствующей биотехнологии необходимы сведения по особенностям существования культивируемого объекта в данном водоеме.

Белое море является одним из своеобразнейших водоемов нашей планеты. Его особенности определяются прежде всего мозаичностью и разнообразием физико-географических условий. Бассейн Белого моря глубоко врезался в материк, что обуславливает континентальные черты климата: лето — относительно теплое, зима — продолжительная и суровая. Береговая линия имеет довольно сложный профиль. В Кандалакшском заливе, где, собственно, и зародилась мидиевая марикультура, береговая линия сильно изрезана; здесь много губ фиардного типа, множество островов, луд и корг.

Гидрологический режим Белого моря обусловлен географическим положением, отчлененностью от Баренцева моря относительно мелководным проливом (Горло) и большим объемом стока пресных вод (около $200 \text{ км}^3/\text{год}$). В бассейне и заливах моря температура воды летом на поверхности достигает 15°C , а на мелководьях и в кутовых участках заливов она бывает гораздо выше — до 26°C (Бабков, 1982). Благодаря волновому перемешиванию, довольно значительные положительные величины температур отмечаются в среднем до глубины 15 м, а ниже температура резко уменьшается.

Соленость поверхностных слоев воды в пределах открытой части Белого моря колеблется от 24 до 27‰ . В вершинах заливов, где обычно проявляется влияние впадающих рек, наблюдается значительное, до 20‰ , опреснение вод. Еще более сильное, но кратковременное опреснение вод имеет место весной, во время таяния льда и снега.

Для Белого моря характерно ежегодное образование ледового припая у берегов и плавающих льдов в открытой части. В губах Кандалакшского залива продолжительность ледового покрытия составляет в среднем около полугода (Кузнецов, 1960). Приливы в Бе-

лом море правильные, полусуточные. В бассейне моря и в заливах величина прилива обычно не превышает 2 м. Скорости приливно-отливных течений довольно велики, достигают 2–5 узлов.

Благодаря своим, прежде всего гидрологическим, особенностям Белое море представляет своеобразие и в том, что в нем совместно обитают принципиально различные фауны — бореальная (преимущественно на мелководье) и арктическая с бореально-арктической (на глубинах с постоянно отрицательными температурами воды) (Бабков, Голиков, 1984).

Мидия (*Mytilus edulis* L.) — один из самых массовых представителей двустворчатых моллюсков, распространенных практически по всему Белому морю. Распределение их в различных биотопах зависит от ряда факторов, среди которых определяющую роль играют температура воды, характер грунта, скорости течений, наличие соответствующей кормовой базы. Массовые поселения этих моллюсков — банки, приурочены к верхним горизонтам ложа моря (литораль, сублитораль), наиболее прогреваемым в летний период. Мидии образуют скопления главным образом на твердых грунтах, в узких проливах, в кутовых участках губ, в эстуарных районах с перемешиванием вод разной солености, т.е. в местах с интенсивным водообменом и пригодным для поселения субстратом. В этих же местах имеется и большее количество пригодного для мидий корма — фитопланктона, детрита. В конкретном биотопе характер распределения и размерно-возрастная структура естественных поселений мидий в значительной степени определяются комбинацией различных факторов среды и их влиянием на моллюсков на разных стадиях онтогенеза.

Мидии — раздельнополюе животные. Соотношение полов практически равное, с небольшим преобладанием самцов. Половозрелости моллюски достигают, когда длина створок раковины составляет 10–14 и 20–26 мм в поселениях на литорали и в сублиторали соответственно. Доля половозрелых особей в различных мидиевых поселениях колеблется от 10 до 95%, в среднем примерно 60% от плотности поселения. Вымет половых продуктов происходит обычно в июне, при температуре поверхностного слоя (0–3 м) воды 10 °С или несколько выше. Массовый нерест особей из данного биотопа длится несколько дней (до недели), в течение которых происходит порционный вымет гамет. Для мидий Белого моря характерен один нерест в году (Максимович, 1985).

Массовое появление личинок мидий в планктоне обычно приходится на середину июля. В конце июля начинается их оседание в нижнем горизонте литорали и в самой верхней сублиторали на естественные нитчатые субстраты, среди которых следует отметить водоросли *Styctiosyphon subarcticulatus*, *Polisiphonia nigrescens*, *Dictyosyphon* sp., а также гидроиды *Obelia* sp., *Dynomena* sp.

Основным биотическим фактором, существенным образом влияющим на популяцию мидий в Белом море, следует считать пресс хищников, среди которых на первом месте, безусловно, находится морская звезда *Asterias rubens* L.

Известны разнообразные паразиты и комменсалы мидий. Так, для съедобной мидии отмечается 28 видов паразитов и комменсалов, относящихся к 6 классам (Cheng, 1967). Мидии, обитающие на литорали и в верхней сублиторали Белого моря, почти на 50% инвазированы метацеркариями трематод. Экстенсивность заражения в разных местах сбора моллюсков варьирует от 8,8 до 100%, а интенсивность от 5 до 108 экземпляров (Кулачкова, Муравьева, 1982).

На открытых, мелководных, густо заселенных мидиевых банках, в тканях моллюсков поселяется зеленая водоросль *Nannochloris* sp. Скопления водорослей заметны на тканях как темно-зеленые пятна. Раковины таких моллюсков деформированы с переднего края, а пораженные части гонад недоразвиты. В присутствии этой водоросли у мидий происходит дегенерация гонад, морфологически выраженная в уменьшении числа ацинусов и в общем отставании их развития от развития гонад непораженных особей. Пораженность моллюсков этой водорослью на различных мидиевых банках составляет от 19 до 30% (Максимович, 1985).

Таким образом, применительно к возможности культивирования мидий в Белом море в комплексе абиотических и биотических условий можно выделить положительные и отрицательные моменты. Положительное влияние на популяции мидий оказывает значительный, по сравнению, например, с более северным Баренцевым морем, летний прогрев поверхностных слоев воды. Отметим, что количество солнечной энергии, приходящейся на единицу площади в Белом море, выше, чем в юго-восточной части Баренцева моря (Григорьев, 1946). Значительная изрезанность береговой линии, придающая многим участкам побережья (особенно Кандалакшского залива) шхерный характер, береговой сток, с которым привно-

сятся биогены, обеспечивающие относительно высокую продукцию фитопланктона — одного из основных компонентов питания мидий, создают такие условия, которые могут оказаться максимально благоприятными для поселений моллюсков по особенностям водообмена, наличию соответствующего естественного субстрата, защищенности от ветровых и ледовых влияний. Следствием существования более или менее постоянных, мозаично расположенных природных поселений мидий является высокая численность (практически каждый сезон, в соответствующее время) их личинок в планктоне. Отметим, что по сравнению с большинством других морей, в Белом море для мидий насчитывается меньше конкурентов за пищу, врагов и паразитов, что облегчает существование вида вблизи границы своего ареала.

Отрицательным фактором Белого моря для особенностей существования в нем мидий и возможности марикультуры оказывается суровая зима с многомесячным охлаждением вод, вплоть до отрицательной температуры. Вследствие этого у мидий наблюдается низкий метаболизм зимой и практически полное прекращение роста в течение почти полугода. В этот период на литорали образуется порой пласт припайного льда двухметровой толщины. Опираясь своим «морским» краем на валуны, лед может защищать обитателей литорали от прямого воздействия холодного воздуха, создавая своеобразный микроклимат, благоприятный для обитателей литорали. Тем не менее для большей части литоральных поселений мидий толстый припайный лед выступает, безусловно, отрицательным фактором, поскольку многомесячное вмораживание в лед и механическое разрушение ледовых масс весной могут вызвать (и вызывают) массовую гибель моллюсков. Поэтому, в частности, на скалистой литорали Белого моря нет массовых, в виде сплошного ковра, поселений мидий, столь характерных для нижнего горизонта литорали скалистых берегов Баренцева моря. Не менее сильное механическое воздействие, чем обрушивание пластов припайного льда, оказывают на мидий беломорской литорали и подвижки ледяных полей. Обычно это происходит весной, когда, оторвавшись под воздействием ветра и приливо-отливных течений от припайного льда, ледяные поля наваливаются на участки берега, уничтожая все живое.

Вследствие сурового ледового режима и обильного снежного покрова происходит ежегодное сильное весеннее распреснение поверх-

ностных слоев воды. Это явление в большей степени характерно для прибрежных вод шхерных районов (Бабков, 1988; Русанова, Хлебович, 1967). В это время года население литорали иногда до двух недель находится под губительным влиянием практически пресной воды. В таких условиях мидии герметизируют мантийную полость, смыкая створки раковин (изолирующий рефлекс), и прекращают фильтрацию. Однако этот пассивный способ защиты от опреснения не может действовать длительное время. Кроме того, в организме животных в результате асфиксии накапливаются кислые продукты метаболизма, что может привести к гибели моллюсков (Алякринская, 1972; Голиков, Смирнова, 1974; Meenaksi, 1957).

Таким образом, ледовый режим Белого моря определяет целый комплекс отрицательных воздействий на естественные (прежде всего, на литорали) поселения моллюсков. Сублиторальные поселения мидий также испытывают влияние суровых беломорских зим. Так, основная масса вод Белого моря сильно охлаждается зимой, и теплолюбивая бореальная фауна, к которой относится и мидия, может существовать лишь в сравнительно небольшом слое прогреваемых летом поверхностных вод. Поэтому нижняя граница массовых поселений мидий и не превышает обычно глубины 20–30 м.

Исходя из сказанного, очевидно, что естественные поселения мидий в Белом море оказываются зажатыми в узкий горизонт, который ограничивается в основном температурными условиями, действующими непосредственно или опосредованно: через влияние льда или пресной воды, образующейся в результате весеннего таяния снега и льда.

Обобщение данных о воздействии на естественные поселения мидий условий среды позволяет сделать вывод о том, что степень влияния совокупности положительных и отрицательных ее факторов бывает весьма различной в зависимости от времени года и занятого моллюсками горизонта. Так, сублиторальные популяции защищены от воздействия льда зимой и весеннего опреснения, однако летом для них менее ощутим прогрев поверхностных слоев воды. Кроме того, здесь в большей степени сказывается пресс морской звезды. Мидии, обитающие на литорали, летом находятся в благоприятных температурных условиях, однако периодически (во время отлива) подвергаются обсыханию, а зимой и особенно весной подвержены воздействию льдов и опресненной воды. Следует отметить, что мидии практически всех естественных поселений за-

ражены (в разной степени) теми или иными паразитами. Учитывая вышесказанное, для культивирования мидий в Белом море наиболее адекватен метод подвесной марикультуры, так как он позволяет моллюскам постоянно находиться в условиях, наиболее благоприятных для роста.

Таким образом, биотехнология культивирования мидий в Белом море, должна быть «приспособлена» к той конкретной акватории, где предполагается организация промышленных мидиевых хозяйств. В связи с этим необходимо решить следующие вопросы. Какая акватория пригодна для культивирования? Сколько мидий можно выращивать в данной акватории? Каким образом размещать в ней элементы хозяйства? Какова должна быть последовательность операций в процессе культивирования? Какие могут быть негативные последствия и как их вовремя устранить? Естественно, что ответы на эти и многие другие непростые вопросы могут быть получены только в результате разносторонних целенаправленных исследований с последующей апробацией научных данных в экспериментальных и опытно-промышленных масштабах культивирования.

Приведем лишь некоторые общие положения культивирования мидий в Белом море. Акватория, где предполагается организация мидиевых хозяйств, прежде всего должна характеризоваться благоприятным для роста моллюсков водообменом поверхностных вод, быть защищенной от подвижек ледовых полей в весенний период, а также от сильных осенних штормов. Глубина на отливе должна быть не менее 10 м. В Кандалакшском заливе благодаря естественной конфигурации береговой линии имеется достаточно защищенных акваторий, пригодных для организации промышленных хозяйств. Лед в этих акваториях в основном тает на месте, а от подвижек ледяных полей открытого моря их прикрывают острова. Высота волн даже во время сильных штормов не превышает здесь 0,5-0,6 м.

Водообмен как всей акватории, так и конкретного места данной акватории, где будет установлено хозяйство, необходимо учитывать как один из основных факторов при организации промышленной марикультуры; им обуславливается обеспечение моллюсков необходимым кормом и удаление продуктов метаболизма. В конечном счете, решение основного вопроса — каково должно быть оптимальное количество мидий, выращиваемых в данной акватории (нагрузка),

определяется особенностями ее водообмена. Очевидно, что для ответа на этот вопрос предварительно нужно провести весь комплекс продукционно-гидробиологических исследований в конкретной акватории и только на основе полученных результатов (совместно с другими, отмеченными выше, данными по обоснованию мидиевой марикультуры) осуществлять соответствующие конкретные хозяйственные мероприятия.

В Белом море (по крайней мере, в губе Чула Кандалакшского залива) для выращивания мидий следует ограничиться верхним трехметровым слоем воды, поскольку на большей глубине рост мидий угнетен (Кулаковский, Кунин, 1983). На определенном участке акватории, отвечающем всем необходимым требованиям для организации мидиевого хозяйства, в июне устанавливаются несущие конструкции (плоты, поплавки или другие возможные носители), постоянно находящиеся на поверхности воды. Искусственные субстраты монтируются на эти носители примерно за неделю до массового оседания личинок мидий, когда в планктоне акватории концентрация личинок на стадии педивелигера достигает 1–3 тыс. в 1 м³. Одной недели достаточно для формирования на выставленных субстратах сообщества микроорганизмов-обрастателей, благоприятствующих оседанию и развитию молоди мидий (Кулаковский, Лайус, 1988). Субстраты на всем хозяйстве выставляются как можно быстрее, чтобы обеспечить оседание на них молоди по возможности одной субгенерации, главным образом одной из ранних. Время выставления искусственных субстратов обычно приходится на середину июля. У осевшей на них молоди будет больше времени для интенсивного роста в этом же году по сравнению с особями более поздних субгенераций. Кроме того, на такие полностью заселенные субстраты молодь мидий следующих (более поздних) субгенераций не поселяется, что обеспечивает относительную одноразмерность мидий на субстратах данного хозяйства. Это обстоятельство важно учитывать, поскольку для мидий Белого моря характерен протяженный период вымета половых продуктов и нахождения личинок в планктоне. Такая особенность объясняется тем, что вымет половых продуктов у мидий, обитающих на литорали и в сублиторали, происходит в разные сроки, поскольку прогрев воды до той температуры, при которой происходит размножение, в этих биотопах наступает в разное время. Соответственно растянуты и сроки оседания молоди на субстраты. Так, по многолетним данным, начало осе-

дания личинок мидий на субстраты в акватории губы Чупа отмечается в июле, при температуре поверхностного слоя воды 13,5 °С. Однако массовое оседание происходит в конце июля-начале августа, когда вода прогрета до соответствующей нересту температуры на глубине поселений сублиторальных моллюсков. В зависимости от гидрологической характеристики конкретного года (теплый или холодный) эти сроки могут сдвигаться. Важно подчеркнуть, что, несмотря на отклонения в сроках появления личинок мидий в планктоне и оседания их на субстраты, практически каждый сезон имеется достаточное количество молодежи для полного заселения искусственных субстратов всего промышленного хозяйства. Осевшая на искусственные субстраты молодежь моллюсков в летне-осенний сезон постоянно находится в прогретом, хорошо аэрируемом, богатом пищей слое воды, что обеспечивает ей гораздо более благоприятные условия жизнедеятельности по сравнению с особями любых естественных поселений.

По мере роста мидий происходит уменьшение плотности их поселения при увеличении биомассы оставшихся на субстратах особей. 95% годового линейного прироста моллюсков приходится на период с начала мая по конец октября. Через год после оседания мидий на искусственные субстраты отмечается от 87 до 92% их элиминации (Кулаковский, 1987).

Значительный вклад в элиминацию моллюсков вносит их выедание морской звездой *Asterias rubens* L. Взрослая морская звезда не может попасть на субстраты, поскольку последние никогда не касаются грунта. Однако личинки этих животных, ведущие, так же как и мидии, пелагический образ жизни, начинают оседать на те же самые искусственные субстраты, куда уже осела молодежь мидий. Если не принимать меры по удалению морских звезд с субстратов, то все усилия по мариккультуре мидий будут сведены на нет. Биотехнология культивирования мидий на Белом море предусматривает эффективную борьбу с морской звездой, основанную на различиях в отношении этих двух видов животных к солёности внешней среды и своеобразии условий прибрежных районов Белого моря (периодические сильные распреснения поверхностных вод акватории мидиевых хозяйств). Первоначально, при небольших масштабах опытно-промышленного культивирования, биотехнология включала перемещение субстратов с мидиями по вертикали два раза в году (Кулаковский, Кунин, 1983). Это осуществлялось следу-

ющим образом. На зимний период субстраты заглублялись на 2 м от поверхности для предотвращения их вмержания в лед, ведущего к гибели моллюсков на этих субстратах. Весной, в период распреснения поверхностных слоев воды, субстраты переводились в исходное положение, т. е. к самому верхнему урезу воды. Оказавшись в слое сильно распресненной (2–5‰) воды, морские звезды уже через два часа откреплялись от субстратов. Для более эвригаллиных мидий существование в распресненной воде даже в течение 2–3 сут вполне безопасно (следствие изолирующего рефлекса), и они благополучно переживают это время. Такая операция по перемещению субстратов осуществлялась при небольших, экспериментальных масштабах культивирования. Опыт нашей работы свидетельствует, что при промышленных масштабах культивирования необходимо искать и использовать при разработке биотехнологии разумные компромиссы для повышения экономической эффективности хозяйств. Так, в промышленных масштабах мидиевой марикультуры практически невозможно (по крайней мере, в настоящее время) осуществлять перемещения субстратов по вертикали. Поэтому при организации хозяйства целесообразно изначально заглублять субстраты на 1–1,5 м от поверхности воды и оставлять их в таком положении на протяжении всего цикла культивирования. В этом случае, как и в первоначальном варианте, предусматривается защита культивируемых мидий от вмержания зимой в лед. В то же время, поскольку большинство акваторий, пригодных для размещения хозяйств, локализовано в прибрежных, эстуарных районах моря, то как зимой, так и в осенний период (во время сильных ветров) наблюдается значительное кратковременное, но в то же время способствующее полному удалению морских звезд с субстратов распреснение воды. И хотя самый поверхностный, наиболее благоприятный для роста мидий слой воды будет в этом случае «потерян», такая биотехнология на данном этапе развития марикультуры будет наиболее экономически эффективна. В некоторых акваториях, в соответствии с особенностями гидрологического режима, целесообразно использовать искусственные субстраты иной, чем 3 м, длины. Конкретно эта длина определяется для каждого места путем постановки экспериментальных субстратов разной длины. Тот субстрат, на котором плотность и темпы роста осевших мидий сходны по всей его длине, и считается наиболее пригодным для использования в данной акватории.

Одно из главных положений биологического обоснования, что должно отражаться и в биотехнологии мидиевой марикультуры, состоит в оценке ее влияния на окружающую среду, их взаимовлияния. Для Белого моря это положение имеет первостепенное значение, поскольку арктические экосистемы наиболее чувствительны к различного рода нагрузкам. Здесь, как ни в каком другом водоеме, особенно важен реальный подход к возможностям марикультуры, в основу которого должен быть положен принцип обеспечения безопасности для функционирования исторически сложившихся естественных экосистем при любого рода антропогенных воздействиях.

Наиболее рациональным способом ведения марикультуры в Белом море является организация относительно небольших хозяйств, достаточно удаленных друг от друга. В этом случае имеется больше возможностей так разместить элементы хозяйства, чтобы они в процессе его эксплуатации не нарушали исходный водообмен данной акватории, а культивируемые моллюски не испытывали недостатка в пище и не оказывали бы негативного влияния на жизнедеятельность других представителей биоты данной акватории. Более того, небольшие мидиевые хозяйства при правильной их эксплуатации оказывают положительное стимулирующее воздействие на всю биоту (бентос, зоо-, фито- и бактериопланктон) акватории расположения данных хозяйств (Голиков, Скарлато, 1979; Галкина, Кулаковский, 1993).

Большое значение для определения стратегии мидиевой марикультуры имеют пути использования продукции мидиевых хозяйств. Первым коммерческим продуктом из беломорских мидий, выращенных в условиях марикультуры, были пищевые консервы. Сырьем для пищевых продуктов являются моллюски размером (створки раковин) 50 мм, что требует в условиях Белого моря трех-четырёх лет выращивания. Однако можно существенно сократить сроки выращивания (что очень важно для Севера, имея в виду и экономическую эффективность и экологическую безопасность хозяйств), если использовать товарную продукцию в медикобиологических целях (Кулаковский и др., 1993). В этом случае цикл культивирования мидий сокращается до двух лет, поскольку производство высокоэффективного лечебно-профилактического препарата основано на использовании моллюсков практически любого размера.

Таким образом, рассматривая перспективы промышленной марикультуры мидий на Белом море, следует иметь в виду различ-

ные направления использования товарной продукции и создавать специализированные хозяйства. Тем самым соответственно упрощается биотехнология культивирования и открываются возможности распространения мидиевой марикультуры в различных заливах Белого моря.

Очевидно, и это необходимо подчеркнуть, что не может быть какой-то универсальной, единой биотехнологии для всех районов Белого моря столь различных по своим природным особенностям. Мы считаем, и практика работ это подтверждает, что при сохранении основных принципиальных положений биотехнологии (выбор места организации хозяйств, характер размещения элементов хозяйства по акватории в зависимости от водообмена, время постановки искусственных субстратов, время сбора урожая и др.) для каждой конкретной акватории могут и должны быть разработаны те или иные модификации, способствующие оптимизации ведения марикультуры мидий в целом.

В заключение следует особо отметить, что перспективы развития марикультуры мидий в Белом море зависят не только от совместных усилий ученых и производителей, но также и от соответствующего отношения к этим работам представителей властей различного уровня.

ЛИТЕРАТУРА

- Алякринская И. О.* Биохимические адаптации водных моллюсков к обитанию в воздушной среде // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 11. С. 1630–1635.
- Бабков А. И.* Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. 1982. Т. 27(35). С. 3–16.
- Бабков А. И.* Краткая гидрологическая характеристика района Сонострова Белого моря // Там же. 1988. Т. 39(47). С. 4–8.
- Бабков А. И., Голиков А. Н.* Гидробиокомплексы Белого моря. Л., 1984. 102 с.
- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е.* Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. СПб., Т. 25. 1993. С. 101–110.
- Голиков А. И., Смирнова Н. Ф.* Устойчивость некоторых видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков губы Чупа (Белое море) к экстремальным воздействиям в связи с проблемой эволюции резистентности // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 307–319.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А.* Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Бьология моря. 1979. № 4. С. 68–73.
- Григорьев А. Л.* Субарктика. Характеристики основных типов физико-географической среды. М.; Л., 1946. 170 с.

Житний Б. Г., Кулаковский Э. Е., Несветов В. А. Проблемы промышленной марикультуры мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во. 1984. № 8. С. 37-39.
Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.

Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий на Белом море // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64-76.

Кулаковский Э. Е. Биологические основы марикультуры мидий на Белом море: Автореф докт. дис. СПб., 1994.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.

Кулаковский Э. Е., Байков Ю. А., Бичурина М. А. и др. Использование продукции мидиевых хозяйств Белого моря // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1993. Т. 253. С. 135-140.

Кулаковский Э. Е., Миничев Ю. С. Перспективы становления и развития промышленной марикультуры мидий на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. Петрозаводск, 1992. С. 32-35.

Кулачкова В. Г., Муравьева Т. В. Паразиты мидия (*Mytilus edulis*) — перспективного объекта марикультуры в Белом море // Повышение продуктивности и рац. использования биол. ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 48-49.

Лафус Ю. А., Кулаковский Э. Е. Сообщество перифитонных микроорганизмов в условиях марикультуры мидий на Белом море: основные этапы его формирования // Исслед. фауны морей. 1988. Т. 39 (47). С. 74-82.

Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* в губе Чупа // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 22-35.

Моисеев П. А. Аквакультура и ее роль в развитии рыбного хозяйства // Международн. симпоз. по марикультуре. М., 1995. С. 5-8.

Русанова М. Н., Хлебович В. В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965-1966 годов // Океанология. 1967. Т. 7. № 1. С. 164-167.

Cheng T. C. Marine molluscs as hosts for symbioses with a review of known parasites of commercially important species // Advances in Mar. Biol. 1967. Vol. 5. P. 1-424.

Meenaksi V. P. Anaerobiosis in the South Indian apple-snail *Pila virens* (Lamarck) during aestivation // J. Zool. Soc. India. 1957. Vol. 9. № 1. P. 62-71.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ АКВАТОРИЙ ПРОМЫШЛЕННЫХ МИДИЕВЫХ ХОЗЯЙСТВ НА БЕЛОМ МОРЕ

А. И. БАБКОВ*, И. Л. БАШМАЧНИКОВ**, В. Н. ГАЛКИНА*,
Э. Е. КУЛАКОВСКИЙ*, Ю. И. ЛЯХИН***, В. Р. ФУКС**

*Зоологический институт РАН, **Географический факультет
СПбГУ, ***Российский государственный гидрометеорологический
институт

На основании многолетних исследований, осуществленных Зоологическим институтом РАН, на Белом море была создана и в настоящее время функционирует промышленная марикультура ценного моллюска — мидии *Mytilus edulis* L. (Кулаковский, 1987). Несмотря на определенные трудности, свойственные периоду становления любой новой отрасли хозяйства, а тем более на Севере (в таких условиях, подчеркнем, нигде в мире мидиевой марикультуры пока нет), мы считаем, что эти работы перспективны, и надеемся на их дальнейшее развитие (Кулаковский и др., 1993, 1995).

Интенсификация работ по промышленной марикультуре требует тщательного исследования взаимоотношений массовых, искусственно создаваемых поселений объекта культивирования и окружающей среды. Это вытекает из основного условия организации любой марикультуры — ее экологической безопасности. Данное положение еще в большей степени, чем для других морей, актуально для Белого моря.

Создание промышленных мидиевых хозяйств прямо или косвенно влияет на биоту данной акватории и смежных районов моря.

© А. И. Бабков, И. Л. Башмачников, В. Н. Галкина, Э. Е. Кулаковский, Ю. И. Ляхин, В. Р. Фукс, 2000

Степень и характер этого влияния обуславливают, в конечном счете, масштабность, эффективность и даже целесообразность осуществления работ по марикультуре.

Таким образом, основное требование к введению марикультуры заключается, с одной стороны, в получении максимальной товарной продукции объекта культивирования, а с другой — в максимальном сохранении биологического равновесия в данной экосистеме. Поэтому при выполнении работ по обоснованию марикультуры обязательно нужно учитывать это требование как основу реального подхода к возможности любой марикультуры.

Размещение на выбранной акватории промышленных мидиевых хозяйств в Белом море определяется прежде всего необходимостью создания условий для оптимального развития моллюсков и обеспечения защиты конструкций хозяйств от разрушительного волнового и ледового воздействия. Одно из основных условий оптимального роста мидий состоит в достаточно хорошем водообмене в акватории, где размещаются хозяйства. На предыдущих этапах работ по культивированию мидий было установлено, что темп роста моллюсков всегда выше в тех акваториях, где при прочих равных условиях лучше показатели водообмена (Бабков, Кулаковский, 1988; Бабков и др., 1993). Причем, и это очень существенно, показатели водообмена важны не только при первоначальном выборе мест для размещения мидиевых хозяйств, но и в процессе их функционирования, поскольку служат достаточно хорошим индикатором развития поселения культивируемых моллюсков.

В Белом море наилучшие места размещения мидиевых хозяйств приурочены к закрытым и полузакрытым участкам (проливам, бухтам и эстуариям с четко выраженным перемешиванием вод разного генезиса). Примером акватории, благоприятной для мидиевой марикультуры, служит Оборина Салма, расположенная в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива. Данное место было выбрано на основании результатов предварительных рекогносцировочных исследований, выполненных сотрудниками Зоологического института РАН в 1980–1990 гг. и включавших в себя ледовые авиаразведки, постановки автономных самописцев течений БПВ-2 и измерения основных океанологических параметров. В этом месте в 1988 г. силами сотрудников Беломорской базы Гослова (г. Беломорск, Карелия) было поставлено промышленное мидиевое хозяйство площадью 2,2 га, которое функционировало три года. Оценка

развития культивируемых здесь мидий свидетельствует о преимуществе данной акватории перед уже используемыми по основным показателям развития моллюсков -- темпу роста и биомассе. Именно эти показатели и являются основными при культивировании. Так, в Обориной Салме мидии достигли товарного размера (длина створок раковины 50 мм) и были собраны после трех лет выращивания, вместо четырех лет культивирования в других местах. Высказывалось предположение, что благоприятные условия для роста мидий в данной акватории в значительной степени обусловлены ее гидрологическими особенностями (Кулаковский и др., 1993).

Цель настоящей работы состояла в более подробном исследовании гидрологического режима акватории Обориной Салмы. Это место расположено в восточной части Керетского архипелага, между островами Кереть, Большой Андронин, Сидоров и Кишкин. Акватория Обориной Салмы сообщается с губой Чупа широким проливом в северной своей части; с Кандалакшским заливом узким, ориентированным по широте проливом в восточной части; с Большой Салмой южным проливом, обсыхающим при малой воде. Пролит между островами Большой Андронин и Кереть шириной около 25 м, очень мелководный, обсыхающий в отлив, не оказывает существенного влияния на водообмен. Вся акватория защищена от ветров практически всех направлений, поскольку окружена островами с высотными отметками, превышающими 50 м. Благодаря такому месторасположению данной акватории ветровые и волновые факторы, а также подвижки льдов весной не представляют здесь серьезной угрозы мидиевому хозяйству.

Если ограничить это пространство соответствующими разрезами (рис. 1), то площадь исследуемой акватории составит $1\,140\,600\text{ м}^2$, объем $10\,000\,000\text{ м}^3$, а средняя глубина 9 м. В центре расположена котловина, ограниченная изобатой 10 м, с максимальной глубиной 27 м. При полной воде глубина на пороге южного пролива -- менее 2 м; северного пролива -- около 5 м; восточного -- 10 м.

Комплекс океанологических исследований в летний сезон 1993--1994 гг. включал измерения температуры воды в разных горизонтах; наблюдения за течениями в горизонтах 0, 5, 10 и 15 м; постановку автономных буйковых станций; наблюдения над уровнем моря и определение основных гидрохимических параметров (соленость, биогенные элементы, растворенный кислород). Динамика вод в Обориной Салме определяется главным образом прилив-

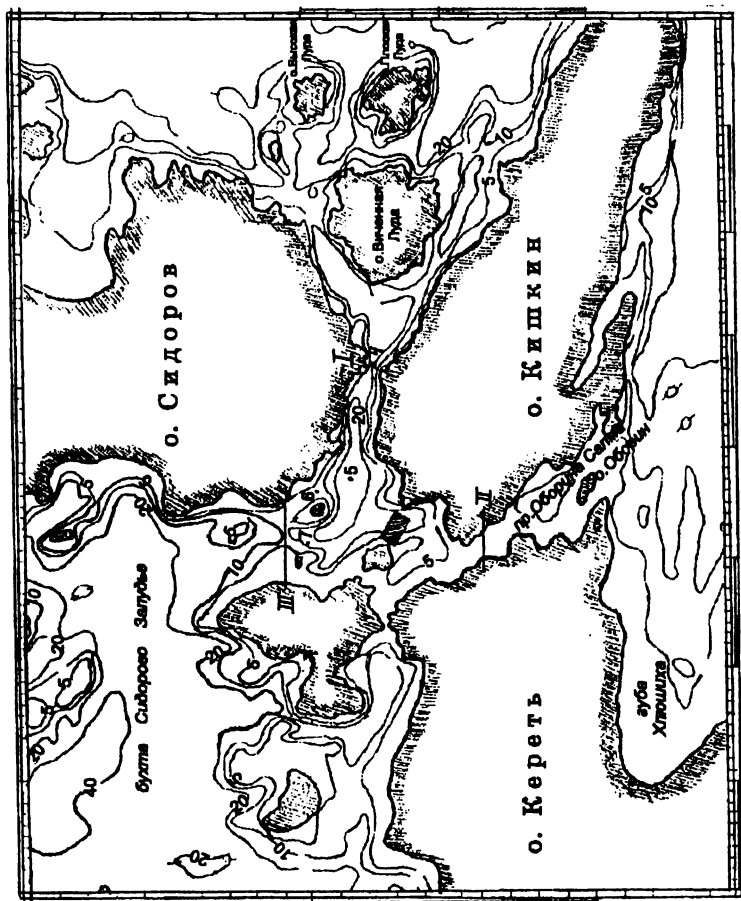


Рис. 1. Акватория Обориной Салмы.

Арабскими цифрами обозначены станции проведения суточных и полусуточных наблюдений; римскими — разрезы. Месторасположение мидиевого хозяйства в данной акватории отмечено прямоугольником.

ными явлениями. Для исследования характера горизонтальной изменчивости скоростей приливных течений была построена двумерная приливная модель. Использование криволинейных координат позволило достаточно полно учесть морфометрические особенности данной акватории (Вольцингер и др., 1989). В качестве граничных условий модели задавались расходы воды в основных проливах.

В фазу прилива, согласно результатам расчета, приливная волна входит как через северный, так и через восточный проливы (рис. 2, а). В это время господствуют течения южных и западных румбов. В месте расположения мидиевого хозяйства проявляется течение южного направления со скоростью 5–7 см/с.

В фазе отлива, когда господствуют течения северных и восточных румбов, существенную роль в водообмене играет и южный пролив (рис. 2, б). В зоне мидиевого хозяйства преобладает северное приливное течение.

Результаты расчетов по модели достаточно хорошо согласуются с натурными наблюдениями. На основании полученных для Обориной Салмы гармонических постоянных уровня (при использовании специально поставленных в 1993 г. мареографа и футштока) установлено, что здесь выражены полусуточные колебания уровня с незначительным вкладом мелководных волн. Величины прилива составляют приблизительно 2 м в сизигию и 1,2 м в квадратуру.

Приливные течения, в отличие от приливных колебаний уровня, имеют более сложную динамику. Их скорость достигает 50 см/с в проливах и узостях, однако в центре акватории не превышает 8–16 см/с. Сравнение результатов наблюдений скорости приливного течения и колебаний уровня с данными гидрологического моделирования свидетельствует о преимущественно стоячем характере полусуточной и суточной волн. Имеющиеся данные позволяют дать лишь ориентировочные оценки средних амплитуд скорости течений в этих волнах в центре Обориной Салмы, в северном и восточном проливах. Для суточной волны они не превышают 4 см/с, для полусуточной составляют 5–10, в проливах и на станции 5–2–5 см/с. Расходы воды через проливы имеют выраженный приливный ход. В восточном проливе величина среднего расхода составляет $100 \text{ м}^3/\text{с}$, в северном несколько превышает $200 \text{ м}^3/\text{с}$.

Несмотря на выраженную полусуточную составляющую наиболее существенную роль в динамике вод акватории играют мелко-

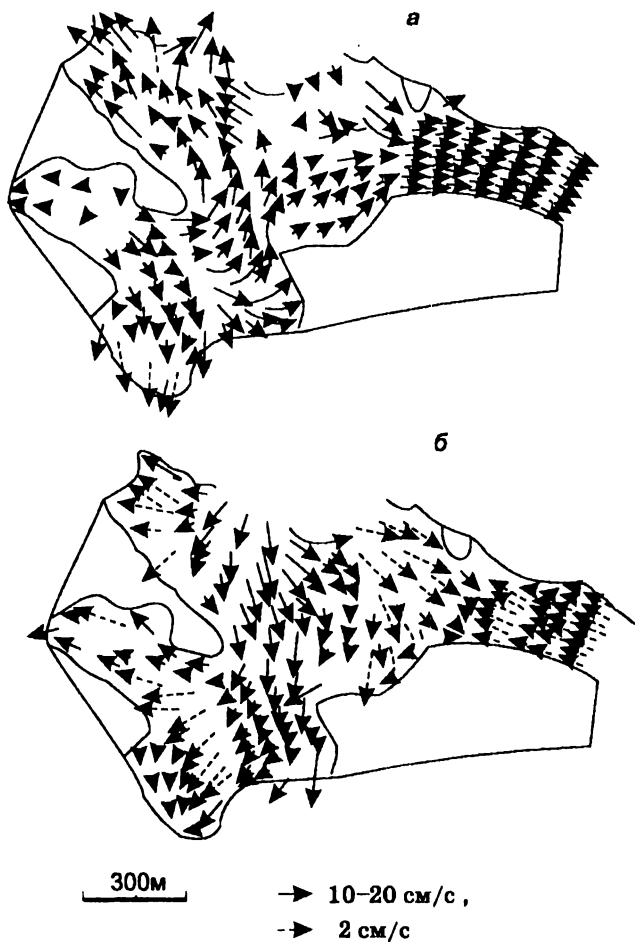


Рис. 2. Результаты гидродинамического моделирования приливных течений в Обориной Салме.

a — фаза прилива, *б* — фаза отлива. Стрелками показаны направления и скорости течений (приведены в тексте).

водные волны — обертоны полусуточной приливной волны (их суммарные амплитуды обычно превышают 10 см/с). Они, как правило, имеют форму кноидальных волн (с периодом 4 и 6 ч) или волновых пакетов — группы волн с периодом 1 и 3 ч. Амплитуды оберто

нов зависят от астрономических условий и от фазы прилива. Так, максимальные значения амплитуд наблюдались в сизигию во время прилива (станция 5; 10.08.94). Во время отлива амплитуды обортов были меньше (станция 5; 19.07.94). Наблюдавшийся минимум амплитуд на станции 5 (28.07.94) можно объяснить как квадратурой, так и концом отлива во время измерений. Предположительно, четырех-шестичасовые гармоники генерируются баротропной полусуточной приливной волной при входе в губу Чупа и проникают в Оборину Салму через северный пролив. Происхождение гармоник с периодом меньшим трех часов объяснить довольно трудно, однако соответствие временного хода амплитуд полусуточной волны и средних амплитуд волн с коротким периодом 1–3 ч позволяет предположить, что они тоже приливного происхождения. На станции 5 19.07.94 и 28.07.94 наблюдались незначительные остаточные течения восточного направления, а 10.08.94 — южного направления. Можно полагать, что непериодические течения в Обориной Салме связаны как с остаточной приливной циркуляцией, так и с анемобарическими условиями.

Анализ данных по температуре и солености свидетельствует о вертикальной устойчивости водных масс в данной акватории в течение всего периода наблюдений. По горизонтали температура поверхностного слоя воды обычно увеличивается с востока на запад, достигая летом значений 14–15 °С. Соленость воды, наоборот, увеличивается с запада на восток с 22,7 до 23,8‰. Такая особенность распределения связана с влиянием теплых распресненных вод из кутовой части губы Чупа, с одной стороны, и более холодных соленых вод Кандалакшского залива — с другой. Во время отлива в поверхностные слои акватории поступают теплые опресненные воды, что и определяет здесь значительные градиенты температуры и солености. Во время прилива, наоборот, наибольшие градиенты температуры и солености наблюдаются вблизи дна (в верхнем 15-метровом слое воды соленость меняется незначительно).

Таким образом, короткопериодная изменчивость термохалинного режима акватории тоже во многом определяется приливными течениями. В колебаниях изотерм и изопикн четко прослеживаются выделенные ранее из рядов наблюдений за скоростью течения гармоники с периодом 6 и 1–3 ч, причем максимум амплитуд приурочен к той глубине, где отмечен максимум частоты Вяйсаля-Брендта. Это свидетельствует о значительном, если не решающем,

вкладе внутренних волн (амплитуда вертикальных смещений достигает 5–7 м) в динамику течений Обориной Салмы и ее водообмен со смежными акваториями.

Следует отметить, что значения основных гидрологических характеристик в Обориной Салме мало отличаются от таковых в районе мыса Картеш, где уже в течение нескольких десятков лет осуществляются ежедекадные комплексные наблюдения. Это подтверждается результатами неоднократных синхронных измерений в данных местах температуры и солености вод. Таким образом, для суждения о характере годового хода и вертикальном распределении показателей температуры и солености в Обориной Салме можно экстраполировать данные многолетних измерений этих величин в районе мыса Картеш (табл. 1).

Таблица 1. Среднемесячные значения температуры и солености воды в горизонтах 0 и 10 м в устьевой части губы Чупа (по: Бабков, 1982)

Месяц	Температура, °С		Соленость, ‰	
	0 м	10 м	0 м	10 м
I	-0,9	-0,9	22,4	27,2
II	-0,8	-1,0	18,2	27,3
III	-0,8	-1,0	18,4	27,4
IV	-0,2	-0,9	14,6	27,2
V	3,1	0,3	16,8	26,6
VI	9,1	4,0	22,3	25,6
VII	13,2	8,8	23,4	25,2
VIII	13,8	11,2	24,2	25,4
IX	9,5	8,6	25,1	26,0
X	4,8	4,8	25,7	26,3
XI	1,8	2,1	26,2	26,7
XII	-0,3	-0,1	25,3	27,0

При исследовании гидрохимического режима, которое выполнено параллельно с гидрологическими наблюдениями, установлено, что содержание кислорода в водах Обориной Салмы колебалось от 5,6 до 6,7 мл/л. В период настоящих наблюдений расход кислорода на деструкцию органического вещества преобладал над его образованием в результате фотосинтеза. В разные фазы прилива отличия в вертикальном распределении кислорода незначительны. Это связано главным образом с приливным перемешиванием, обеспечива-

ющим достаточную аэрацию придонных вод. В летний период концентрация всех биогенных элементов в акватории Обориной Салмы, как и в открытых районах Белого моря, понижена. Содержание фосфатов в пределах 1–5, нитратов 6–8, кремния менее 300 мкг/л. Концентрации фосфора и кремния в поверхностном слое данной акватории в юго-западной части несколько больше, чем в северо-восточной. Концентрация нитратов здесь больше, чем в смежных акваториях. Следует отметить, что концентрации фосфатов, нитратов и кремния возрастают с глубиной. Максимальные градиенты концентраций отмечаются в слое 5–10 м и более резко выражены на периферии данной акватории.

Результаты гидрохимических исследований позволяют заключить, что концентрация биогенов в анализируемой акватории, в целом, не лимитирует развитие фитопланктона и не свидетельствует о застойных явлениях (Ляхин, Кулаковский, 1993).

В акватории губы Чупа суточное биохимическое потребление кислорода (БПК) изменяется от 0,02 до 0,43 мл O_2 /л, что соответствует типичным значениям БПК для вод Белого моря (Сапожников, 1991). В участках акваторий, занятых мидиевыми хозяйствами, максимальные величины этого показателя обнаружены в непосредственной близости от массовых мидиевых поселений (Галкина, Кулаковский, 1993).

Сравнивая поселения культивируемых мидий в Обориной Салме и у мыса Картеш, отметим, что первое хозяйство характеризуется более высоким темпом роста моллюсков (табл. 2). Так, средняя длина мидий возраста 2+ в конце августа 1990 г. в Обориной Салме составляла примерно 37 мм. Особи основной генерации в хозяйстве у мыса Картеш достигли такого размера лишь к осени четвертого года культивирования. Следует подчеркнуть, что мидий на искусственных субстратах в Обориной Салме в несколько раз меньше, чем у мыса Картеш. Так, на второй год существования каждого из хозяйств особей основной генерации в Обориной Салме меньше в четыре раза, а годовиков в 10 раз. Это обусловлено, по-видимому, тем, что в 1988 г. вследствие определенных условий и на фоне естественных ежегодных флуктуаций личиночного пула мидий в планктоне в акватории Обориной Салмы на выставленные субстраты осело меньшее количество молоди, чем в хозяйстве у мыса Картеш в 1983 г. Скорее всего, именно относительно низкая стартовая плотность моллюсков на субстратах и обусловила в

дальнейшем их высокую скорость роста и столь значительные отличия их развития от развития поселения моллюсков в аналогичном хозяйстве возле мыса Картеш.

Таблица 2. Характеристики мидий в разных местах их культивирования

Место, время	Возраст, лет	<i>L</i> , мм	<i>N</i> , экз./м ²	%	<i>B</i> , г/м ²	%	
Оборина Салма: август 1990	1+	9,5±1,03	81±20	7,9	10±3	0,2	
	2+	37,0±1,39	890±94	86,4	3710±334	87,1	
	3+	47,0±1,35	58±7	5,7	540±69	12,7	
	сентябрь 1991	0+	0,6±0,05	242±138	24,9	—	—
		1+	2,3±0,45	146±98	15,1	9±1	0,2
		2+	7,5±1,24	67±48	6,9	—	—
	3+	43,6±1,44	440±38	45,4	3416±234	78,5	
Хозяйство у мыса Картеш:	ноябрь 1985	0+	2,2±0,08	95±19	2,0	—	—
		1+	6,6±0,13	815±87	18,0	300±114	8,0
		2+	17,4±0,06	3490±227	79,0	3320±486	90,0
		3+	40,4±0,09	45±12	1,0	300±114	8,0
	октябрь 1986	0+	1,6±0,06	95±37	3,0	—	—
		1+	3,6±0,37	85±24	3,0	0,7±0,2	—
		2+	12,9±0,57	115±33	4,0	50±16	0,5
		3+	29,0±0,11	2610±176	88,0	9470±962	93,5
		4+	46,0±0,99	60±9	2,0	595±105	6,0

Примечание. *L* — средняя длина мидий; *N* — плотность; *B* — биомасса. Прочерки означают крайне незначительные величины, которые не приводятся.

Отметим, что мидиевое хозяйство в Обороиной Салме, с учетом опыта организации предыдущих, было поставлено таким образом, что не представляло существенной механической помехи перемещениям вод в акватории. Вследствие этого мидии на искусственных субстратах не испытывали недостатка в корме, а кормовой ресурс акватории не был заметно подорван функционирующим хозяйством. Относительно продуктов жизнедеятельности культивируемых мидий можно указать, что скопления фекальных масс под установками не отмечалось. Не наблюдалось также погибших, осыпавшихся с искусственных субстратов моллюсков на грунте под хозяйством, поскольку средние глубины и характер грунта данной акватории позволяли осыпавшимся с субстратов особям выживать

в новом биотопе. За все время функционирования хозяйства заморных явлений в донных биоценозах не наблюдалось.

Большое значение для оценки экологической безопасности ма-рикультуры имеет анализ влияния растворенных органических веществ (РОВ) метаболитов культивируемых мидий на данную экосистему (Кулаковский, 1990). РОВ могут оказывать, по меньшей мере, двоякое воздействие.

Во-первых, они служат субстратом для микроорганизмов, в результате развития которых образуется дополнительный источник пищи для моллюсков. Так, в акваториях мидиевых хозяйств наибольшее количество бактериальных клеток и соответственно более высокие значения их суммарной биомассы отмечаются вблизи искусственных субстратов с моллюсками. Там же отмечены и максимальные величины БПК (Галкина, Кулаковский, 1993). Такая тенденция проявлялась во все сезоны года. Незначительное количество клеток бактерий имеется уже в марте, когда акватория губы Чупа полностью покрыта льдом толщиной около 1 м. Однако и в это время в слое воды, занимаемом субстратами, бактериальных клеток в 2,5-3 раза больше, чем в поверхностном и придонном слоях, где субстратов с мидиями не было. В дальнейшем такое «расслоение» вод по содержанию бактерий становится еще заметнее, что обусловлено поступлением в воду продуктов жизнедеятельности моллюсков. На контрольной точке (вдали от мидиевых хозяйств) наибольшее количество клеток бактерий в апреле находится в поверхностном слое, а на глубине 3 и 10 м их в 2,5-3 раза меньше. В поверхностном слое воды акватории мидиевых хозяйств бактерий также больше, чем в таком же слое на контрольной точке. Особо следует отметить, что значительное количество бактериальной биомассы образуется тогда, когда практически закончена (или еще не начиналась) вегетация фитопланктона. В это время органическое вещество бактериальных клеток становится существенным источником пищи для мидий, который используется или непосредственно или опосредованно, через промежуточные звенья (Сорокин, 1982).

Во-вторых, благодаря РОВ в акватории промышленных мидиевых хозяйств образуется специфическая биохимическая среда. В состав РОВ метаболитов мидий входят многие биологически активные вещества, оказывающие специфическое регуляторное влияние на отдельных гидробионтов и на биоту данной экосистемы в целом.

Ранее нами показано негативное влияние функционирующих на

Белом море мидиевых хозяйств на процесс оседания и рост моллюсков последующих генераций (Кулаковский, Шамарин, 1989). Один из важных выводов этих работ состоит в том, что вновь организуемое хозяйство необходимо размещать в таком месте, которое не будет подвержено влиянию вод, проходящих через ранее поставленное в данной же акватории мидиевое хозяйство. В противном случае на субстратах нового хозяйства мидий практически не будет, что, собственно, и произошло в свое время в акватории Обориной Салмы. Это чрезвычайно важная сторона воздействия мидиевой марикультуры на экосистему, во многом определяющая перспективы развития самой марикультуры, что базируется на принципах общеорганизменной регуляторной химической коммуникации (Кулаковский, 1988).

Из вышесказанного вытекает исключительная важность изучения гидрологического режима при осуществлении работ по культивированию мидий. С током воды поступает необходимая для моллюсков пища, с током воды уносятся и продукты их жизнедеятельности. На основании полученных в настоящем исследовании данных можно представить общую картину водообмена акватории Обориной Салмы. Площадь поперечного сечения основных проливов акватории составляет 3700 м^2 . За полусуточный период через каждый квадратный метр этого сечения проходит 1500 м^3 воды. Последний показатель близок данным, полученным в акватории, где было размещено первое на Белом море опытно-промышленное мидиевое хозяйство (Бабков и др., 1993). Зная морфометрические параметры акватории Обориной Салмы и принимая в расчет максимальные расходы воды через северный и восточный проливы как 100 и $200 \text{ м}^3/\text{с}$ соответственно, можно заключить, что весь объем воды данной акватории (10 млн м^3) сменится за 24 ч . Искусственных субстратов с мидиями в хозяйстве в Обориной Салме было в общей сложности $52 \text{ тыс. погонных метров}$. Учитывая данные по водообмену, численности моллюсков в хозяйстве, количеству корма, рациону моллюсков, можно ориентировочно рассчитать нагрузку на акваторию (Сухотин, Кулаковский, 1990). Так, общее количество пищи, одновременно доступное для мидий данного хозяйства, можно оценить по формуле $X = VC$, где V — объем воды, занимаемой хозяйством, C — количество пищи в 1 м^3 .

Объем воды, занимаемый данным хозяйством (площадь которого принята здесь равной 3 га водной поверхности, т. е. немно-

го больше — на 0,8 га, чем на самом деле, а искусственные субстраты занимают верхний трехметровый слой), составляет 90 000 (30 000 × 3) м³. Объем верхнего трехметрового слоя всей акватории Обориной Салмы, в которой размещено данное хозяйство, составляет 3 420 000 м³. Примем, что среднее содержание sestона, т. е. взвешенных в воде частиц, которые используются мидиями в качестве пищи, составляет при выражении в энергетических единицах около 3 ккал/м³. Тогда суточный рацион мидий, находящихся на одном погонном метре искусственного субстрата, в летнее время составляет в среднем 50–60 ккал. Таким образом, во всей данной акватории одновременно находится 30 млн ккал доступного корма для моллюсков, а в трехметровом поверхностном слое воды более 10 млн ккал. Всем мидиям данного хозяйства для нормального роста необходимо потребить 3,1 млн ккал в сутки. Весь объем воды акватории сменяется раз в сутки, следовательно, количество пищи для мидий данного хозяйства не было лимитировано, а размещение искусственных субстратов в данной акватории не препятствовало движению потоков воды по всему хозяйству. Все это наряду с другими факторами способствовало исключительно благоприятному развитию культивируемых моллюсков в акватории Обориной Салмы. Еще раз подчеркнем, что именно данные по развитию мидий в этой акватории позволили заключить, что на Белом море период выращивания моллюсков до достижения ими длины 50 мм составляет три года, т. е. на целый год меньше, чем сроки, установленные для другой акватории губы Чупа в начальный период работ по мариккультуре мидий (Кулаковский, Кунин, 1983).

Особенность океанологических исследований в связи с мариккультурой заключается в детальном анализе основных составляющих водообмена для сравнительно небольших акваторий. Необходимо иметь подробные данные о скорости перемещения водных масс по мере прохождения ими хозяйства, о вертикальной стратификации, о ветровом и приливном перемешивании водных масс и многие другие, включая данные по ледоставу и вскрытию ледяного покрова, подвижке и перераспределению льдов в акватории. Эти и другие задачи, составляющие научное обоснование мариккультуры, и будут решаться нами в дальнейшем.

ЛИТЕРАТУРА

Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. 1982. Т. 27 (35). С. 3-16.

Бабков А. И., Кулаковский Э. Е. К вопросу о роли водообмена при организации и эксплуатации мидиевых хозяйств на Белом море // Там же. 1988. Т. 39 (47). С. 22-26.

Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий в Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 24-41.

Вольцингер Н. Е., Клеванный К. А., Пелиновский Е. Н. Длинноволновая динамика прибрежной зоны. Л., 1989. 120 с.

Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 101-109.

Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий на Белом море // Гидробиол. и ихтиол. исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64-76.

Кулаковский Э. Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Первая система морских беспозвоночных. Л., 1988. С. 15-23.

Кулаковский Э. Е. Экосистемный подход к проблеме марикультуры мидий на Белом море // Проблемы изуч., рац. использования и охраны природ. ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 213-215.

Кулаковский Э. Е., Кунин В. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.

Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Экологические исследования беломорских организмов. Л., 1989. С. 63-75.

Кулаковский Э. Е., Байков Ю. А., Бичурина М. А. и др. Использование продукции мидиевых хозяйств Белого моря // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 135-140.

Кулаковский Э. Е., Миничев Ю. С., Садыгова И. А. Итоги, проблемы и перспективы мидиевой марикультуры на Белом море // Проблемы изучения, рац. использ. и охраны природн. ресурсов Белого моря. СПб., 1995. С. 23-25.

Лягин Ю. И., Кулаковский Э. Е. Гидрохимическая характеристика акваторий промышленных мидиевых хозяйств на Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 3-15.

Сапожников В. В. Отчет по теме «Экологические исследования Белого моря». М., 1991. 224 с.

Сорокин Ю. И. Черное море (природа, ресурсы). М., 1982. 216 с.

Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е. Подходы к оценке оптимальной нагрузки акватории при организации мидиевых хозяйств на Белом море // Проблемы изуч., рац. использ. и охраны природн. ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 225-226.

ПЕРВИЧНОЕ ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК *MYTILUS EDULIS* L.

А. И. РАИЛКИН, М. А. ЗУБАХА

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

Жизненный цикл свободноживущих морских беспозвоночных включает три стадии: личиночную, ювенильную и взрослую. Отрожденная личинка переносится течением, в период метаморфоза находит биотоп, благоприятный для ее развития и жизни взрослой особи, и оседает на подходящий субстрат.

В прибрежной полосе, особенно подверженной воздействию прибоя, многие беспозвоночные обитают, прикрепляясь к твердым субстратам, таким как макрофиты, подводные скалы, каменистые грунты. Их приспособленность к обитанию на твердой поверхности проявляется уже на личиночной или постличиночной стадии. Так, планулы гидроидных полипов имеют липкие нити на заднем конце тела, которыми они могут приклеиваться к подводным предметам (Раилкин, 1995). Специальные железы осевших педивелигеров и слюта двустворчатых моллюсков продуцируют биссусные нити, служащие для прикрепления к поверхности (Chipperfield, 1953; Lane et al., 1985). Наконец, у циприсов усоногих раков третий членик антеннул преобразован в прикрепительный диск, на поверхность которого через поры выделяется секрет желез прикрепления (Crisp et al., 1985). На диске имеются рецепторы, участвующие в анализе субстрата (Елфимов и др., 1995).

Жизненный цикл двустворчатых моллюсков рода *Mytilus* принципиально не отличается от рассмотренной выше схемы (Вауне, 1964; 1965; 1976). Проходя в планктоне сложный путь развития, личинки этих моллюсков оседают сначала на нитчатые субстраты в местах их временного обитания на литорали. Здесь они питаются

и проходят полностью или частично ювенильную стадию развития. В дальнейшем молодые особи могут открепляться от субстратов и вторично переходить к кратковременному планктонному существованию. Их флотирование и разнос течением по акватории облегчаются благодаря специальным биссусным нитям, отличным от нитей прикрепительного биссуса (Lane et al., 1982, 1985). Вторичное плавание может, вероятно, неоднократно прерываться временным оседанием в промежуточные биотопы. Окончательное оседание молодых моллюсков происходит на литорали или в верхней сублиторали, в местообитаниях взрослых особей того же вида или в новые места, где они образуют в дальнейшем агрегированные поселения в виде щеток или банок. Эта схема, установленная первоначально Б. Л. Бейном (Bayne, 1964) для *Mytilus edulis*, была в дальнейшем подтверждена для этого вида (Милейковский, 1967; Seed, 1969; King et al., 1989) и полностью или частично для других видов рода *Mytilus* (Seed, 1976; du Plessis, 1977; Beckley, 1979; Griffiths, 1981). Таким образом, у митилид, в отличие от других беспозвоночных, наблюдаются первичное и вторичное оседание, разделенные периодом вторичного плавания, или флотирования постличинок в планктоне.

Исследования механизмов оседания личинок митилид важны не только в теоретическом плане. Представители этой группы в Белом море, в частности мидия съедобная *Mytilus edulis*, являются объектом марикультуры. Поэтому знание их биологии необходимо при решении практических вопросов выращивания моллюсков на искусственных субстратах.

Несмотря на длительную историю изучения ряд черт биологии этого моллюска, например первичное оседание на нитчатые субстраты, не до конца понятен. В настоящем исследовании были поставлены и частично разрешены следующие вопросы. 1) Как велика избирательность личинок мидий в отношении нитчатых субстратов? 2) Отдают ли личинки мидии предпочтение определенным нитчатым макроводорослям? 3) Наблюдается ли предпочтительное оседание на нитчатые субстраты за пределами той литорали, где первично оседают личинки мидий? 4) Каков возможный механизм избирательного оседания на нитчатые субстраты? Для решения этих вопросов были поставлены специальные эксперименты в море.

Экспериментальная часть исследования выполнена в районе

Морской биологической станции С.-Петербургского государственного университета в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря). Основные опыты и сбор проб из естественных местообитаний мидии проведены летом 1995 г. в периоды их массового оседания.

Для изучения динамики численности личинок с начала июля по конец августа один раз в трое суток брали пробы планктона малой сетью Джеди (4 протяжки с глубины 5 м) в районе экспериментального полигона у о. Матренин. Одновременно с этим измеряли температуру на глубинах 1 и 5 м. В лаборатории с использованием камеры Богорова и микроскопа МБС-9 определяли численность и размер личинок.

При изучении первичного оседания мидий использовали искусственные субстраты — капроновые лески длиной 10 см и диаметром 300 мкм и прямоугольные пластины 0,1×5×7 (см), изготовленные из полистирола. Поверхность пластин была шероховатой после обработки песком с помощью пескоструйного насоса. Все субстраты размещали в море в кассетах в вертикальном положении. Расстояние между отдельными субстратами было не менее 1 см. Кассеты в пластмассовых держателях крепили с помощью веревочных тросов к бую, расположенному вблизи поверхности, и к якорю, находящемуся на дне. Если возникала необходимость в строго вертикальном положении субстратов, трос под ними оттягивали с помощью грузиков, а над кассетами размещали дополнительные буйки.

Динамику первичного оседания мидий контролировали с использованием искусственных субстратов (лесок и пластин), которые размещали на вышеописанной установке и меняли один раз в 5 сут. Постоянное наблюдение за мидиями в планктоне и осевшими на контрольные субстраты позволило поставить и провести эксперименты в периоды их массового оседания.

В ряде случаев перед постановкой в море искусственных субстратов на них переносили пленку микрообрастания с естественных субстратов, собранных в районе экспериментального полигона. Это осуществляли с помощью ранее описанных методических приемов (Раилкин, 1995). Пленки микрообрастания мягко удаляли с естественных субстратов в стерилизованную морскую воду при помощи жесткой кисточки или резинового шпателя. В полученную суспензию горизонтально опускали искусственные субстраты. Через сутки их вынимали из кюветы. суспензию перемешивали, затем субстра-

ты возвращали на место, перевернув верхней стороной вниз. Еще через сутки субстраты, покрытые пленкой микрообрастания с двух сторон, переносили на установки в море.

При изучении избирательности личинок мидий в отношении нитчатых субстратов пластины и капроновые лески размещали в горизонте оседания моллюсков и за его пределами: вблизи от берега на глубине 1 (верхняя сублитораль), 8 м от поверхности и 1 м от дна (средняя сублитораль), а также вдали от берега на глубине 1 м от поверхности. Для уравнивания стартовых условий в этих опытах субстраты до постановки в море были предварительно покрыты пленками микрообрастания с естественных нитчатых субстратов (лески) и пластинчатых (пластины).

В опытах по изучению влияния пленок микрообрастания на оседание личинок были использованы смывы микрообрастания с литоральных зеленых нитчатых водорослей. Пленки были перенесены на искусственные нитевидные субстраты. В море одновременно были выставлены капроновые нити с пленкой и без нее. Съёмки субстратов обоих типов проводили через 2, 4 и 6 сут. В настоящей работе использованы некоторые материалы опытов, проведенных по той же схеме и в том же месте в течение 10 сут в 1994 г.

Для определения естественных субстратов, предпочитаемых личинками, через 10 сут после массового оседания мидий на литорали и в верхней сублиторали было взято по три пробы нитчатых бурых и зеленых водорослей, а также три экземпляра камней, а на средней сублиторали — три ламинарии с пластинчатым талломом.

Развитие нитевидных субстратов в сублиторали было изучено в июле — августе с использованием ловушки, по конструкции напоминающей планктонную сеть. Она подвешивались на вертикальном тросе на глубине 3 м от поверхности. Существенный элемент этой ловушки составлял узел вращения, благодаря чему она могла аккумулировать нитевидные субстраты на приливе и на отливе.

С целью изучения возможного механизма предпочтения личинками мидии нитевидных субстратов были проведены специальные опыты по влиянию диаметра нити на плотность постличинок. В опытах 1995 г. были использованы спутанные капроновые лески, в контроле — аналогичные одиночные лески, удаленные друг от друга более чем на 1 см. Как и в вышеописанных экспериментах, субстраты находились в море в вертикальном положении. Опыты 1989 г. с одиночными капроновыми нитями были поставлены в бухте Юш-

ковской в 50 м от берега в период массового оседания мидии, на глубине 1 м от поверхности. Перед погружением в море на них переносили естественную пленку микрообрастания, как указано выше. Все субстраты были ориентированы горизонтально. В экспериментах варьировали диаметр нитей. Часть из них была ориентирована вдоль течения с использованием гидрофлюгера. Этот гидробиологический прибор обеспечивает обтекание поверхностей под постоянным углом к направлению течения независимо от фаз приливно-отливного цикла. Другая часть субстратов, напротив, была экранирована прозрачным плексигласовым боксом, защищающим их от обтекания лишь с боковых сторон.

Для определения плотности поселения личинок на водорослях была использована следующая методика. На предметных стеклах высушивали исследуемые водоросли. Под бинокулярным микроскопом МБС-9 при увеличении $\times 32$ определяли число личинок в поле зрения и проективное покрытие водорослей. В дальнейшем вычисляли плотность личинок по следующей формуле:

$$P = \frac{n}{1,6S},$$

где P — плотность личинок в поле зрения (экз./см²), n — число личинок в поле зрения (экз.), S — проективное покрытие (%). Коэффициент 1,6 (1/см²) получен при удвоении площади поля зрения (0,8 см²).

В опытах с искусственными нитевидными субстратами разных диаметров учитывали общую численность моллюсков на участке длиной 10 см. В случае продольно обтекаемых горизонтально ориентированных нитей пробная площадка указанной длины располагалась на расстоянии, равном 1/4 длины нити, от переднего к течению края в соответствии со способом определения численности (и биомассы) обрастания на продольно обтекаемых поверхностях (Раилкин, 1992).

На основании полученных данных рассчитывали значения средней плотности мидий, ошибки средних, доверительные интервалы, а в параллельных опытах определяли достоверность различий между средними по критерию Стьюдента. Для расчетов использовали пакет статистических программ Statgraphics 7,0 для ПЭВМ.

В первой половине июля 1995 г. в планктоне губы Чупа Белого моря появились великонхи мидий, а в двадцатых числах были обнаружены педивелигеры. Первый пик численности этих моллюсков

в планктоне был зарегистрирован 5-13 июля, второй 2-8 августа (рис. 1).

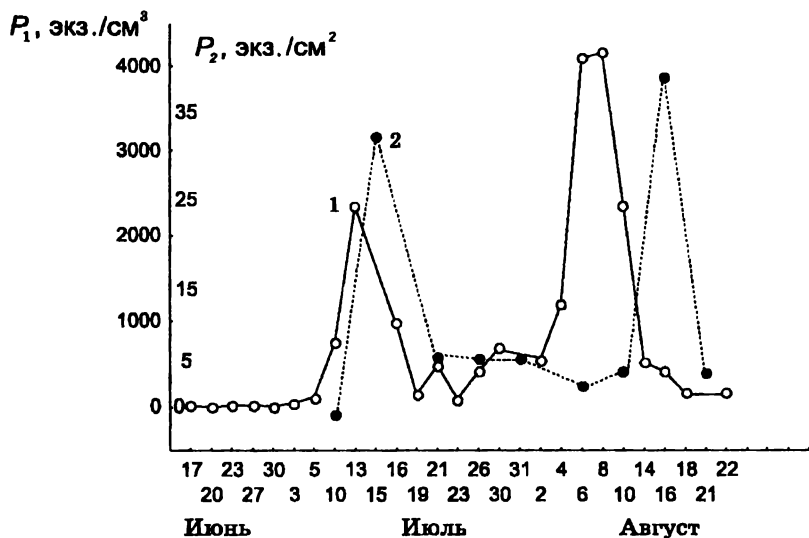


Рис. 1. Динамика численности личинок в планктоне (1) и на субстратах (2) летом 1995 г.

По оси абсцисс — время, сут, по оси ординат — плотность личинок в планктоне P_1 , экз./м³, и плотность спата P_2 , экз./см².

В результате исследования динамики численности и размера личинок в планктоне удалось довольно точно предсказать сроки массового оседания мидии и провести опыты именно в этот период. Соответственно двум максимумам численности личинок в планктоне первичное оседание на нитчатые субстраты в прибрежной полосе также проходило в два срока. В июле начало оседания личинок (10-15 июля) пришлось на конец пика численности. В августе оседание мидии происходило через два дня после завершения пика (10-15 августа). В этот период на 1 см² контрольных нитчатых субстратов в течение 5 сут осело до 50 личинок (рис. 1).

При первичном оседании на естественные субстраты мидии отдавали явное предпочтение различным водорослям с нитевидным и цилиндрическим талломом (табл. 1). Наибольшее количество их личинок было обнаружено на зеленой водоросли *Cladophora* sp. и

Таблица 1. Плотность спата мидии на различных естественных и искусственных субстратах в опытах 1995 г.

Субстраты	Диаметр, мм	Плотность	
		экз./см	экз./см ²
Естественные субстраты			
Нитчатые:			
<i>Cladophora</i> sp.	0,05	1,17 (0,16)	74,8 (10,4)
<i>Dictyosiphon</i> sp.	0,10	1,24 (0,19)	39,5 (6,0)
переплетенные нити бурых водорослей	0,05	1,33 (0,49)	84,9(31,0)
<i>Chorda tomentosa</i>	4,00		21,2 (12,3)
Пластинчатые:			
<i>Fucus vesiculosus</i>			2,0 (0,3)
<i>Laminaria saccharina</i>			0
Камень			0,2 (0,1)
Искусственные субстраты			
Нитчатые:			
капроновая нить	0,20	8,69 (1,82)	138,4 (29,0)
	0,60	9,14 (0,98)	48,5 (5,2)
	1,00	6,37 (0,66)	20,3 (2,1)
Пластинчатые:			
полистироловые пластины			0

Примечание. Диаметр определяли только для нитчатых субстратов. Здесь и в табл. 2 в скобках приведены значения ошибок.

конгломерате тесно переплетенных между собой бурых нитчатых водорослей. На бурых водорослях *Dictyosiphon* sp. и *Chorda tomentosa* личинок было меньше, встречались они приблизительно в одинаковом количестве. В целом плотность постличинок на естественных субстратах других типов, находящихся на той же глубине, была в 10–100 и более раз ниже, чем на нитевидных водорослях. Так, плотность оседания на пластинчатый таллом бурой водоросли *Fucus vesiculosus* по сравнению с плотностью спата на наименее привлекательной (судя по данным табл. 1) нитчатой водоросли *Chorda tomentosa* составляла только около 10%. На камнях оседали лишь единичные личинки, а на пластинчатой бурой водоросли *Laminaria saccharina* они не были обнаружены.

Сходные соотношения между значениями плотности первично осевших личинок мы наблюдали и на искусственных субстратах (табл. 1). На капроновые нити оседало много больше мидий, а на пластинах они не были обнаружены. Отметим, что плотность личи-

нок на нитевидных естественных и искусственных субстратах была примерно одинаковой.

Напомним, что рассматривалась плотность первичного оседания мидий, т. е. их количество на единице площади субстрата. Однако если выполнить расчет на единицу длины нити (для капроновых лесок), то результаты получатся иные. В этом случае количество моллюсков, оседающих на нитчатые водоросли разного диаметра, оказывается статистически не различимым. То же наблюдается и в отношении искусственных нитевидных субстратов. Однако при пересчете на единицу длины оказывается, что на искусственные нити оседает в 5–8 раз больше личинок, чем на естественные нитчатые водоросли. После наблюдений с использованием ловушек оригинальной конструкции было установлено, что в толще воды (у поверхности и в глубине) нитевидных субстратов, на которые могли бы осесть мидии, гораздо меньше, чем в прибрежной полосе, на литорали и в верхней сублиторали. Поэтому в опытах по оседанию мидий на различных глубинах были использованы искусственные нитевидные (капроновая леска) и пластинчатые (пластины из полистирола) субстраты. На поверхности естественных субстратов всегда находится пленка микрообрастания, поэтому ее предварительно наносили на половину искусственных субстратов до постановки их в море. Остальные субстраты служили в качестве контрольных.

Было выяснено, что личинки мидий предпочтительно оседают на тонкие нитевидные субстраты не только вблизи от берега, на литорали, где происходит их первичное оседание, но и вдали от него. Соотношение их численностей на нитевидных и пластинчатых субстратах составляло приблизительно 100:1. Как и следовало ожидать, в сублиторали оседало очень мало мидий. В этих опытах продолжительностью 10 сут небольшие различия в числе моллюсков на пластинах с предварительно нанесенным микрообрастанием и без него были статистически недостоверными.

Судя по наблюдениям за оседанием личинок мидий на пластины из различных инертных полимерных материалов, обросшие диатомовыми водорослями, можно заключить, что эти моллюски хорошо оседают на колониальные нитевидные водоросли родов *Melosira*, *Rhabdonema*, *Tabellaria*, поднимающиеся и переплетающиеся над субстратом (см. Раилкин, настоящий сборник). На пластинах с развитым макрообрастанием первично осевшие мидии встречались на колониях гидроидных полипов рода *Obelia*.

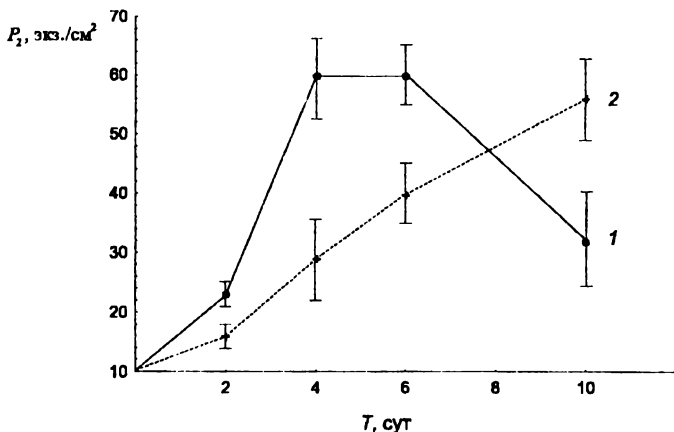


Рис. 2. Плотность личинок мидии на субстратах с пленкой микрообрастания (1) и без нее (2).

По оси абсцисс — время выдерживания субстратов в море, сут; по оси ординат — плотность спата, экз./см².

Специальные опыты по влиянию микрообрастания на оседание личинок мидии были проведены с использованием капроновых лесок, на которые до опытов наносили пленку микрообрастания. Контрольные субстраты были без такой пленки. Отмечено стимулирующее влияние микрообрастания на плотность постличинок в течение первой недели проведения опытов (рис. 2). По мере развития микрообрастания на контрольных нитевидных субстратах скорость оседания (число особей, осевших за сутки) на них мидий достоверно увеличивалась. В результате к концу экспериментов, длившихся 10 сут, плотность моллюсков на опытных и контрольных субстратах стала одинаковой.

В опытах с вертикально ориентированными одиночными капроновыми нитями диаметром 300 мкм и переплетенными между собой нитями общей толщиной 10–15 мм наблюдалось более интенсивное оседание личинок мидии на толстый нитевидный субстрат. На одиночных нитях плотность постличинок была равна в среднем 14,8, на переплетенных — 28,6 экз./см² (рис. 3) Однако различия между этими средними оказались недостоверными по критерию Стьюдента.

Аналогичные результаты были получены при изучении первичного оседания мидий на горизонтальные продольно обтекаемые ка-

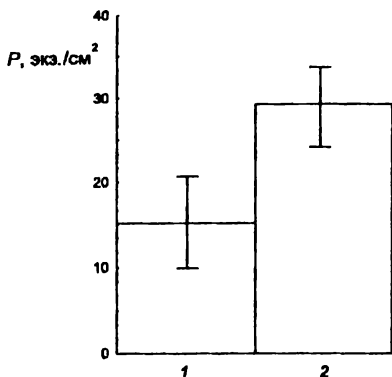


Рис. 3. Плотность личинок на одиночных (1) и переплетенных (2) нитевидных субстратах.

проновые лески разного диаметра (табл. 2). Почти десятикратное увеличение толщины нитей от 0,15 до 1,2 мм не отразилось (по критерию Стьюдента) на численности осевших моллюсков в расчете на единицу длины субстрата. Когда нити не обтекались водой, а были изолированы с боков прозрачным экраном, количество постличинок на них снижалось почти в три раза. При этом, как и в первом случае, численность мидий на лесках разного диаметра была фактически одинаковой. Однако в расчете на единицу площади плотность мидий в обоих случаях была обратно пропорциональна диаметру нити.

Двустворчатый моллюск мидия съедобная *Mytilus edulis* является типичным представителем литорали и верхней сублиторали в наших северных морях (Бергер и др., 1985; Фсдяков, 1986). Поселения взрослых особей находятся на подводных скалах, камнях, макроводорослях. На каменистом дне в эстуарных районах и узкостях с высокой скоростью течений этот вид может образовывать плотные поселения (банки), включающие многие миллионы особей. Мидии издавна известны как объект промысла и искусственного разведения в условиях марикультуры (Кулаковский, Кунин, 1983).

Особенность жизненного цикла *M. edulis* состоит в том, что ее личинки первоначально оседают на литорали или в верхней сублиторали не в места поселения взрослых особей, а в промежуточные биотопы. При размере от одного до нескольких миллиметров молодь повторно переходит в планктон и окончательно расселяется в

Таблица 2. Плотность мидий на обтекаемых и необтекаемых капроновых нитях разного диаметра, опыты 1989 г.

Диаметр нити, мм, сроки опытов	Плотность	
	экз./см	экз./см ²
Обтекаемые субстраты		
27.07-10.08		
0,15	300,6(23,2)	6378,9(493,2)
0,30	282,2(26,4)	2994,2(280,1)
1,20	311,8(26,7)	827,1(70,8)
Необтекаемые субстраты		
28.07-16.08		
0,15	118,6(10,5)	2516,8(223,2)
0,30	132,4(7,2)	1404,8(76,3)
0,60	105,8(13,2)	561,3(70,2)
1,20	131,4(4,7)	348,5(12,6)

местообитания взрослых моллюсков. Такая схема жизненного цикла с двойным оседанием адаптивна, так как понижает смертность мидий: крупные постличинки и спат, в отличие от мелких личинок, не могут быть отфильтрованы взрослыми моллюсками (Милейковский, 1967; 1974). Особенности первичного оседания мидии важны в прикладном отношении (Бергер и др., 1985), так как и в марикультуре после первичного оседания личинок на искусственные субстраты (дель и канат) наблюдается активное открепление и уход моллюсков в толщу воды (Кулаковский, Шамарин, 1989). Особое значение имеет влияние искусственных субстратов на оседание.

Первично осевшие мидии обнаруживаются на нитчатых макроводорослях, колониях гидроидных полипов, кустистых мшанках, т.е. на нитевидных субстратах (Chipperfield, 1953; Зевина, 1963; Wayne, 1964, 1965, 1976; Seed, 1969, 1976; Бергер и др., 1985; Сагайдачный, Лучина, 1987; King et al., 1989). Крайне редко первичное оседание происходит на более крупные естественные объекты иной формы, например на домики морских желудей или раковины моллюсков (Chipperfield, 1953; Шилин и др., 1987). Наряду с этим личинки мидий хорошо оседают и на искусственные субстраты: нитевидные, цилиндрические (Кулаковский, Кунин, 1983; Кулаковский, 1987) или пластинчатые (Ошурков, Оксов, 1983; Шилин и др., 1987).

В Белом море в связи с особенностями репродуктивного цикла *M. edulis* первичное оседание, как правило, происходит дважды: во второй половине июля и в конце августа (Кулаковский и др., 1983; Максимович, Шилин, 1991) при температуре 12–14 °С (Ошурков, Оксов, 1983; Шилин и др., 1987), что подтверждается и данными настоящего исследования. В Белом море мидии первоначально оседают на нитчатые бурые водоросли *Dictyosiphon* sp. и *Stictyosiphon subarcticulatus*, красные водоросли *Polysiphonia nigrescens* и гидроидные полипы рода *Obelia* (Бергер и др., 1985).

Результаты наших наблюдений и экспериментов, выполненных на Белом море, подтверждают, что первичное оседание личинок мидии происходит преимущественно на нитевидные естественные субстраты: макроводоросли, колонии гидроидов и колониальные диатомовые водоросли, имеющие нитевидное строение. В районе исследования только что осевшие моллюски в наибольшем числе были обнаружены на зеленой нитчатой водоросли *Cladophora* sp. Весьма интенсивно они оседали и на бурые водоросли *Dictyosiphon* sp. и *Chorda tomentosa*. Произрастающие поблизости *Fucus vesiculosus* почти не заселялись ими. Некоторые расхождения составов водорослей, указанного в работе В. Я. Бергера с коллегами (Бергер и др., 1985) и полученного в нашем исследовании, вполне объяснимы местными различиями флоры в районах проведения работ. По данным В. Б. Возжинской (1982), сборная в систематическом отношении морфоэкологическая группа нитчаток, в которую входят зеленые, бурые и красные водоросли, является одной из основных в Белом море, уступая по продуктивности только фукусовым и ламинариевым водорослям. Высокая встречаемость нитчаток в горизонте оседания мидий служит важной предпосылкой для оседания личинок на эти субстраты.

Из результатов наших экспериментов следует, что первичное оседание личинок мидий определяется как физическими свойствами нитевидных субстратов, так и биотическими условиями формирования на них обрастания.

Действительно, плотность оседания моллюсков на искусственные нити в расчете на единицу площади поверхности находится в обратном отношении к величине их диаметра (табл. 1, 2), т. е. зависит от площади поверхности субстрата, а не от его длины при горизонтальной и вертикальной ориентации в воде. Аналогичные результаты были получены и в отношении естественных субстра-

тов — нитчатых зеленых и бурых водорослей (табл. 1). Вместе с тем мидии почти не оседали или не оседали вовсе на естественные (пластинчатые водоросли, камни) и искусственные (пластины из полистирола) субстраты другой формы. Согласно этим данным форма субстрата имеет важное значение для оседающих из планктона личинок мидий.

Мало вероятно, что более интенсивное (в 5–8 раз) оседание на искусственные нити (по сравнению с естественными) объясняется теми же причинами, по которым любые искусственные субстраты в толще воды обрастают сильнее, чем аналогичные им субстраты в бентосе (Зевина, 1994). В качестве таких причин обычно рассматривают незаселенность искусственных (и заселенность естественных) субстратов, более слабый пресс хищников на искусственных субстратах, чем в бентосе, более высокие скорости обтекания субстратов в толще воды, чем на дне. Все это, действительно, справедливо, когда искусственные субстраты находятся в воде длительное время и на небольшой глубине по сравнению с естественными субстратами в бентосе. Однако наши эксперименты были кратковременными (10 сут). Условия размещения естественных и искусственных нитчатых субстратов по отношению к оседающим личинкам были очень близкими. Поэтому указанные причины, очевидно, не могли вызвать наблюдаемые различия. Возможно, объяснение следует искать в особенностях субстратов, определяемых пленкой микрообрастания. Это требует проведения дополнительных специальных опытов.

Из биологических свойств было изучено только влияние пленок микрообрастания, покрывающих нитчатые макроводоросли. Установлено, что микрообрастание достоверно стимулирует первичное оседание личинок. Судя по имеющимся в литературе данным (Добрецов, Раилкин, 1994), по корреляции между численностями постличинок мидии и различных групп микрообрастания на инертных поверхностях за стимулирование оседания ответственны как бактерии, так и диатомовые водоросли, т. е. самые многочисленные микроорганизмы, обрастающие субстраты. Вероятно, мидии к ним достаточно чувствительны. В пользу такой точки зрения свидетельствуют полученные факты. Мидии в большем числе заселяют пластины, покрытые пленками микрообрастания. Однако уже через 10 сут после инкубирования в море чистых субстратов моллюски оседают на них в таком же количестве, как и на

пластины, предварительно покрытые пленкой микрообрастания.

Хорошо известно, что беломорские мидии наиболее интенсивно оседают в поверхностном слое воды, до глубины 2,5 м, а их максимальная плотность, согласно результатам опытов с пластинами обрастания, наблюдается на глубине 0,5 м (Кунин, 1982; Ошурков, Оксов, 1983; Шилин и др., 1987). В этом состоит вторая причина первичного оседания педивелигеров мидий на нитчатые макроводоросли, весьма обильные на литорали и в верхней сублиторали. Хотя мидии распространены до глубины 10 м и более, на таких глубинах оседают лишь единичные особи. Вероятно, поэтому мидии не найдены на бурой водоросли *Laminaria saccharina*.

Личинки транспортируются в прибрежную зону нитчаток, на которые они оседают, главным образом приливно-отливными течениями. Это — горизонтальная компонента потока мидий на субстрат. Вертикальная компонента обусловлена оседанием личинок и зависит только от скорости и направления их активного движения и пассивного погружения вблизи макроводорослей. Из этих двух компонент складывается общий поток моллюсков на субстрат. Экспериментальное отсечение горизонтальной компоненты с помощью прозрачного экрана в три раза снижает интенсивность первичного оседания на капроновые нити. Следовательно, транспорт течением составляет около 75% общего потока личинок на субстраты.

Достаточно большая численность нитчатых водорослей в горизонте оседания мидий обуславливает высокую вероятность встречи личинок с ними и оседания на нитчатки. Такова же, по-видимому, причина заселения моллюсками любых субстратов, находящихся в горизонте их преимущественного оседания. В качестве примера приведем высокую плотность постличинок мидии на искусственных нитевидных субстратах вдали от берега, на той глубине, где встречаются нитчатые водоросли. Очевидно, количество оседающих моллюсков во многом зависит от скорости их горизонтального транспорта. Скорость течения у дна гораздо ниже, чем у поверхности. Этим, по-видимому, и объясняется весьма редкое оседание мидий на камни.

Вполне возможно, что некоторые естественные субстраты могут привлекать или отпугивать личинок мидий, влияя таким образом на вертикальную компоненту их потока. Безусловно, этот важный вопрос, не исследованный нами, требует специального изучения. Известно (Rittschof, Costlow, 1989), что связывание на поверхности

субстрата определенных веществ естественного происхождения может положительно или отрицательно влиять на оседание личинок усонюгих раков и мшанок.

Выше большая плотность мидий на нитчатых водорослях была объяснена высокой вероятностью встречи с ними моллюсков. Однако высказанные соображения не до конца объясняют причины избирательного первичного оседания мидий на нитевидные субстраты. Остается непонятным, почему эти моллюски значительно хуже (в 10–100 раз) заселяют пластинчатые субстраты, чем нитевидные, хотя и те и другие в условиях опытов находятся на одной глубине на литорали.

Полученные данные свидетельствуют, что количество осевших мидий не зависит от диаметра нитей (независимо от того, естественные или искусственные исследуемые субстраты), как в случае их обтекания водой, так и экранирования от течения специальным боксом. Таким образом, в контакте с нитевидными субстратами разного диаметра (от 0,05 до 1,2 мм) личинки фактически не различают толщины нити. Это находится в явном противоречии с предполагаемым вероятностным характером встреч личинок с субстратом.

Для объяснения полученных данных можно привлечь идею о том, что компетентные к оседанию педивелигеры мидий, еще плавающая в планктоне, секретируют липкие биссусные нити, длина которых превосходит диаметр субстрата, т. е. составляет 1–2 мм. Предположение о существовании биссуса у плавающих личинок высказывалось и ранее (Wayne, 1976). Наши наблюдения за педивелигерами, находящимися на плавательно-ползательной стадии, отчасти подтверждают такое мнение. Проводя иглой вблизи личинки, иногда удается зацепить невидимую нить, связанную с ней, и некоторое время таскать за нее личинку. По нашим оценкам, длина такой нити несколько миллиметров, и она могла бы значительно увеличить линейные размеры плавающей мидии. Если, действительно, у готовых к оседанию педивелигеров такая клейкая биссусная нить существует, а ее длина в несколько (много) раз превышает диаметр нитчатого субстрата, то количество прилипающих личинок не должно зависеть от диаметра субстрата при продольном или поперечном обтекании его водой.

Кроме того, выдвинутое предположение о биссусном механизме оседания и временного прикрепления личинок к поверхности может быть использовано для объяснения преимущественного осе-

дания на нитевидные субстраты. Вероятность прилипания биссуса к поверхности в принципе одинакова при контакте с нитевидным и пластинчатым субстратом. Однако возможность более прочного закоривания (заматывания биссуса вокруг поверхности) выше в случае тонкой нити, чем протяженной плоской пластины. Если после контакта с нитью и краем пластинчатой поверхности останется примерно равное количество осевших особей, то плотность моллюсков в расчете на единицу площади в том и другом случае будет различной. Она будет тем больше на нитевидном субстрате, чем его площадь меньше площади пластинчатого субстрата. Действительно, во время первичного оседания плотность личинок мидий на литоральных нитчатках на один-два порядка превышает их плотность на других субстратах.

Таким образом, есть все основания полагать, что избирательность первичного оседания личинок мидий на нитевидные макрофиты обеспечивается биологическим механизмом. В его основе лежит секреция плавающими педивелигерами, готовыми к оседанию, лишки биссусных нитей, с помощью которых они и прикрепляются к поверхности. По-видимому, это же свойство биссусных нитей проявляется при оседании личинок мидий на любую поверхность. Относительно высокая плотность постличинок на нитевидных субстратах определяется их малой площадью поверхности и привлекательностью для личинок.

ЛИТЕРАТУРА

Бергер В. Я., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. и др. Экология и перспективы культивирования мидии в Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 98-114.

Возжизинская Е. Б. Донные фитоценозы нитчатых водорослей Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 37-38.

Добрецов С. В., Раилкин А. И. Корреляционные связи морского микрообрастания и макрообрастания // Биология моря. 1994. Т. 20. № 2. С. 115-119.

Елфимов А. С., Зевина Г. В., Шалаева Е. А. Биология усоногих раков. М., 1995. 128 с.

Зевина Г. В. Обрастание в Белом море // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 70. М., 1963. С. 52-71.

Зевина Г. В. Биология морского обрастания М., 1994. 135 с.

Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64-74.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.

- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Львова Т. Г. и др. Аквакультура мидии на Белом море // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л., 1983. С. 56-62.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молодых мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Экологические исследования беломорских организмов. Л., 1989. С. 63-75.
- Кунин Б. Л. Динамика численности личинок *Mytilus edulis* L. в планктоне и их оседание на различные субстраты // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 49-51.
- Максимович Н. В., Шилин М. Б. Распределение ларватома моллюсков в губе Чуна (Белое море) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 233. СПб., 1991. С. 44-57.
- Милейковский С. А. Постоянные массовые скопления и временные агрегации морских свободноподвижных мелководных донных беспозвоночных и их биологическое значение // Океанология. 1967. Т. 7. № 4. С. 655-664.
- Милейковский С. А. Проходят ли целагические личинки морских донных беспозвоночных живыми через организмы бентических сестонофагов // Там же. 1974. Т. 14. № 5. С. 893-897.
- Ошурков В. В., Оксов И. В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1983. № 4. С. 25-32.
- Рацкин А. И. Отрицательный хемотаксис и подавление оседания планул гидродных полипов под влиянием бактериального репеллента // Книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Т. II. СПб., 1995. С. 121-129.
- Рацкин А. И. Способ определения средней биомассы и плотности обрастания вертикальной или горизонтальной поверхности в воде, образующей продольное обтекание // Патент РФ № 1817852, класс G 01 G 17/08, приоритет 3.01.1990, зарегистрирован 11.10.1992.
- Сагайдачный А. Ю., Лучина И. П. Количественное распределение мидий на филлофоре, выращиваемой в садках // Биология объектов мариккультуры: Экология и культивирование беспозвоночных и водорослей. М., 1987. С. 51-58.
- Федяков В. В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л., 1986. 126 с.
- Шилин М. Б., Ошурков В. В., Оксов И. В. и др. Численность личинок обрастателей в планктоне и их оседание на искусственные субстраты в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1987. Т. 27. Вып. 4. С. 652-655.
- Wayne B. L. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (*Mollusca*) // J. Anim. Ecol. 1964. Vol. 33. № 3. P. 513-523.
- Wayne B. L. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* L. // *Ophelia*. 1965. Vol. 2. P. 1-47.
- Wayne B. L. The biology of mussel larvae // *Marine mussels: Their ecology and physiology*. Cambridge etc, 1976. P. 81-120.
- Beckley L. F. Primary settlement of *Perna perna* on littoral seaweeds on St. Croix Island // S. Afr. J. Zool. 1979. Vol. 14. P. 171-172.
- Du Plessis A. J. Larval development, settlement and growth of the black mussel *Choromytilus meridionalis* in the Saldanha Bay region // *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 1977. Vol. 42. P. 303-316.

Chipperfield P. N. J. Observation of the breeding and and settlement of *Mytilus edulis* L. in British waters // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1953. Vol. 32. № 2. P. 449-476.

Crisp D. J., Walker G., Young G. A. et al. Adhesion and substrate choice in mussels and barnacles // *J. Coll. Interf. Sci.* 1985. Vol. 104. № 1. P. 40-50.

Griffiths R. J. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1981. Vol. 12. P. 101-118.

King P. A., McGrath D., Gosling E. M. Reproduction and settlement of *Mytilus edulis* on an exposed rocky shore in Galway Bay, west coast of Ireland // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1989. Vol. 69. № 2. P. 371-388.

Lane D. J., Beamont A. R., Hutner J. R. Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis* // *Mar. Biol.* 1985. Vol. 84. P. 301-308.

Lane D. J., Nott J. A., Crisp D. J. Enlarged stem glands in the foot of the post-larval mussel, *Mytilus edulis*: adaptation for bysso-pelagic migration // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1982. Vol. 62. P. 809-818.

Rittshoff D., Costlow J. D. Surface determination of macroinvertebrate larval settlement // *Proceed. 21th EMBS. Gdansk.* 1986. P. 155-163.

Seed R. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchia) on exposed rocky shores. 1. Breeding and settlement // *Oecologia.* 1969. Vol. 3. P. 277-316.

Seed R. Ecology // *Marine mussels: Their ecology and physiology.* Cambridge etc, 1976. P. 81-128.

СТРАТЕГИЯ ВЫБОРА СУБСТРАТА ЛИЧИНКАМИ *MYTILUS EDULIS* L.

С. В. ДОБРЕЦОВ, А. И. РАИЛКИН

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

Выбор личинками беспозвоночных животных мест для поселения является необходимым условием пополнения морских биоценозов, поддержания их пространственно-видовой структуры. До настоящего времени большинство исследований было направлено на то, чтобы понять, как личинки, пройдя определенный период планктонного существования и развития, оседают и выбирают вполне определенный субстрат, пригодный для завершения их развития и для жизни взрослых особей. Обычно не принималось во внимание, что этот субстрат (например, та или иная макроводоросль, поселение взрослых животных и т. п.) находится на определенной глубине в специфичном для данного вида биотопе. Вследствие этого понятия «выбор горизонта оседания» или «выбор биотопа» практически не встречаются в литературе. Фактически исследования в этой области были сосредоточены на одном или двух последних этапах выбора местообитания: выборе типа субстрата и определенного участка на нем.

В результате предшествующих исследований, итоги которых подведены в ряде обзоров (Scheltema, 1974; Crisp, 1984; Burke, 1986; Morse, 1990; Раилкин, 1998), были установлены ключевые факторы, индуцирующие (и стимулирующие) оседание личинок, и изучены механизмы выбора субстратов. В большинстве известных случаев узнавание личинкой субстрата основано на контактной хеморецепции экзометаболитов, выделяемых макроорганизмами и пленками микрообрастания. Ориентация субстрата в пространстве, его

форма, размер, шероховатость, смачиваемость выступают важными факторами, влияющими на количество оседающих личинок.

Двустворчатый моллюск мидия съедобная *Mytilus edulis*, объект настоящего исследования, обитает на литорали и в сублиторали Белого и других морей boreально-арктической зоны (Бергер и др., 1985). Его личинки массово появляются в планктоне Белого моря в середине—конце июля и концентрируются в верхнем горизонте, в основном до глубины 5 м (Ошурков, Оксов, 1983; Шилин и др., 1987; Максимович, Шилин, 1991). Особенность всех митилид, к которым принадлежит и мидия, состоит в том, что первоначально моллюски оседают преимущественно на нитчатые бурые, зеленые и красные водоросли (Вауне, 1964, 1976; Seed, 1976). После некоторого периода роста они повторно переходят в планктон и вторично оседают в места обитания взрослых животных, образующих сростки — щетки, или массовые поселения на каменистом дне — так называемые мидиевые банки. Временное и пространственное разделение первичного и вторичного оседания мидий, а соответственно этому первичный и вторичный выбор местообитания следует рассматривать как адаптации, способствующие их выживанию (Милейковский, 1974). Первично оседающие личинки с длиной раковины 250–350 мкм могут быть отфильтрованы и таким способом уничтожены взрослыми моллюсками.

Несмотря на то что *M. edulis* был объектом многих исследований, особенно по проблеме марикультуры, ключевые факторы и механизмы выбора субстратов при оседании до сих пор слабо изучены. Были установлены два важных факта. Во-первых, было показано, что оседание личинок мидий стимулируют пленки микрообрастания, покрывающие в море все поверхности (Ошурков, Оксов, 1983; Добрецов, 1995; Добрецов, Раилкин, 1996). Эти пленки представляют собой сообщества микроорганизмов и состоят преимущественно из бактерий и одноклеточных водорослей (Раилкин, настоящий сборник). Во-вторых, неровности (шероховатости) поверхности стимулируют оседание личинок (Ошурков, Оксов, 1983; Добрецов, Раилкин, 1996; Добрецов, 1995; Раилкин, настоящий сборник).

До настоящего времени остается не вполне ясным, как и почему мидии первично оседают на литорали или в верхней сублиторали главным образом в биотопы нитчатых водорослей; каковы возможные причины выбора нитчатых субстратов. В данном исследовании мы попытались хотя бы частично решить эти вопросы.

Эксперименты проводили в литоральной части Белого моря (Кандалакшский залив, губа Чупа) вблизи Морской биологической станции С.-Петербургского университета в период массового оседания личинок мидий съедобной *Mytilus edulis* летом в 1994–1995 гг.

Вертикальное распределение личинок мидий изучали двумя способами: традиционным, с помощью горизонтальных протяжек малой сетью Джеди, и с помощью специально изготовленных ловушек, которые постоянно находились на глубинах 1,5; 3,0; 4,5; 6,0; 7,5 и 9,0 м. Ловушки по форме напоминали планктонные сетки, внутри находился проволочный каркас (диаметр внешнего кольца 0,08 м, внутреннего 0,13, длина ловушки 0,25 м). Снаружи ловушка была обтянута газом (ячейка 25 мкм). Всего на одной установке располагалось шесть ловушек. Крепление ловушки к основному тросу установки было подвижным и обеспечивало постоянную ориентацию ловушки отверстием к течению. Экспериментально было показано, что все личинки мидий, попавшие в ловушки, остаются там в течение трех суток.

В выбранных горизонтах недалеко от установки определяли скорость течения с помощью гидрологической вертушки (ГР-21М) и по методике К. М. Хайлова (1988). Каждые двое суток собранный в ловушки планктон смывали. Раз в четверо суток на шести выбранных глубинах измеряли соленость и температуру воды, определяли количество мидий и плотность планктонных водорослей. Оседание мидий на субстраты контролировали с помощью искусственных нитей (леска диаметром 0,4 мм), установленных на тех же глубинах, что и планктонные сетки.

Оседание личинок мидий исследовали на различных биотопических участках литорали (зоны нитчатых водорослей, бурой водоросли *Chorda tomentosa*, заиленное дно, мидиевая банка) и сублиторали (зона бурой водоросли *Laminaria saccharina*). Для этого использовали установки с нитчатыми субстратами (капроновая леска диаметром 0,4 мм), расположенными на постоянной глубине 1,5 м от поверхности. На естественных субстратах, взятых с литорали и сублиторали, определяли плотность осевших личинок *M. edulis*. Эти данные сопоставляли с результатами, полученными на искусственных субстратах.

Активный выбор субстрата личинками мидий съедобной изучали с помощью установки, по форме напоминающей бокс и сконструированной таким образом, что ее центральная часть была за-

щищена от влияния течения. Бокс состоял из трех секций. Внутри каждой секции вертикально располагали четыре полистирольных пластины (5×7 см). В центре секции помещали мешочки из газа (диаметр пор 100 мкм) либо с кусочками таломы ламинарии *Laminaria saccharina*, либо с нитчатыми зелеными или бурыми водорослями, а также контрольные — без водорослей.

Количество мидий в планктоне или осевших на субстрат подсчитывали с помощью микроскопа МБС-9. На основании этих данных вычисляли численность личинок в планктоне в 1 м³ и плотность мидий на субстрате в 1 дм². Количество личинок мидий, попавших в ловушки за двое суток, пересчитывали на единицу объема с учетом скорости течения, свойственной для данного горизонта. Таким образом вычисляли среднюю кумулятивную численность личинок мидий в планктоне. Для сравнения этих показателей а также значений плотности спата мидий на разных глубинах нами был введен параметр относительной плотности моллюсков. Он рассчитывался как процентное отношение численности (плотности) мидий в данном горизонте к их общей численности (плотности). Плотность планктонных водорослей вычисляли на основании количества хлорофилла по формуле Винберга (1960). Концентрацию хлорофилла определяли с помощью спектрофотометра СФ-26, используя методику Родьера (Rodier, 1978).

Все полученные данные обрабатывали статистически. Средние сравнивали с помощью параметрического критерия Стьюдента ($\alpha < 0,05$). Корреляционный анализ выполняли с использованием статистического пакета «Statgraphics».

За все время наблюдений более 80% личинок мидий *Mytilus edulis* находились на глубинах от 1,5 до 4,5 м (рис. 1). Сначала с увеличением глубины (от 1,5 до 3 м) происходило небольшое повышение плотности личинок, затем она заметно снижалась и незначительно повышалась вблизи дна, на глубине 9 м.

Вертикальное распределение плотности моллюсков в планктоне и на нитчатых субстратах было сходным (рис. 1). Мидии преимущественно встречались на глубинах 1,5; 3 и 4,5 м. На глубине 3; 7,5 и 9 м относительная плотность мидий в планктоне превосходила таковую на субстрате. Наоборот, на глубинах 1,5; 4,5 и 6 м значения относительной плотности спата мидий были больше, чем таковые личинок в планктоне.

Рассмотрим динамику распределения педивелигеров мидий по

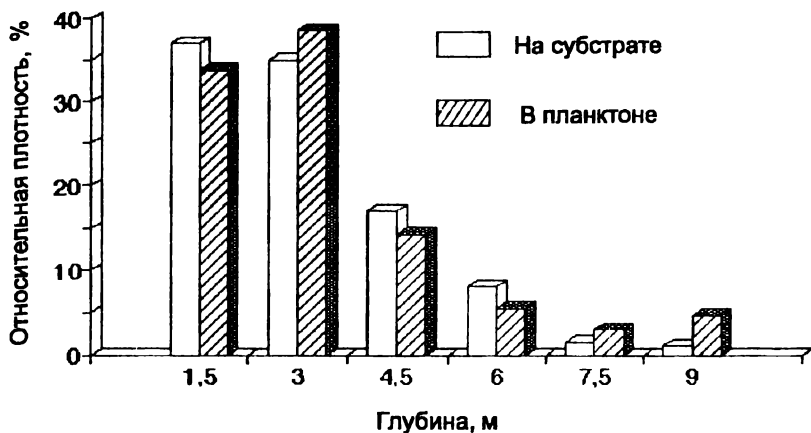


Рис. 1. Вертикальное распределение плотности личинок мидий в планктоне и на искусственных субстратах.

выбранным горизонтам (рис. 2). Условно разделим время экспериментов на три этапа: до пика оседания, в пик и после пика оседания основного пула личинок *M. edulis*. До пика оседания компетентные личинки мидий преимущественно встречались на глубине 3 м. На глубинах 1,5 и 3 м значения относительной плотности *M. edulis* в планктоне были минимальными. Во время пика оседания и после него вертикальное распределение плотности педивелигеров было сходным. В это время мидии доминировали в планктоне на глубине 1,5 м. Их средняя кумулятивная численность в этом горизонте составляла от 37 до 48% общего количества личинок. С увеличением глубины плотность моллюсков уменьшалась. Сравнивая вертикальное распределение педивелигеров до пика, в течение пика оседания основного пула личинок мидий и после него можно отметить, что личинки перераспределяются перед оседанием и концентрируются в верхних горизонтах.

Рассмотрим влияние абиотических (температура, соленость, глубина) и биотических (плотность планктонных водорослей) компонентов среды на вертикальное распределение плотностей личинок мидий *Mytilus edulis* (табл. 1). Сильная связь наблюдалась между плотностью мелких планктонных водорослей (размеры клеток менее 150 мкм) и количеством мидий. Численность личинок *M. edulis* положительно коррелировала с температурой воды. По-ви-

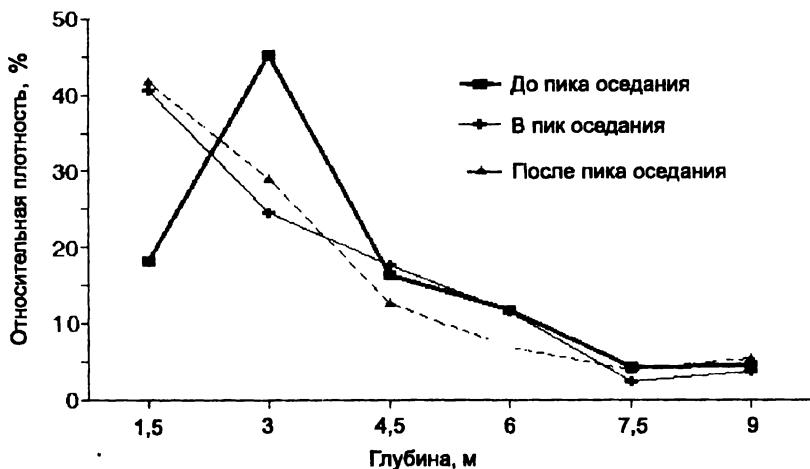


Рис. 2. Вертикальное распределение значений плотности личинок мидий в период проведения экспериментов.

димому, это объяснялось зависимостью плотности мелких планктонных водорослей от температуры воды. Плотность крупных водорослей (размеры клеток более 150 мкм) находилась в обратной зависимости ($r = -0,87$) от температуры воды (табл. 1). Закономерны сильные связи между глубиной и температурой воды, а также глубиной и соленостью.

Из анализа распределения спата мидии съедобной *Mytilus edulis* на литорали и сублиторали следует, что личинки оседают на все естественные субстраты на глубинах от 0 до 3,5 м, преимущественно выбирая зеленые и бурые нитчатые водоросли (табл. 2). В три раза меньше мидий встречалось на талломах хорды. Плотность мидий на камнях мидиевой банки соответствовала таковой на талломах *Chorda tomentosa*. Личинки мидий редко попадались на илистых грунтах и практически не встречались на талломах ламинарии *Laminaria saccharina*.

Сходные результаты были получены в морских экспериментах с использованием бокса. Педивелигеры мидии предпочитали пластины вблизи резервуара с зелеными нитчатыми водорослями. Плотность моллюсков на этих пластинах почти вдвое превосходила таковую на контрольных (вблизи резервуаров, не содержащих водо-

Таблица 1. Коэффициенты корреляции абиотических факторов среды и плотности фитопланктона и зоопланктона

	Плотность крупных планктонных водорослей	Плотность мелких планктонных водорослей	Плотность личинок	Глубина	Температура воды	Соленость
Плотность крупных планктонных водорослей	1,0					
Плотность мелких планктонных водорослей	-0,16	1,0				
Плотность личинок	-0,35	0,86**	1,0			
Глубина	0,68	-0,38	-0,41	1,0		
Температура воды	-0,87**	0,59*	0,63**	-0,83**	1,0	
Соленость	0,69	-0,04	-0,15	0,77**	-0,51	1,0

Примечание. Различия между коэффициентами корреляции, достоверные по *t*-критерию Стьюдента, отмечены звездочкой, если $p > 0,99$; двумя звездочками, если $p > 0,95$

Таблица 2. Плотность спата мидий на естественных субстратах

Субстрат	Плотность, экз./см ²
Заросли ламинарии <i>Laminaria saccharina</i>	0,12±0,02
Камни с мидиевой банкой	0,35±0,05
Заиленный грунт	0,22±0,04
Заросли хорды <i>Chorda tomentosa</i>	34,4±0,07
Заросли зеленых и бурых водорослей	105,9±0,1

росли). Плотность мидий *M. edulis* на пластинах вблизи мешочка с ламинарией была недостоверно ниже контрольной (в 1,3 раза).

По доминирующим видам исследованные районы разделяли на участки: над мидиевой банкой; ламинарии (*Laminaria saccharina*);

Таблица 3. Плотность спата мидий на искусственных субстратах в различных участках литорали и сублиторали

Участки	Мидиевая банка	Заросли ламинарии	Заросли хорды	Заросли нитчатки	Заиленный грунт
Мидиевая банка	310±93				
Заросли ламинарии	(2,20)	110±56			
Заросли хорды	(1,20)	(1,73)	187±42,5		
Заросли нитчатки	(0,15)	(7,09)*	(14,32)*	295±19,5	
Заиленный грунт	(1,58)	(1,16)	(0,66)	(3,78)	152±32,5

Примечание. В скобках указаны значения *t*-критерия Стьюдента. Звездочкой отмечены достоверные отличия по *t*-критерию.

хорды (*Chorda tomentosa*); нитчатых водорослей; заиленный (контрольный). После проведения экспериментов по оседанию мидий в различных биоценозах было установлено, что личинки мидий предпочитали оседать на искусственные субстраты в районах с нитчатыми водорослями (табл. 3). Значения плотности моллюсков практически не отличались на субстратах над мидиевой банкой и в зоне нитчаток. В три раза чаще мидии оседали на субстратах в районе нитчатых водорослей по сравнению с субстратами в зоне ламинарий. Достоверные отличия значений плотности *M. edulis* отмечены между субстратами в районах с нитчатыми водорослями, ламинарией, хордой, а также заиленным участком (табл. 3).

Личинки двустворчатого моллюска мидии *Mytilus edulis* первично оседают в биотоп нитчатых водорослей вблизи поверхности воды (Bayne, 1964; King et al., 1989). Предпосылкой этого служит их распределение в планктоне преимущественно в верхнем пятиметровом слое (Ошурков, Оксов, 1983; Максимович, Шилин, 1991). Согласно данным проведенного исследования, в этом слое сосредоточено более 80% мидий, причем максимум численности личинок наблюдался на глубине 3 м. Вертикальное распределение плотности спата мидий на субстратах было сходным — большая часть моллюсков оседала на глубинах до 6 м. Наибольшую плотность постличиночек мидий наблюдали на глубине 1,5 м, что отмечается и в литературе

(Шилин и др., 1987). В дополнение к приведенным данным нами впервые показано, что перед самым оседанием педивелигеры перераспределяются в планктоне по вертикали, что и определяет выбор ими субстрата в указанном горизонте. Такое поведение личинок мидии можно без преувеличения назвать выбором горизонта оседания. По-видимому, этот факт не был установлен раньше, потому что исследователи не использовали предложенные нами методические приемы. Вполне возможно, что выбор горизонта свойствен и другим морским беспозвоночным.

Какие же факторы среды влияют на выбор горизонта личинками мидий? Прежде всего, плотность планктонных водорослей с размерами клеток менее 150 мкм. Моллюски предпочитают те глубины, где высока концентрация водорослей, вероятно, потому что планктонные водоросли — основная пища для плавающих личинок мидий (Цихон-Луканина, 1979). Влияние температуры на распределение личинок мидий слабее: коэффициент корреляции равен 0,63. Подобные факты о зависимости вертикального распределения плотности личинок двухстворчатых моллюсков от абиотических и биотических факторов приводятся в литературе (Gallager et al., 1996; Pearce et al., 1996).

Первичное оседание мидий, как хорошо известно (Вауне, 1964, 1976; Seed, 1976), происходит в основном на красные, зеленые и бурые нитчатки. Этим макроводорослям много на литорали и в верхней сублиторали Белого моря (Возжинская, 1982). Таким образом, выбор горизонта оседания до некоторой степени предопределяет биоценоз оседания педивелигеров мидий. В том же горизонте находятся и другие участки, на которые потенциально могут оседать личинки. Из исследованных к ним можно отнести биоценоз бурой водоросли *Chorda tomentosa*, заиленный грунт и мидиевую банку. Среди указанных моллюски предпочитали местообитания нитчатых бурых и зеленых водорослей (красных водорослей в районе исследования встречалось мало). Много личинок оседало именно среди нитчаток. Чтобы уравнивать шансы личинок при оседании на разные субстраты в различных условиях в наших экспериментах на одинаковой глубине были установлены искусственные нитевидные субстраты (капроновые лески). Полученные результаты (табл. 3) не оставляют сомнений в том, что мидии при оседании способны выбирать определенные биоценозы.

После проведения морских экспериментов с защитным экраном

(боксом) было установлено, что личинки отчетливо различают зеленые нитчатки и бурую водоросль *Laminaria saccharina*, даже если водоросли находятся рядом на одной глубине. Зеленые водоросли на расстоянии стимулировали первичное оседание личинок. Значения плотности мидий на субстратах вблизи резервуара, содержащего талом ламинарии, были ниже контрольных. Личинки избегали секции бокса с ламинарией *Laminaria saccharina*. Эти данные свидетельствуют, что выбор субстрата осуществляется, очевидно, на основе дистантной хеморецепции моллюсками экзометаболитов водорослей.

Обобщая собственные и литературные данные, можно сформулировать гипотезу о многоступенчатом выборе субстрата личинками *M. edulis*. Личинки мидий распределены в планктоне неравномерно. Они концентрируются в горизонтах, наиболее богатых пищей (планктонными водорослями). Перед оседанием компетентные личинки перераспределяются в планктоне и таким образом выбирают горизонт оседания. Благодаря этому пространство поиска субстрата, благоприятного для оседания, развития и роста моллюсков, сужается. Транспортируемые течением личинки мидий попадают в биоценоз нитчатых водорослей и оседают там. Очевидно, выбор этого участка способствует выбору в нем в качестве субстрата нитчатых водорослей. Во всяком случае избирательность по отношению к биоценозу, впервые установленная в настоящем исследовании, еще в большей мере сужает район поиска педивелигерами подходящего для оседания субстрата. Необходимо отметить, что нам пока не вполне понятны возможные ключевые факторы и механизмы выбора личинками биоценозов. Логично предположить, что такая селективность, наиболее вероятно, основана на хеморецепции и, возможно, связана с хемокинезом. Наконец, выбор нитчатого субстрата определяется его дистантной хеморецепцией оседающими мидиями.

На основе морских экспериментов было выяснено (Le Torneux, Bourget, 1988), что для *Semibalanus balanoides* существуют три «масштаба» поиска субстрата: дальний (порядка 1 м), средний (около 1 мм) и малый (менее 300 мкм). Такое подразделение близко к нашей схеме: выбор горизонта, биоценоза, субстрата для оседания. Однако исследователи не обсуждают, ни как связаны между собой этапы поиска, ни каково их адаптивное значение и возможные механизмы.

Согласно предложенной нами гипотезе, стратегия выбора субстрата личинками мидии и, возможно, другими беспозвоночными животными заключается в постепенном сужении пространства поиска на основе реценции ключевых физических и химических «сигналов» среды, включая на последнем этапе факторы субстрата. Судя по литературным данным, рядом специализированных видов может осуществляться выбор определенных участков на субстрате (микробиотопов). Насколько наша гипотеза приложима к другим беспозвоночным животным, будет установлено в дальнейших исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Бергер В. Я., Кулаковский Э. Е., Кумин Б. Л. и др. Экология и перспективы культивирования мидии в Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 98-114.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

Возжисская В. Б. Донные фитоценозы нитчатых водорослей Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Л., 1982. С. 37-38.

Добрецов С. В. Выбор субстрата личинками мидии съедобной *Mytilus edulis* (Mollusca, Filibranchia) // Докл. 2-й межд. науч.-практ. конф. «Экология и охрана окружающей среды». Ч. 3. Пермь, 1995. С. 10-11.

Добрецов С. В., Раилкин А. И. Влияние характеристик поверхности на оседание и прикрепление личинок мидии съедобной (Mollusca, Filibranchia) // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 4. С. 499-506.

Максимович Н. В., Шилин М. Б. Распределение моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. СПб., 1991. С. 44-57.

Милейковский С. А. Проходят ли пелагические личинки морских донных беспозвоночных живыми через организмы бентических сестонофагов // Океанология. 1974. Т. 14. № 5. С. 17-78.

Ошурков В. В., Оксов И. В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1983. № 4. С. 25-32.

Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от обрастания. СПб; 1998. 272 с.

Цихон-Луканина Е. А. Питание митилид (*Bivalvia*, *Mitilidae*) // Промысловые двустворчатые моллюски мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979. С. 124-126.

Хайлов К. М., Завалко С. Е., Ковардаков С. А. и др. Изготовление и применение гипсовых структур для регистрации физико-химического взаимодействия тела с движущейся водой в мелкомасштабном пространстве // Экология моря. 1988. Вып. 30. С. 83-90.

Шилин М. Б., Ошурков В. В., Оксов И. В. и др. Численность личинок обрастателей в планктоне и их оседание на искусственные субстраты в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1987. Т. 27. Вып. 4. С. 652-655.

Вауне В. L. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca) // J. Anim. Ecol. 1964. Vol. 33. № 3. P. 513-523.

Bayne B. L. Growth and delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.) // *Ophelia*. 1965. Vol. 2. № 1. P. 1-47.

Bayne B. L. The biology of mussel larvae // *Marine mussels: Their ecology and physiology*. Cambridge etc, 1976. P. 81-120.

Burke R. D. Pheromones the gregarious settlement of marine larvae // *Bull. Mar. Sci.* 1986. Vol. 739. № 2. P. 323-331.

Crisp D. J. Overview of research on marine invertebrate larvae, 1940-1980 // *Marine biodeterioration: Interdisciplinary study*. Annapolis; Maryland. 1984. P. 183-201.

Gallager S. M., Manuel J. L., Manning D. A. et al. Ontogenetic changes in the vertical distribution of giant scallop larvae, *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of light, food and temperature stratification // *Mar. Biol.* 1996. Vol. 124. № 4. P. 679-692.

Le Torneux F., Bourget E. Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides* // *Mar. Biol.* 1988. Vol. 97. P. 57-66.

King P. A., McGrath D., Gosling E. M. Reproduction and settlement of *Mytilus edulis* on an exposed rocky shore in Galway Bay, west coast of Ireland // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1989. Vol. 69. № 2. P. 371-380.

Morse D. E. Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // *Bull. Mar. Sci.* 1990. Vol. 46. № 2. P. 465-483.

Pearce C. M., Gallager S. M., Manuel J. L. et al. Settlement of larvae of giant scallop, *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of temperature stratification, depth, food, and substratum // *Mar. Biol.* 1996. Vol. 124. № 4. P. 693-706.

Rodier J. L'analyse de l'eau. Paris, 1978. 702 p.

Scheltema R. S. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates // *Thalassia Jugoslav.* 1974. Vol. 10. № 1/2. P. 13-66.

Seed R. Ecology // *Marine mussels: Their ecology and physiology*. Cambridge etc, 1976. P. 57-66.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МИДИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ

А. И. РАИЛКИН

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

В море жизнь распределена неравномерно между толщей воды и границами раздела сред: вода — воздух, вода — мягкий грунт, вода — твердые поверхности естественного и искусственного происхождения (Айзатулин и др., 1979). Именно на границах раздела сред и вблизи них наблюдается концентрирование живых организмов, «сгущение живого вещества», по терминологии В. И. Вернадского (1978. С. 68). В прибрежной полосе, где располагаются естественные и размещаются искусственные поселения двустворчатых моллюсков, находятся зоны особо высокой плотности и метаболической активности морских сообществ. Здесь велика роль в повышении продуктивности биоценозов микроорганизмов, участвующих в накоплении и трансформации огромной массы минеральных и органических веществ — продуктов метаболизма и разложения отмерших организмов.

В результате исследований, проведенных на Белом море, установлено, что в районах плантаций *Mytilus edulis* L. биомасса бактерио- и фитопланктона в 10–30 раз выше, чем в соседних акваториях, где нет массовых скоплений мидии (Галкина и др., 1982; Гальцова и др., 1985). Интенсивное развитие микроорганизмов в планктоне вокруг мидиевых марихозийств вызвано локальной повышенной концентрацией метаболитов этих моллюсков, среди которых есть вещества, ускоряющие размножение бактерий и одноклеточных водорослей (Гаркавая и др., 1976; Соловьева и др., 1977; Галкина, 1982). Массовое развитие микроорганизмов, которыми питаются мидии, создает, в свою очередь, предпосылки для усиленно го роста моллюсков. На экспериментальном участке марикультуры

в Белом море средний размер товарных мидий возрастом четыре пять лет, определяемый по длине раковины, оказывается примерно в два-три раза выше, а биомасса (в расчете на 1 м²) почти в шестьдесят раз больше, чем в их естественных плотных поселениях, на так называемых мидиевых банках (Галкина и др., 1982).

Взаимоотношения мидий и микроорганизмов в условиях марикультуры, вероятно, не сводятся только к трофическим и метаболическим. Существует мнение (Бондарчук, Кулаковский, 1988; Бондарчук и др., 1991), что при интенсивном развитии колониальных форм диатомовых водорослей оседающие личинки и молодь мидии (спат) могут вступать в конкурентные топические отношения с водорослями за место на субстрате. Правда, данные, подтверждающие отрицательное воздействие диатомовых на оседание моллюсков, не были представлены. Вместе с тем, хорошо известно (см. обзоры: Burke, 1983; Crisp, 1984; Morse, 1990; Раилкин, 1998a), что микроорганизмы, населяющие поверхности естественных и искусственных субстратов, как правило, стимулируют оседание и метаморфоз морских беспозвоночных.

Вопросы развития сообществ микроорганизмов на твердых субстратах и их влияния на оседающих личинок пока далеки от своего окончательного решения. Возможно, существует определенная стадия сукцессии сообщества микроорганизмов, благоприятствующая развитию марикультуры. Косвенным подтверждением этому служит тот факт, что оптимальной считается постановка субстратов для выращивания мидий за неделю до пика численности в планктоне их личинок, готовых к оседанию (Кулаковский, 1987). Тем не менее до недавнего времени не были ясны даже теоретические подходы к разработке технологических приемов получения сообществ на нужной стадии сукцессии. Несомненно, что в исследовании развития микроорганизмов на твердых субстратах и их влияния на оседающих личинок таятся скрытые резервы регулирования плотности, а следовательно, и темпов роста мидий в начальный период их выращивания. Эти вопросы непосредственно связаны с управлением продуктивностью марихозийств и оптимизацией выхода товарной продукции.

В настоящей работе рассматриваются главным образом состав и развитие сообществ микроорганизмов в Белом море, а также их влияние на оседание личинок мидий в связи с искусственным разведением этих моллюсков. Наряду с опубликованными здесь при-

введены некоторые оригинальные данные. Поэтому нужно описать основные методические приемы работы. Опыты были проведены в губе Чуна (Кандалакшский залив Белого моря) с использованием искусственных субстратов в форме пластин и нитей. Прямоугольные пластины 5 × 7 см толщиной 1 мм были закруглены на торцах для лучшего обтекания водой. Пластины из полистирола были грубо шероховатыми (глубина борозд 0,45 мм, расстояние между бороздами 1,6 мм), из плексигласа — мелко шероховатыми. В первом случае микрорельеф наносили термически, оттиском нагретого напильника, во втором — с использованием мелкого песка и пескоструйного насоса. Длина субстратов из капроновой лески составляла 10 см. На поверхности части пластин и всех нитевидных субстратов перед постановкой в море находились климаксные сообщества микробрастания. Они были образованы в лаборатории из природных сообществ, полученных в местах проведения опытов (Раилкин, 1994, 1998в). Начальная плотность диатомовых водорослей в полученных сообществах составляла около 400 тыс. клеток на 1 см². Все субстраты устанавливали в море в кассетах. Пластины устанавливали вдоль течения, а нити — горизонтально поперек течения на малогабаритном стенде — гидрофлюгере (Раилкин, 1985; Раилкин, Фатеев, 1990). Опыты с пластинчатыми субстратами были проведены в середине августа 1987 г. в бухте Юшковская в течение 9–10 сут. на глубине 2 м, опыты с нитевидными субстратами — в проливе Сухая Салма на глубине 1 м с 24 августа по 19 сентября 1989 г. Все эксперименты проводили в пяти повторностях. Количество осевших мидий подсчитывали на всей площади субстратов. Для определения плотности диатомовых водорослей на нитевидных субстратах их удаляли и помещали в 0,5 л стерильной морской воды. Полученную суспензию тщательно диспергировали, встряхивали с гранулами полистирола (диаметром 3–5 мм), избыток детрита удаляли после отстаивания. В маленькие чашки Петри на столике микроскопа помещали 5 мл суспензии. Через 3 ч подсчитывали количество клеток диатомовых водорослей в 30 полях зрения при увеличении ×420 с водно-иммерсионным объективом ×40. Экспериментальные значения плотности моллюсков и водорослей пересчитывали на 1 см² поверхности пластины или нити.

Прежде чем перейти к рассмотрению сообществ микроорганизмов на твердых субстратах в Белом море, уделим внимание терминологии. В обзорах литературы анализируются определения

и термины, которые применяются при описании этих сообществ (Горбенко, 1977; Weitzel, 1979; Протасов, 1982, 1994; Брайко, 1985). Употребляемые названия могут быть объединены в следующие группы: отражающие качественный состав (сообщества микроорганизмов), поверхностное (перифитонное) положение сообществ на твердом субстрате, их физические особенности (слизистые пленки). Чаще всего такие сообщества в пресных водах называют микроперифитоном, а в морских — микрообрастанием. Термин «перифитон», предложенный А. Л. Бенингом (1924), в переводе с греческого означает «расти вокруг», «обрастать» и фактически эквивалентен русскому слову «обрастание». Нередко эти сообщества называют слизистыми бактериально-водорослевыми пленками, пленками микрообрастания или аналогичным образом. А. А. Протасов (1982), проанализировавший более 350 литературных источников, указывает, что для морских вод наиболее употребительным является термин «обрастание» (fouling), а для пресных — «перифитон» (periphyton).

Объем используемых разными авторами понятий не одинаков. Многие (Горбенко, 1977; Протасов, 1982, 1994; Раилкин, 1998б и др.) придают сообществам, населяющим твердые субстраты, статус самостоятельной экологической группировки, другие (Резниченко и др., 1976; Гальцова и др., 1985) считают их специфической группировкой в пределах бентоса. Исследователи, занимающиеся решением прикладных задач, нередко относят к обрастанию только те сообщества, которые развиваются на искусственных материалах, тогда как другие (например Брайко, 1985; Зевина, 1994; Раилкин, 1998а) считают, что природа твердого субстрата не столь важна, гораздо большее значение имеет тот факт, что структурообразующими в обрастаниях служат прикрепленные организмы.

Трудности в определении различных сообществ, живущих на твердых поверхностях в водной, в том числе и морской, среде, безусловно, связаны с разнообразием сообществ и субстратов и с недостаточной разработанностью принципов их анализа. Так, В. Д. Брайко (1985), рассматривая основные определения, классифицировала их по двум признакам: характеру субстрата, на котором обитают сообщества (только искусственные или искусственные и естественные), и их положению в пределах водоема (за пределами придонного слоя или включая придонный слой). А. А. Протасов (1982) впервые предложил единые подходы к разграничению сообществ планк-

тона, нейстона, бентоса и перифитона. Он принял во внимание физическую однородность или неоднородность среды их обитания, а также особенности структурообразующих форм. По его определению, «перифитон — это специфическая экологическая группировка гидробионтов, жизнедеятельность которых протекает на разделе жидкой (вода) и твердой (субстраты различного характера и происхождения) фаз, в сообществах которых прикрепленные формы являются эдифицирующими» (Протасов, 1982. С. 12–13). Следовательно, перифитон (обрастание) отличается от бентоса, так как последний, по мнению этого автора, представляет собой другую экологическую группировку организмов, обитающих на разделе двух фаз — воды и мягкого субстрата (грунта), а эдификаторами в ней выступают подвижные формы.

С одной стороны, подход, предложенный А. А. Протасовым (1982), позволяет достаточно четко с единых позиций определить высшие экологические группировки гидробионтов и разграничить население мягких грунтов и твердых субстратов, включая и жесткие грунты. С другой стороны, его определение разделяет единое население дна (бентос), вычлняя из его состава население жестких грунтов, камней, подводных скал, макроводорослей и искусственных субстратов, находящихся на дне. Понятие бентоса как собирательного термина для всех обитателей дна прочно укоренилось в биологии, и для изменения его содержания, очевидно, требуются веские причины.

Если население искусственных субстратов в толще воды четко отграничено от донного, а обитатели грунтов от населения макроводорослей, этого нельзя сказать об обитателях мягких и жестких грунтов. А. А. Протасов прав в том, что бентос — собирательный термин, а население мягких (полутвердых) и твердых субстратов существенно различается по набору жизненных форм и по связи с субстратом. Вместе с тем их объединяет сходный образ жизни, связанный с опорой на плотный субстрат, в отличие, например, от планктонных и nektonных организмов, не имеющих такой опоры в толще воды.

Учитывая сказанное, представляется справедливым объединить все организмы, населяющие твердые субстраты, в самостоятельную экологическую группировку, сохранив за ней общее название «перифитон», а группировки морских организмов называть обрастанием или биообрастанием, чтобы отличить его от других (небио-

логических) форм обрастания, таких как детритное, коррозионное, кристаллизационное и химическое (Characklis, 1984). Тогда бентос следует рассматривать как сборную группировку, объединяющую население мягких и жестких субстратов, такого же ранга, как пелагос, куда входят планктон и нектон.

Следует особо отметить условность понятия «твердый субстрат» применительно к микроорганизмам. Известно (Горбенко, 1990), что сообщества, аналогичные микрообрастанию, развиваются на морской взвеси (детрите) в толще воды. Очевидно, для микроорганизмов твердым можно условно признать любой субстрат, к которому они прикрепляются или по поверхности которого двигаются.

В сообщества микрообрастания входят бактерии и другие одноклеточные: водоросли, грибы (дрожжи) и простейшие. Их состав в Белом море еще недостаточно изучен. Наиболее исследован район Кандалакшского залива, особенно губа Чупа, на берегах которой находятся две биологические станции — Зоологического института РАН и С.-Петербургского государственного университета. Здесь в течение многих лет ведутся работы по экологии и марикультуре мидии. По обилию и числу видов на искусственных субстратах в Белом море наиболее представительны группы бактерий, диатомовых водорослей и гетеротрофных жгутиконосцев. Соотношение значений их обилия в климаксном сообществе может достигать соответственно 640:4:1, а плотность одноклеточных организмов составляет около 10 млн клеток в расчете на 1 см² (Чикадзе, Раилкин, 1992).

Видовой состав бактерий Белого моря практически не изучен, так как специальных микробиологических исследований проводилось крайне мало. По наблюдениям Ю. А. Лайус и Э. Е. Кулаковского (1988), в течение первой недели на предметных стеклах, погруженных в воду на глубину от 0,5 до 3 м в районе опытно-промышленного мидиевого хозяйства возле мыса Картеш, бактерии заметно преобладают над всеми другими группами микроорганизмов. Среди бактерий доминируют палочковидные грамтрицательные формы, типичные для морских обрастаний (ZoBell, 1946; Горбенко, 1977). Встречаются также кокки, вибрионы, спираиллы, скользкие и стебельковые бактерии, цианобактерии и формы, морфологически сходные с бактериями родов *Caulobacter* и *Nyphomicrobium*. Через месяц на делянках субстратах для выращивания мидий в губе Чупа наряду с палочковидными бактериями преимущественно от-

мечались кокки, а спираиллы и стебельковые бактерии значительно реже.

В результате дополнительных исследований (Раилкин и др., 1993) оказалось возможным выделить и охарактеризовать свойства первых колонистов — бактерий, появляющихся на предметных стеклах через два часа после их помещения на глубину 1 м. Из 11 выделенных штаммов 10 были грамотрицательными мелкими палочками и коккобациллами, один представлял собой грамположительные кокки с диаметром клеток 0,5–0,8 мкм. К сожалению, несмотря на большой объем проделанной работы не удалось дать точный таксономический диагноз микроорганизмов. По типу ДНК, отсутствию жгутиков, оксидазоотрицательности и каталазоположительности грамотрицательные штаммы были сходны с бактериями рода *Acinetobacter*, а по типу метаболизма и факультативной аэробности — с *Aeromonas*.

Отметим для сравнения, что в Черном море, наиболее изученном в советское время в отношении микрообрастания, Ю. А. Горбенко (1977) обнаружил 13 видов, широко распространенных в обрастаниях родов *Achromobacter*, *Micrococcus*, *Vibrio*, а также *Bacillus*, *Bacterium*, и *Sarcina*. К типичным колонистам твердых субстратов относятся бактерии рода *Pseudomonas* (ZoBell, 1946; Marshall et al., 1971). Весьма вероятно, что бактерии указанных родов будут в дальнейшем описаны и в обрастаниях Белого моря.

Значительно лучше в опытно-промышленных марихозяйствах губы Чула (мыс Картеш, бухта Круглая) изучен состав диатомовых водорослей. Их основным источником служит микрофитобентос (Бондарчук, Кулаковский, 1988). В районе мидиевых плантаций в сублиторали обнаружено более 50 видов бентосных диатомовых, которые представлены главным образом прикрепленными формами родов *Synedra*, *Cocconeis*, *Fragilaria*, *Berkeleya*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Melosira*, а также подвижными *Amphora* spp., *Bacillaria* spp., *Pleurosigma* spp. (Бондарчук, Кулаковский, 1988). Абиотические условия верхней сублиторали сходны с условиями в марикультуре моллюсков, что дало основание вышеупомянутым авторам говорить о сходстве доминирующих видов. Тем не менее видовые составы диатомовых водорослей в этих сообществах различаются. Л. Л. Бондарчук с коллегами (Бондарчук и др., 1991), рассматривая сезонную смену диатомовых водорослей в условиях марикультуры с конца июня по конец июля, насчитывают от 22 до 38 видов

на капроновой дели. Однако в этой публикации дается только 13 видовых названий диатомовых, обильных в летние месяцы в периоды массового оседания мидий. Здесь приведены известные из литературы данные о видовом составе диатомовых водорослей в марикультуре мидий на Белом море (приложение 1).

На поверхности створок моллюсков *Mytilus edulis* в осенний период найдено 45 видов и варьететов диатомовых водорослей (приложение 2). У о. Великого в Кандалакшском заливе Белого моря, в районе, далеко от массовых скоплений двустворчатых моллюсков, на глубинах от 0,1 до 10 м на искусственных субстратах было обнаружено в общей сложности 35 видов диатомовых (Бондарчук, 1975). Следует сказать, что в Севастопольской бухте Черного моря на искусственных субстратах встречено примерно в два-три раза больше форм (Кучерова, 1957; Горбенко, 1977), чем в марикультуре мидий в Белом море.

Сравнение видовых списков (приложение 1, 2), а также данных по фитобентосу (Бондарчук, Кулаковский, 1988) позволяет сделать заключение о существенном различии составов диатомовых водорослей в сообществах, развивающихся на разных субстратах в одном и том же месте.

Третья группа, доминирующая по численности на искусственных субстратах, представлена гетеротрофными жгутиконосцами. Их состав в микрообрастании губы Чупа Белого моря (приложение 3) был изучен на глубинах 1 и 5 м при разной ориентации пластин обрастания относительно течения (Раилкин и др., 1990). На пластинах через неделю после погружения в море по численности доминировали сидячая хризомонада *Spumella* sp. (= *Monas* sp.) и подвижные кинетопластиды рода *Bodo*, составлявшие вместе 44% от общего числа видов. Наблюдения разных лет свидетельствуют, что в отдельные сезоны в некоторых биотопах на искусственных субстратах могут также выступать доминантами или субдоминантами прикрепленные *Metromonas simplex* (пока неясного систематического положения), проявляющие характерные маятникообразные движения, и сидячие воротничковые жгутиконосцы из отряда Choanoflagellida. Состав видов климаксного сообщества микрообрастания сходен с указанным в приложении 3. К настоящему времени на искусственных субстратах в Белом море описано 25 видов гетеротрофных жгутиконосцев (Раилкин, 1995).

Видовой состав автотрофных жгутиконосцев в сообществах ми-

кребрастания в этом море, к сожалению, не изучался, хотя по численности они стоят на четвертом месте, а в отдельных случаях не уступают гетеротрофным жгутиконосцам или даже превосходят их. Из одноклеточных грибов (дрожжей) упоминаются только актиномицеты (Лайус, Кулаковский, 1988).

Фауну беломорских амев начали исследовать на современном уровне сравнительно недавно. К настоящему времени на искусственных субстратах обнаружено три вида: *Trichamoeba* (*Saccamoeba*) *admirata* (Гудков, Буряков, 1987), *Mayorella dactylifera* (Гудков, Буряков, 1988) и *Euhyperamoeba* (*Hyperamoeba*) *fallax*, выделенная первоначально из дальневосточных сборов (Гудков и др., 1982). Обнаруживаются и другие, точно не идентифицированные представители родов *Mayorella* и *Vexillifera* (Гудков, Серавин, 1985). По нашим наблюдениям, в беломорском микробрастании кроме указанных встречаются амевы родов *Platyamoeba*, *Thecamoeba*, представители отряда Heterolobosea.

Видовое разнообразие ресничных инфузорий наиболее велико в климаксных (устойчиво существующих) сообществах микробрастания (приложение 4). В отдельных биотопах осенью можно было наблюдать большие участки пластин, сплошь покрытые сидячими сукториями *Ephelota gemmipara* или сувойками из рода *Vorticella*. Наряду с гетеротрофными жгутиконосцами, амевами и солнечниками инфузории являются консументами, активно поглощающими путем фагоцитоза основных микробрастателей — бактерии и диатомовые водоросли.

Развитие сообществ микробрастания протекает по типу биологической сукцессии. Убедительные обоснования этой точки зрения были представлены Горбенко (1977), исследования которого проводились на Черном море. Им была установлена последовательность колонизации твердых субстратов микроорганизмами: бактерии, дрожжи, гетеротрофные жгутиконосцы, почти одновременно с последними диатомовые водоросли, позднее инфузории. Экспериментально было доказано, что заселение твердых поверхностей бактериями способствует наступлению следующей, диатомовой стадии сукцессии. Выделяя в окружающую среду (прижизненно и посмертно) различные вещества, диатомовые водоросли, в свою очередь, стимулируют дальнейшее развитие бактерий. Между ними устанавливаются метаболические, или метабиотические, по терминологии Горбенко (1977), взаимоотношения. В развивающем-

ся сообществе между численностями разных групп микроорганизмов (палочковидных бактерий, кокков, олигонитрофильных бактерий, диатомовых водорослей, гетеротрофов и др.) существуют статистически значимые корреляции (Горбенко, 1977, 1990; Горбенко, Крышев, 1985). Совокупность этих и ряда других фактов свидетельствует, что развитие сообществ микрообрастания протекает по типу автогенной сукцессии (Бигон и др., 1989).

В Белом море сукцессии сообществ микрообрастания изучены менее подробно. Установлено, что колонизация твердых субстратов осуществляется в следующем порядке: бактерии, диатомовые водоросли, автотрофные жгутиконосцы, гетеротрофные жгутиконосцы, амёбы, солнечники, инфузории (Раилкин, 1994, 1998в). Принципиально такая же последовательность наблюдается для района опытно-промышленного мидиевого хозяйства: бактерии, диатомовые, жгутиконосцы, амёбы, инфузории (Лайус, Кулаковский, 1988). Сходный порядок колонизации описан у берегов Майами-Бич в Атлантическом океане (Редфилд, Диви, 1957): бактерии, далее почти одновременно диатомовые водоросли, автотрофные и гетеротрофные жгутиконосцы (водоросли и жгутиконосцы, по терминологии этих авторов), в последнюю очередь – инфузории. В Мексиканском заливе на металлических поверхностях микроорганизмы появлялись в следующем порядке: бактерии, диатомовые водоросли, ресничные инфузории (Little, 1984). Обобщая литературные данные, можно выделить четыре стадии сукцессии микрообрастания: бактериальную, автотрофную, гетеротрофную (протозойную) и устойчивую, или климаксную, как в случае заключительной стадии макрообрастания. Следует указать, что при развитии микроперифитона на твердых поверхностях в пресных водах отмечаются такие же стадии в той же последовательности (Cairns, 1982).

При погружении твердого тела в морскую среду на его поверхности адсорбируются растворенные в ней органические вещества: аминокислоты, пептиды, жирные и гуминовые кислоты, сахара (Хайлов, 1971; Раймонт, 1983). Они изменяют ее электрический заряд и химические свойства (Marshall, 1980; Vaier, 1984). Определенные аминокислоты и сахара являются аттрактантами бактерий (Громов, Павленко, 1989). Таким образом, адсорбированный слой органических молекул может способствовать оседанию бактерий и служить им в качестве пищи. Поэтому закономерно, что первопоселенцами на твердых поверхностях, погруженных в море, становятся

карликовые бактериальные клетки, представляющие собой голодающие копиотрофные формы (Kjelleberg, 1984; Раилкин и др., 1993).

К копиотрофам относят бактерий, которые, в отличие от олиготрофов, способны быстро расти и размножаться при высокой концентрации питательных веществ в среде. Копиотрофы хорошо растут на высокопитательных средах и не растут на бедных средах. В олиготрофных водах, к которым относятся моря, именно на поверхностях раздела фаз вода - твердая поверхность локально создаются повышенные концентрации органических веществ. Среди микроорганизмов, попадающих в такие микробиотопы, первыми могут использовать эти пищевые ресурсы копиотрофные бактерии. По форме это мелкие палочки или коккобациллы (Лайус, Кулаковский, 1988; Раилкин и др., 1994).

Копиотрофные бактерии появляются на субстратах через один-два часа (Раилкин и др., 1994). В условиях опытно-промышленного участка марикультуры (губа Чуша) они доминируют в течение первых трех суток (Лайус, Кулаковский, 1988), утилизируя значительную часть адсорбированной органики и подготавливая микроусловия для развития на твердой поверхности олиготрофных микроорганизмов. Через 5 сут преобладают средние по размерам и крупные палочки — олиготрофы. Отмечаются и стебельковые бактерии, вероятно, родов *Caulobacter* и *Hyphomicrobium*, а также кокки.

По нашим данным (Раилкин, 1994, 1998в), на контрольном участке, удаленном от крупных естественных или искусственных поселений мидий, численность бактерий достигает максимума через 2,5 сут и в течение последующих четырех недель наблюдений изменяется незначительно.

Первые диатомовые водоросли появляются в Белом море на капроновой деке и предметных стеклах уже через сутки после их погружения на глубину от 0,1 до 10 м (Бондарчук, 1975; Раилкин, 1994, 1998в). По мере развития водорослей их численность достигает наибольших значений на искусственных субстратах в верхнем трехметровом слое, т. е. там, где осуществляется выращивание мидий. Установлено (Бондарчук и др., 1991), что в условиях марикультуры господствующее положение занимают колониальные формы. Доминантой в течение первой недели (24 июня–1 июля 1987 г.) была *Fragilaria striatula*, субдоминантами — *Fragilaria* sp., *Melosira moniliformis* и *M. nummuloides*. На второй неделе к ним добавилась в качестве субдоминанты *Synedra tabulata*. Видовое раз-

нообразии возросло от 17 видов в первую неделю до 22–26 видов во вторую, главным образом за счет одиночных подвижных форм, таких как *Navicula cryptocephala*, *Amphora coffeaeformis*, *Pleurosigma* sp. и др. В дальнейшем общее число видов сохранялось практически на этом же уровне. Через три недели на субстратах *Melosira* spp. занимали доминирующее положение, вытесняя весеннюю форму *F. striatula*. В течение четвертой недели при сохранении доминирования видов рода *Melosira* резко возросла (до 50%) численность *Berkeleya rutilans*, этот вид начал лидировать на пятой неделе, т. е. в конце июля. Значит, для сукцессии диатомовых водорослей в условиях марикультуры в период оседания личинок мидий характерна последовательная смена колониальных форм, образующих доминантный комплекс. Весенний вид *Fragilaria striatula* в середине июля замещается летними видами *Melosira* spp., а в конце месяца формируется комплекс видов, по численности и биомассе доминирует *B. rutilans*.

Летом в течение 7–14 сут на деляных субстратах, помещенных в поверхностные воды Белого моря, формируется слой диатомовых водорослей (Бондарчук и др., 1991), на который оседают гетеротрофные и автотрофные микроорганизмы. В это время высока численность диатомовых (около 150–300 тыс. клеток/1 см нити деля), а видовое разнообразие приближается к максимальному и в дальнейшем почти не изменяется. Сукцессия протозойных видов сообществ микрообрастания пока не изучена. Единичные клетки гетеротрофных жгутиконосцев появляются на субстратах через 2,5 сут (Раилкин, 1994, 1998в). При тщательном осмотре всей площади предметного стекла или ее значительной части иногда удается также обнаружить голых амёб или солнечников. Простейшие в значительном количестве заселяют субстраты через 15–20 сут.

Климаксные сообщества микрообрастания, по нашим наблюдениям, формируются в летне-осенний период через 3–5 недель. Особенность их сукцессии состоит в прогрессивном увеличении видового разнообразия и численности входящих в них групп микроорганизмов. Сообщества микрообрастания, как и сообщества макрообрастания, имеют выраженную вертикальную ярусную структуру, что было установлено в Азовском море Е. М. Парталы (1980). В условиях Белого моря можно выделить четыре основных яруса. Самый нижний образуют бактерии и диатомовые водоросли, первыми оседающие на твердые поверхности. Поверх них распола-

гаются два яруса: подвижных простейших и прикрепленных простейших. Верхний ярус образуют протяженные колонии диатомовых водорослей, таких как *Berkeleya rutilans*, *Melosira moniliformis*, *M. nummuloides* и др., поднимающиеся над субстратом и образующие полог над всем сообществом.

Погружаемые в воду твердые субстраты обрастают достаточно быстро. Таким образом, личинки мидий в условиях марикультуры оседают не на голую поверхность, а на хорошо структурированную слизистую пленку микрообрастания. В Белом море этих моллюсков выращивают на глубине 0–3 м на шероховатых субстратах (капроновой дели и фале), размещаемых в воде вертикально (Кулаковский, Кунин, 1983). При нанесении на субстраты (пластины) пленки микрообрастания число осевших на них мидий увеличивается в 1,5–2 раза, по сравнению с субстратами без пленки (Раилкин, 1998а).

По наблюдениям ряда исследователей (Бондарчук, Кулаковский, 1988; Бондарчук и др., 1991), при интенсивном развитии в микрообрастании колониальных диатомовых водорослей количество осевших мидий снижается. К особо опасным отнесены *Melosira moniliformis* и *M. nummuloides*. В условиях пониженного водообмена возможно отрицательное влияние *Berkeleya rutilans*. Согласно нашим наблюдениям разных лет, в отдельных районах губы Чуша в период оседания мидий колониальные диатомовые родов *Fragilaria*, *Tabellaria* и *Rhabdonema* также могут достигать значительной численности в микрообрастании твердых субстратов. Все перечисленные водоросли образуют лентовидные или древовидные (*B. rutilans*) колонии длиной несколько миллиметров, иногда до 1 см и более.

Вопрос об отрицательном влиянии колониальных диатомовых на личинок мидий был изучен экспериментально в период интенсивного развития водорослей на субстратах. Диатомовые водоросли и моллюски хорошо обрастают тонкие капроновые нити (рыболовную леску). Оказалось, что с уменьшением диаметра нити плотность мидий возрастает (таблица). Такая же тенденция наблюдается и у водорослей, за исключением диаметра нити 0,30 мм. Например, при изменении диаметра от 1 до 0,15 мм плотность диатомовых увеличивалась в 4,6 раза, а мидий — в 8,8 раза (таблица). В период оседания мидий на субстратах доминировали *Melosira moniliformis*, *Fragilaria* spp. (*F. striatula* + *F. sp.*) и *Rhabdonema minutum*. Диато-

мовые *Berkeleya rutilans*, как и *Tabellaria fenestrata*, достигли значительного развития только в одном случае. Количественные данные по обрастанию колониальными диатомовыми капроновой дели, известные из литературы (Бондарчук и др., 1991), можно сравнить с нашими, если их пересчитать на единицу площади с учетом шероховатости дели. Приняв диаметр нити дели равным 2 мм и взяв поправку на шероховатость 1,2, приходим к выводу, что значения численности, приведенные в указанной работе, следует уменьшить в 7,5 раза. Тогда, в период оседания личинок мидии искомые значения плотности, вероятно, составляли (тыс. клеток/см²): *M. moniliformis* 43–57, *B. rutilans* 2–7, *F. striatula* менее 20. Эти оценки близки к установленным нами.

**Плотность мидий *Mytilus edulis* (экз./см²)
и колониальных диатомовых водорослей (тыс. клеток/см²)
на капроновых нитях**

Диаметр нити, мм	Плотность мидий	Плотность диатомовых водорослей					
		<i>M</i>	<i>B</i>	<i>F</i>	<i>R</i>	<i>T</i>	Общая
1,00	33,7±5,7	18±7	—	58±10	4±2	—	80
0,80	40,0±8,9	32±7	3±3	47±10	30±9	10±6	122
0,30	76,4±24,1	26±12	—	40±10	33±13	—	99
0,15	297,1±56,9	119±36	—	106±45	145±49	—	370

Примечание. *M* – *Melosira moniliformis*, *B* – *Berkeleya rutilans*, *F* – *Fragilaria* spp., *R* – *Rhabdonema minutum*, *T* – *Tabellaria fenestrata*.

При интенсивном развитии колониальные диатомовые водоросли могут образовывать густые заросли на субстрате и даже смыкаться в виде полога над его отдельными участками. Возможно, подобные наблюдения и послужили основанием для мнения ряда ученых (Бондарчук, Кулаковский, 1988; Бондарчук и др., 1991) о конкурентных отношениях за субстрат между молодью мидий и диатомовыми водорослями. На самом деле, личинки моллюсков оседают на колонии водорослей, ползают и легко удерживаются на них. Из рассмотренных выше данных следует, что мидии предпочитают тонкие нитчатые субстраты, какими по форме, собственно, и являются колониальные диатомовые. Конечно, при чрезмерном обрастании субстратов может происходить отрыв особенно длинных колоний, а значит, и сидящих на них мидий. Это, безусловно, уменьшит численность осевших моллюсков. Однако такое снижение численности едва ли правомерно объяснять действием вредных

видов. К тому же избыточное развитие диатомовых водорослей не наблюдается в молодых сообществах микрообрастания, на которые в условиях марикультуры и оседают личинки моллюсков.

В литературе рассматривался вопрос о диатомовом обрастании раковин мидий (Кулаковский, Рычкова, 1985). Как отмечается (Бондарчук, Кулаковский, 1988), в условиях марикультуры доминирующим видом створок является *Synedra tabulata*, субдоминантами — *Cocconeis costata* и *C. scutellum*. Максимальная численность диатомовых зарегистрирована на моллюсках возрастом 3–4 года и составляет 2–5 млн клеток на раковину. По мнению исследователей (Бондарчук, Кулаковский, 1988), эти диатомовые водоросли могут оказывать положительное влияние на мидий, так как служат им пищей и выделяют кислород.

В условиях марикультуры в Белом море личинки оседают на капроновую дель или канаты, покрытые слоем микрообрастания. Практика показала, что субстраты, которые чрезмерно или, напротив, недостаточно обильно обросли бактериями, диатомовыми водорослями и простейшими, плохо заселяются личинками мидии. Считается, что оптимальный срок постановки субстратов в море — за неделю до массового появления в планктоне моллюсков, готовых к оседанию (Кулаковский, 1987). Возникает естественный вопрос: как определить точную дату постановки субстратов? Как заранее предугадать, когда же начнется массовое оседание моллюсков? Удовлетворительного ответа пока нет ни у ученых, ни у практиков.

Обнаруженное недавно явление быстрого восстановления мягко разрушенных сообществ микрообрастания (Раилкин, 1994, 1998в) позволяет найти выход из этого положения. Решение связано с возможностью получения сообществ микрообрастания с заданными количественными характеристиками. Основы нового подхода сводятся к следующему. Природное сообщество микрообрастания можно удалить с твердой поверхности в воду без разрушения составляющих его микроорганизмов. Если в образованную клеточную суспензию поместить в горизонтальном положении субстрат той же площади, то при низкой температуре в течение приблизительно 12 ч на нем восстановится разрушенное сообщество. Происходит это за счет колонизации микроорганизмами твердой поверхности, причем последовательность их оседания совпадает с наблюдаемой в море: бактерии, диатомовые водоросли, автотрофные и гетеротрофные жгутиконосцы, амёбы, солнечники, инфузории.

Быстрое восстановление мягко разрушенных сообществ микрообрастания было названо самосборкой (Раилкин, 1993), так как одноклеточные организмы, на которые было «разобрано» (диссоциировано) сообщество, собираются в определенном порядке на том же (или новом) субстрате, при этом восстанавливается видовая, численная, трофическая и топическая структура сообщества.

Из описанного явления нетрудно вывести определенную технологию, позволяющую переносить сообщества микрообрастания с одного субстрата на другой. Для целей марикультуры мы предлагаем предварительно наращивать большие биомассы микрообрастания в море на одних субстратах, а затем переносить их на новые субстраты. Все необходимые процедуры по переносу сообществ можно выполнить в течение суток, что, очевидно, не нарушит естественного процесса оседания мидии и позволит получить высокие плотности осевших моллюсков. Таким образом, появляется возможность практического использования микрообрастания как экологического фактора регулирования численности мидий на этапе формирования поселений этих моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

Айзатулин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М. Океан, активные поверхности и жизнь. Л., 1979. 192 с.

Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни Волги. Саратов, 1924. 210 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. Т. 2. М., 1989. 477 с.

Бондарчук Л. Л. Диатомовые обрастания стеклянных пластинок в Кандакшском заливе // Тр. Кандакшского гос. заповедника. Мурманск, 1975. Вып. 9. С. 265–269.

Бондарчук Л. Л., Кулаковский Э. Е. Некоторые данные по развитию бентосных диатомовых водорослей на мидиевых хозяйствах в Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., 1988. С. 65–73.

Бондарчук Л. Л., Кулаковский Э. Е., Халаман В. В. Начальные стадии колонизации искусственных субстратов микроводорослями в условиях марикультуры мидий (Белое море) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 256–266.

Брайко В. Д. Обрастание в Черном море. Киев, 1985. 124 с.

Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М., 1992. 124 с.

Вернадский В. И. Живое вещество. М., 1978. 358 с.

Галкина В. Н. Метаболиты мидий (*Mytilus edulis*) в составе растворенного органического вещества морской воды // Океанология. 1982. Т. 22. Вып. 1. С. 125–130.

Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры ми-

дий в Белом море на окружающую среду // *Океанология*. 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 321–324.

Гальцова В. В., Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е. и др. Исследование биоценоза мидий на искусственных субстратах в условиях марикультуры на Белом море // *Экология обростания в Белом море*. Л., 1985. С. 76–88.

Гаркавая Г. П., Головкин А. Н., Галкина В. Н. Метаболиты массовых морских организмов как источник биогенных веществ в прибрежной зоне моря // *Биология Баренцева и Белого морей*. Апатиты, 1976. С. 12–18.

Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев, 1977. 257 с.

Горбенко Ю. А. Экология и практическое значение морских микроорганизмов. Киев, 1990. 160 с.

Горбенко Ю. А., Крышев И. И. Статистический анализ динамики экосистемы морских микроорганизмов. Киев, 1985. 144 с.

Громов Б. В., Павленко Г. В. Экология бактерий. Л., 1989. 248 с.

Гудков А. В., Буряков В. Ю. Новый вид лимаксной амебы (*Sarcodina*, *Lobosea*) из Белого моря // *Зоол. журн.* 1987. Т. 66. Вып. 6. С. 928–930.

Гудков А. В., Буряков В. Ю. *Mayorella dactylifera* sp. n. (*Gymnamoebia*, *Paramoebidae*) и краткий обзор морских видов майорелл // *Зоол. журн.* 1988. Т. 67. Вып. 6. С. 927–931.

Гудков А. В., Серавин Л. Н. Изучение представителей голых амеб (*Protozoa*, *Lobosea*, *Gymnamoebia*) фауны микрообростания в Белом море // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря*. Архангельск, 1985. С. 107.

Гудков А. В., Серавин Л. Н., Раилкин А. И. Новая морская амеба *Huperamoeba fallax* gen. et sp. n. (*Protozoa*, *Lobosea*) // *Зоол. журн.* 1982. Т. 61. Вып. 9. С. 1285–1290.

Зевина Г. Б. Биология морского обростания. М., 1994. 135 с.

Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // *Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море*. Л., 1987. С. 64–67.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 35 с.

Кулаковский Э. Е., Рычкова М. А. Видовой состав диатомовых водорослей, обростающих мидий в условиях марикультуры // *Экология обростания в Белом море*. Л., 1985. С. 89–91.

Кучерова З. С. Видовой состав и сезонная смена диатомовых морских обростаний // *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1957. Т. 9. С. 22–29.

Лайус Ю. А., Кулаковский Э. Е. Сообщество перифитонных микроорганизмов в условиях марикультуры мидий на Белом море: основные этапы его формирования // *Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море*. Л., 1988. С. 74–82.

Милейковский С. А. Экология и поведение личинок мидий во время их пребывания в планктоне // *Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах*. Л., 1979. С. 86–88.

Парталы Е. М. К изучению вертикальной структуры биоценоза морского обростания // *Биология моря*. 1980. № 4. С. 79–81.

Протасов А. А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 1. С. 9–13.

Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев, 1994. 308 с.

Раилкин А. И. Устройство для экспонирования пластин обрастания // Патент РФ № 1242081, класс А 01 К 61/00, приоритет 7.01.1985, зарегистрирован 29.06.1993.

(Раилкин А. И.) *Raikin A. I. Self-assemblage of marine microfouling communities // Proceed. 9th Internat. Congr. Protozool. Berlin, 1993. P. 103.*

Раилкин А. И. Самосборка сообществ морского микрообрастания // Докл. РАН. 1994. Т. 337. № 1. С. 140–143.

Раилкин А. И. Гетеротрофные флагелляты на искусственных субстратах в Белом море // Цитология. 1995. Т. 37. № 11. Р. 951–956.

Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб., 1998а. 272 с.

Раилкин А. И. Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестник С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1998б. Вып. 3. С. 10–12.

(Раилкин А. И.) *Raikin A. I. The pattern of recovery of disturbed microbial communities inhabiting hard substrates // Hydrobiologia. 1998в. Vol. 385. P. 47–57.*

Раилкин А. И., Жуков Б. Ф., Золотарев В. А. Фауна, экология и распределение бесцветных гетеротрофных флагеллат на искусственных субстратах в Белом море // Экология морских и пресноводных свободноживущих простейших. Л., 1990. С. 47–57.

Раилкин А. И., Павленко Г. В., Скугарова М. Г. Подавление адгезии бактерий — первопоселенцев обрастания Белого моря // Микробиология. 1993. Вып. 5. С. 951–962.

Раилкин А. И., Фатеев А. Э. Стандартизация биологических испытаний. 1. Гидрофлюгер — устройство для экспонирования пластин обрастания // Вестн. Ленингр. ун-та. 1990. Сер. 3. Вып. 3. С. 11–19.

Раимонт Дж. Планктон и продуктивность океана. В 3 т. Т. 1. Фитопланктон. М., 1983. 568 с.

Редфилд А. К., Диви Э. С. Изменения во времени и биотические сукцесии // Морское обрастание и борьба с ним. М., 1957. С. 68–75.

Резниченко О. Г., Солдатова И. Н., Цигом-Лукачина Е. А. Итоги науки и техники. М., 1976. 120 с.

Соловьева А. А., Галкина В. Н., Гаркавая Г. П. Экспериментальное изучение влияния растворенного органического вещества метаболитов мидий на природное сообщество фитопланктона Белого моря // Океанология. 1977. Т. 17. Вып. 3. С. 449–458.

Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.

Чикадзе С. З., Раилкин А. И. Глюкоза подавляет оседание, прикрепление и метаморфоз гидроидного полипа *Obelia loveni* // Вестн. С.-Петербург. ун-та. 1992. Сер. 3. Вып. 3. С. 29–32.

Baier R. E. Initial events in microbial film formation // *Marine Biodeterioration: Interdisciplinary Study. Annapolis, 1984. P. 57–62.*

Burke R. D. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae // *Can. J. Zool. 1983. Vol. 61. № 8. P. 1701–1719.*

Cairns J. Jr. Freshwater protozoan communities // *Microbial interactions and communities. Vol. 1. London, 1982. P. 249–285.*

- Characklis W. G.* Biofilm development: a process analysis // Microbial adhesion and aggregation. Berlin etc, 1984. P. 137-157.
- Crisp D. J.* Overview of research on marine invertebrate larvae, 1940-1980 // Marine Biodeterioration: Interdisciplinary Study. Annapolis, 1984. P. 103-126.
- Kjelleberg S.* Adhesion to inanimate surfaces // Microbial adhesion and aggregation. Berlin etc, 1984. P. 51-70.
- Little B. J.* Succession in microfouling // Marine Biodeterioration: Interdisciplinary Study. Annapolis, 1984. P. 63-67.
- Marshall K. C.* Microorganisms and surfaces // BioScience. 1980. Vol. 30. № 4. P. 1413-1416.
- Marshall K. C., Stout R., Mitchell R.* Selective sorption of bacteria from seawater // Can. J. Microbiol. 1971. Vol. 17. № 11. P. 1413-1416.
- Morse D. E.* Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // Bull. Mar. Sci. 1990. Vol. 46. № 2. P. 465-483.
- Patterson D. J., Lausen J., Corlis J. O.* The ecology of heterotrophic flagellates and ciliats living in marine sediments // Progress in Protozool. 1989. Vol. 3. P. 185-277.
- Weitzel R. L.* Periphyton measurements and applications // Methods and measurement of periphyton communities: a Review. Philadelphia. ASTM STP 690. 1979. P. 3-33.
- ZoBell C. E.* Marine microbiology. Waltham Massachusetts, 1946. 240 p.

**Приложение 1. Видовой состав массовых видов
диатомовых водорослей микрообрастания
летом в условиях марикультуры
(по: Бондарчук, Кулаковский, 1988; Бондарчук и др., 1991)**

<i>Amphora coffeaeformis</i>	<i>Navicula cryptocephala</i>
<i>Amphora exigua</i>	<i>Nitzschia marginulata</i>
<i>Berkeleya rutilans</i>	<i>Nitzschia closterium</i>
<i>Cocconeis costata</i>	<i>Nitzschia</i> sp.
<i>Fragilaria striatula</i>	<i>Pleurosigma</i> sp.
<i>Fragilaria</i> sp.	<i>Skeletonema costatum</i>
<i>Melosira moniliformis</i>	<i>Synedra tabulata</i>
<i>Melosira nummuloides</i>	

**Приложение 2. Видовой состав диатомовых водорослей
на створках мидий в условиях марикультуры
(по: Кулаковский, Рычкова, 1985, с изменениями)**

<i>Achnanthes hauskiana</i>	<i>Licmophora ehrenbergii</i>
<i>Bacillaria ovalis</i>	f. <i>angustata</i>
<i>Bacillaria socialis</i>	<i>Licmophora gracilis</i>
<i>Cocconeis pediculus</i>	<i>Licmophora paradoza</i>
<i>Cocconeis placentula</i>	<i>Licmophora paradoza</i>
<i>Cocconeis quarnerensis</i>	var. <i>tinta</i>
<i>Cocconeis scutellum</i>	<i>Melosira juergensii</i>

Cocconeis scutellum
var. *stauroneiformis*
Coscinodiscus desrescens
Coscinodiscus lacustris
Coscinodiscus subtilis
Cyclotella kuetzingiana
Cyclotella kuetzingiana
var. *plenetophora*
Cyclotella kuetzingiana
var. *radiosa*
Cyclotella kuetzingiana
var. *schumannii*
Grammatophora arctica
Grammatophora marina
Gomphonema olivaceum
Gomphonema olivaceum
var. *calcareum*
Gomphonema quadripunctatum
Hyalodiscus scoticus
Licmophora ehrenbergii

Navicula cancellata
Navicula cancellata
var. *retusa*
Navicula directa
Navicula menisculus
Nitzschia bilobata
Pleurosigma praelongum
Rhabdonema arcuatum
Rhabdonema minutum
Rhoicosphenia curvata
Stephanodiscus astraeca
Stephanodiscus hantzschii
Surirella ovalis
Synedra crystallina
Synedra investiens
Synedra tabulata
Synedra tabulata
var. *acuminata*
Synedra tenera
Thalassiosira excentrica

**Приложение 3. Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев
в климаксном сообществе микрообрастания
на Белом море (по: Райлкин, 1995, с изменениями)**

Amastigomonas caudata
Anisonema sp.
Apusomonas proboscidea
Bicosoeca lacustris
Bodo curvifilus
Bodo globosus
Bodo minimus
Bodo ovatus
Bodo repens
Bodo saltans
Bodo sorokini
Bodo spora
Bodo sp. 1
Bodo sp. 2

Bodomorpha minima
Cercobodo fusiformis
Codonosiga botrytis
Lagoenoeca belomorika
Metromonas simplex
Monosiga sp.
Oicomonas sp.
Pleuromonas jaculans
Rhynchomonas nasuta
Scytomonas sp.
Spumella sp.

**Приложение 4. Видовой состав массовых видов инфузорий
в климаксном сообществе микрообрастания на Белом море**

Acineta tuberosa
Aspidisca major
Aspidisca psammobiotica
Chlamydonon triquetrus
Ephelota gem'nipara
Epiclintes ambiguus

Euplotes sp.
Holosticha diademata
H. kessleri
Loxophyllum levigatum
Vorticella sp.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ МАКРООБРАСТАНИЯ СУБСТРАТОВ ПРОМЫШЛЕННОЙ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ (Белое море)

Н. В. МАКСИМОВИЧ, М. В. МОРОЗОВА

С.-Петербургский государственный университет

Среди многих вопросов, требующих своего решения при создании концепции марикультуры *Mytilus edulis* L. в Белом море, вопрос о формировании сообществ обрастания на искусственных субстратах занимал далеко не последнее место (Сиренко и др., 1978; Ошурков, 1985; Ошурков, Серавин, 1983; Серавин и др., 1985; Халаман, 1986; 1989; Халаман, Кулаковский, 1993). Было показано, что в условиях Кандалакшского залива сообщество *M. edulis* типично для обрастания подвесных субстратов. В принципе, суть биотехнологии промышленной марикультуры мидий в Белом море (Кулаковский, Кунин, 1983; Кулаковский, Миничев, настоящий сборник) сводится к созданию оптимального режима для формирования именно сообществ *M. edulis*. Структурные параметры таких сообществ на субстратах экспериментально-промышленного участка марикультуры (о. Феттах, мыс Картеш) рассмотрены в работах В. В. Халамана (1986; 1989; 1993). Основное внимание в них обращено на особенности развития биоценоза мидий и поселений сопутствующих им в обрастании форм макробентоса и перифитона. Были определены основные параметры и характерные этапы сукцессии биоценоза *M. edulis* (Халаман, 1993), в котором мидии выступают как доминирующий вид, вид-эдификатор и вид-консорт.

При мониторинге хозяйств промышленной марикультуры, установленных в акваториях Соностровского архипелага, Керетского

© Н. В. Максимович, М. В. Морозова, 2000

архипелага и губы Кузокоцкой, который проводится сотрудниками Биологического института С.-Петербургского университета начиная с закладки самого первого участка марикультуры в Соностровском хозяйстве в 1985 г., было отмечено развитие на субстратах и таких сообществ макробентоса, в которых мидии отсутствуют или включены только на условиях субдоминирования. Оказалось, что даже незначительные отклонения от биотехнологии культивирования (Кулаковский, Кунин, 1983), в частности смещение сроков постановки субстратов, ведут к их заселению в основном другими организмами-обрастателями: асцидиями, гидроидами, водорослями. Такие сообщества, на первый взгляд, заметно разнятся друг от друга по составу. На разных участках марикультуры и на разных субстратах в пределах одного участка они отличаются по виду-консорту и масштабам распространения, занимая отдельные субстраты или их части либо практически полностью замещая сообщества мидий на всем участке марикультуры (Максимович и др., 1993).

Таким образом, это явление следует признать закономерным для марикультуры *M. edulis* на Белом море. Наиболее вероятные его причины состоят в нарушении биотехнологии культивирования мидий вкупе с нестабильностью фенологии гидрологических и биологических процессов в Белом море. Нет необходимости подчеркивать важность исследований обстоятельств и эффектов образования таких нерегламентных сообществ для развития марикультуры беломорских мидий.

Первые эффекты снижения плотности поселения мидий на субстратах и их доли в биоценозах обрастания (до 3–4% от общей биомассы сообщества) были отмечены на участках Соностровского хозяйства марикультуры, установленных в 1985–1986 гг. (Голиков и др., 1988). Затем масштабы потерь, связанных с замещением на субстратах биоценоза *M. edulis* другими сообществами, были определены практически для всех участков марикультуры (Максимович и др., 1993). Настоящая работа представляет собой предварительный анализ этого явления на примере сообществ макробентоса участков марикультуры хозяйства губы Никольской. Ее цель состоит в изучении пространственной неоднородности структуры сообществ обрастания, развивающихся на искусственных субстратах в условиях промышленного выращивания беломорских мидий. Задачи исследования: а) типизация сообществ обрастания, б) выявление

закономерностей в распределении типичных эпibiозов на субстратах марикультуры, в) анализ влияния организмов-обрастателей на структурно-функциональные параметры поселений мидий.

Работа выполнена на базе Морской биологической станции С.-Петербургского университета на о. Средний в Кандалакшском заливе Белого моря. Исследованы два участка хозяйства марикультуры губы Никольской, установленные в 1989 г. (рис. 1, участки 9 и 10). Каждый участок представляет собой несколько рядов пластиковых плотов, несущих 14 линий искусственных субстратов (отрезки скрученной капроновой дели или капроновые канаты длиной 3 м). Расстояние между рядами составляет около 10 м. В пределах одного участка площадью около 2 га размещено примерно 14 000 трехметровых субстратов.

Материал собран в течение летних сезонов 1993 и 1994 гг. по следующей схеме: на каждом участке было выделено по пять станций: четыре по углам и одна в центре (рис. 1), для того чтобы учесть возможную неоднородность условий жизнедеятельности мидий в пределах одного участка (Кулаковский и др., 1988). На каждой станции просматривали до пяти субстратов и из них отбирали два-три отрезка, имеющие нерегламентный состав обрастания. При пробоотборе фиксировались глубина взятия пробы, характер субстрата (дель или канат), а также площадь проективного покрытия всех субстратов мидиями (проценты). Всего было осмотрено около 150 субстратов. Из них мы выбрали 48 отрезков, на большей части которых обрастание визуально не могло быть оценено как сообщество *M. edulis*. Некоторые из проб характеризовались как мидийный оброст и были взяты для сравнительного анализа структурных параметров поселений мидий. Проба представляла собой тотальный сбор организмов с части субстрата длиной 20-30 см (в дальнейшем все количественные данные приведены к отрезку субстрата 10 см). Организмы просчитывали, обсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали на аналитических или торсионных весах в зависимости от величины объекта. У мидий измеряли максимальный линейный размер раковины и устанавливали значения годового линейного прироста в онтогенезе. За метки сезонной периодичности роста на раковинах принимали полноциклические ступенчатые структуры, разделяющие соседние ростовые кольца (Максимович, Чемоданов, 1986). Измерения проводили с точностью до 1 мм.

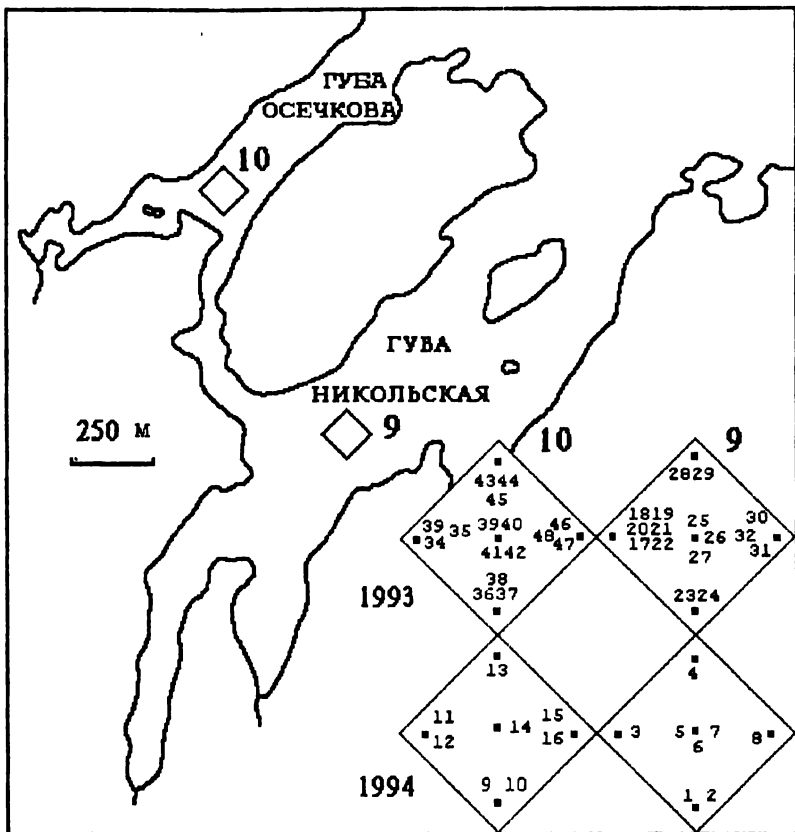


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Участки марикультуры отмечены прямоугольниками. Распределение проб по станциям в оба сезона наблюдений отмечено цифрами на схемах участков марикультуры.

Для анализа сопряженности видов на основе учета их встречаемости в отдельных пробах, а также для определения сходства описаний использовали индекс сходства Серенсена (K_s):

$$K_s = 2c/(a + b),$$

где a и b — виды сравниваемых образцов, c — количество общих видов. Для анализа сходства описаний по показателям обилия видов использовали индекс Чекановского (K_c):

$$K_c = 2 \sum_j \min(X_{Aj}, X_{Bj}) / (\sum_j X_{Aj} + \sum_j X_{Bj}),$$

где X_{Aj} , X_{Bj} -- показатели обилия (плотность или биомасса) видов A и B j -го описания, $\min(X_{Aj}, X_{Bj})$ -- наименьшая из величин обилия видов в j -м описании. При использовании показателей биомассы данные нормировали, так как у разных групп гидробионтов (например, *Panopoda* и *Ascidia*) ее величины оказались несопоставимыми на порядки. При использовании показателей плотности видов из первичной матрицы были исключены животные и растения, для которых подсчет особей в пробах не представлялся возможным (губки, гидроидные полипы, водоросли). По итогам попарного сличения параметров сообществ создавали матрицы индексов. Их анализ проводили с помощью классификационных процедур. Кластеризацию осуществляли методом группового среднего. Ее результаты представляли графически в виде дендрограмм.

Структурные характеристики поселений мидий в условиях субдоминирования и в типичном сообществе *M. edulis* сравнивали с помощью дисперсионного анализа. Для нормализации вариационного ряда и выравнивания дисперсий варианты трансформировали в логарифм.

ХАРАКТЕРНЫЕ СООБЩЕСТВА ОБРАСТАНИЯ И ИХ СТРУКТУРА

При визуальном анализе субстратов было отмечено, что часто в самой нижней части субстратов, особенно вокруг заключенного в дель груза, мидии замещаются другими организмами-обрастателями. Распространение таких сообществ вверх по субстрату оказалось относительно редким явлением. Только в двух случаях на участке губы Осечковой «немидийные» обрастания занимали всю длину субстрата. Для исследований были выбраны обрастания, занимающие значительные (до 1 м) отрезки субстратов. Рассмотрим возможности их дифференциации на основе анализа качественного состава и количественных характеристик отдельных описаний.

Группировка описаний по видовому составу

В составе обрастания 48 отрезков субстратов было обнаружено всего 25 таксонов животной и растительной природы: 20 видов животных и 5 видов растений. Из них в губе Никольской было отмечено 19 видов, в губе Осечковой 24 вида (табл. 1). Разницу составляют четыре вида водорослей (*Cladophora rupestris*, *Chordaria* sp., *Corallina* sp., *Polysiphonia urceolata*) и три вида животных (*Lucernaria batyphila*, *Pseudophallene* sp. и *Musculus discors*). Предварительный анализ полученных материалов позволил выявить следующие тенденции в варьировании параметров сообществ обрастания обоих участков.

Количество регистрируемых таксонов сильно варьирует в зависимости не только от участка, но и от сезона пробоотбора (табл. 1). Особенно существенной оказалась разница для участка марикультуры губы Осечковой — всего 13 видов в 1993 г. и 23 в 1994 г. Следует отметить, что на участках субстратов, собранных здесь в 1993 г., мидий было заметно больше, чем в остальных описаниях. В каждом отдельном описании на том и другом участке регистрировали от 4 до 16 видов.

Встречаемость разных таксонов на субстратах также оказалась неодинаковой. Почти в 80% проб были отмечены следующие виды: *Hiatela arctica*, *M. edulis*, *Nereis pelagica*, *Harmothoe imbricata*, *Styela rustica* (табл. 2). К более редким, но обычным видам можно отнести *Balanus crenatus*, *Asterias rubens*, *Terebellides stroemi*, *Molgula griffithsii*, *Boltenia echinata*. Некоторые организмы-обрастатели были встречены в единичных экземплярах и всего в одном-трех описаниях: *L. bathyphila*, *M. discors*, почти все водоросли, кроме *Laminaria saccharina*. Для формального разделения всех видов на характерные для описываемого обрастания и случайные была проведена их классификация по совместной встречаемости в сообществах с использованием индекса Серенсена (рис. 2). В результате на уровне сходства 0,1 отчетливо прослеживается тенденция расхождения видов по двум кластерам. Кластер В включает в себя группу из семи редких и, очевидно, случайных для рассматриваемого явления видов. Сюда относятся двустворчатые моллюски *M. discors*, губки *Halichondria panicea* и офиуры *Ophiopholis aculeata*, а также макрофиты *Chordaria* sp., *Corallina* sp., *Polysiphonia urceolata* и *Cladophora rupestris*. Относительно высокий уровень сходства встречаемости большинства видов этой группы является оче-

Таблица 1. Состав сообществ макрообрастания субстратов участков хозяйства марикультуры мидий

Организмы	г. Никольская		г. Осечкова	
	1993 г.	1994 г.	1993 г.	1994 г.
Животные:				
1. <i>Heteranomia squamula</i> L.	+	+	+	+
2. <i>Hiatella arctica</i> L.	+	+	+	+
3. <i>Mytilus edulis</i> L.	+	+	+	+
4. <i>Musculus discors</i> L.	-	-	+	
5. <i>Epheria vincta</i> (Montagu)	-	+	+	-
6. <i>Bolthenia echinata</i> L.	+	+	+	
7. <i>Molgula griffithsii</i> Mac-Levy	+	+	+	+
8. <i>Styela rustica</i> L.	+	+	+	+
9. <i>Harmathoe imbricata</i> L.	+	+	+	+
10. <i>Nereis pelagica</i> L.	+	+	+	+
11. <i>Terebellides</i> sp.	+	+	+	+
12. <i>Balanus crenatus</i> Bruguiere	+	+	+	+
13. <i>Gammaridae</i> g. sp.	-	+	-	+
14. <i>Asterias rubens</i> L.	+	+	+	-
15. <i>Ophiopholis aculeata</i> L.	+	-	+	-
16. <i>Halichondria panicea</i> (Pallas)	+	-	+	-
17. <i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+	+	+
18. <i>Pseudophallene</i> sp.	+	+	-	-
19. <i>Lucernaria bathyphila</i> Haeckel	-	-	+	-
20. <i>Metridium senile senile</i> L.	-	+	+	+
Водоросли:				
21. <i>Chordaria</i> sp.	-	-	+	-
22. <i>Cladophora rupestris</i> L.	-	-	+	+
23. <i>Corallinaz</i> sp.	-	-	+	-
24. <i>Laminaria saccharina</i> L.	-	+	+	-
25. <i>Polysiphonia urceolata</i> Grev.	-	-	+	

видным следствием того, что эти формы встречены вместе только в отдельных описаниях. Они могут образовывать вполне самостоятельные, но, по-видимому, не характерные для хозяйства губы Никольской обрастания. Следует отметить, что зеленые водоросли *Cladophora*, хотя и попали в группу редких видов, иногда сильно разрастаются в нижней части субстратов.

Кластер А составили виды, которые можно назвать обычными для изученных участков марикультуры. В кластере отчетливо выделяется группа из 10 наиболее массовых видов, куда относятся *M. edulis*, *H. arctica*, *N. pelagica*, *Terrebellides* sp., *H. imbrica-*

Таблица 2. Обилие и встречаемость типичных организмов-образователей на субстратах участков марикультуры

Организмы	Участок 9						Участок 10					
	1993 г.		1994 г.		1993 г.		1994 г.		1993 г.		1994 г.	
	N	B	n	N	B	n	N	B	n	N	B	n
1. <i>Hiatella arctica</i> L.	8,63	4,82	100	30,31	3,6	100	43,88	8,92	100	25,56	2,27	100
2. <i>Mytilus edulis</i> L.	4,38	17,72	100	114,63	54,92	87,5	133,38	14,47	100	92,13	88,38	87,5
3. <i>Bolthenia echinata</i> L.	1,13	0,71	62,5	0,5	0,45	37,5	0,5	0,31	50	0	0	0
4. <i>Molgula</i> sp.	4	1,25	50	8,19	1,33	81,25	0,88	0,68	25	0,06	0,01	6,25
5. <i>Styela rustica</i> L.	9,5	47,94	100	11,25	10,52	87,5	11	16,19	100	3,19	1,48	43,75
6. <i>Harmathoe imbricata</i> L.	0,63	0,04	62,5	1,63	0,11	87,5	1,63	0,1	87,5	0,31	0,03	31,25
7. <i>Nereis pelagica</i> L.	6,88	1,63	100	5,56	2,36	100	8	2,69	100	3,75	0,85	68,75
8. <i>Terebellides</i> sp.	0,63	0,08	25	1,19	0,1	56,25	0,5	0,04	37,5	0	0	0
9. <i>Balanus crenatus</i> Bruguiere	1,63	0,81	37,5	21,94	0,25	25	26,88	9,39	87,5	18,75	0,44	75
10. <i>Asterias rubens</i> L.	0,5	0,03	25	0,56	0,04	50	0,25	0,68	25	0	0	0
A:	8		9		10,5		17		23		5,3	
B:	15		17		23		14		14		14	

Примечание. B — средняя биомасса, г/0,1 м; N — средняя плотность, экз./0,1 м; n — встречаемость вида в пробах — n_i/n₀, где n_i — число проб, в которых вид отмечен, а n₀ — общее число проб; A — среднее число видов на пробу; B — общее число отмеченных видов.

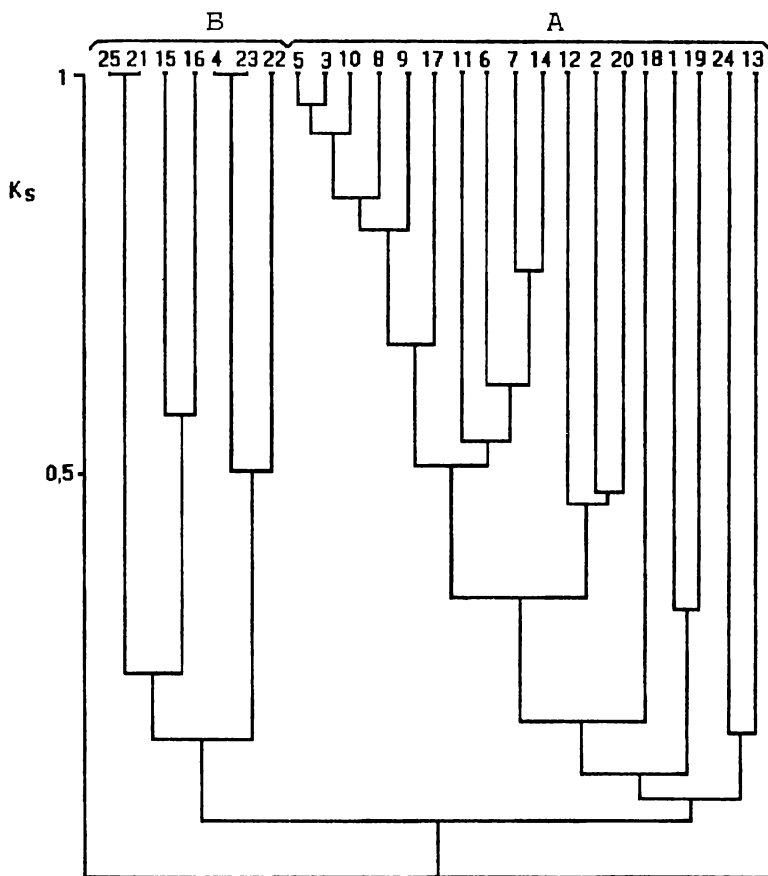


Рис. 2. Сходство в распределении организмов по описаниям.

По оси ординат — индекс Серенсена; по оси абсцисс — порядковые номера организмов, приведенных в табл. 1.

ta, *Obelia longissima*, *S. rustica*, *Molgula* sp., *B. echinata*, *A. rubens*. Остальные восемь видов, не считая сцифоидной медузы *L. bathyphila*, хотя и не развиваются на субстратах в больших количествах, встречаются довольно часто. При этом для трех сесильных видов (*Heteranomia squamula*, *B. crenatus* и *Metridium senile*) обнаружена явная тенденция к совместному обитанию.

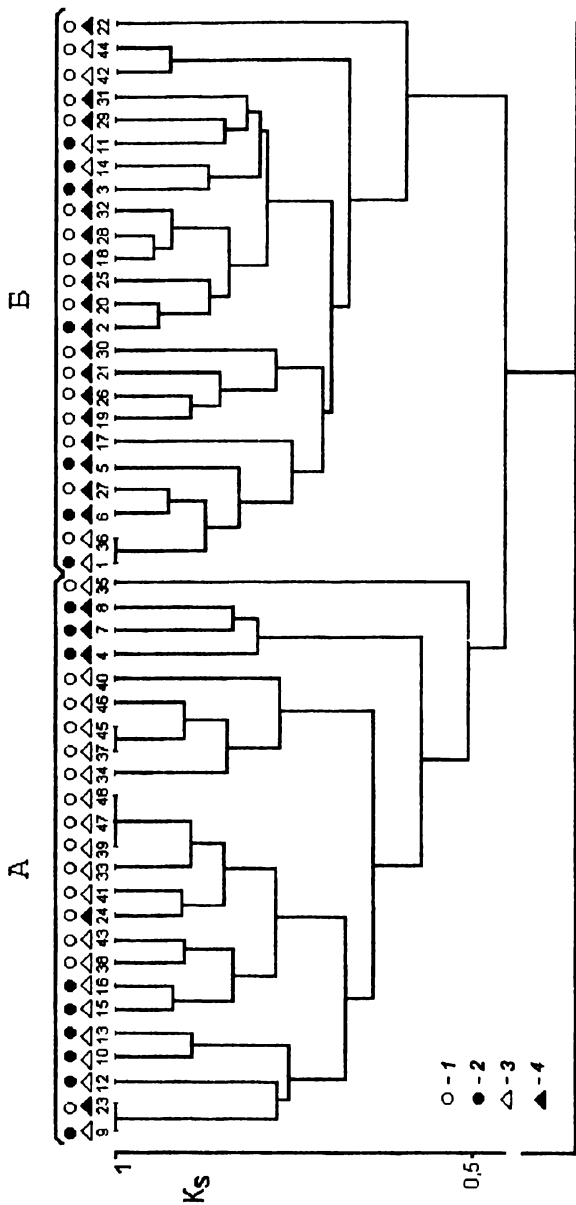


Рис. 3. Сходство описаний по составу организмов-образователей. Характеристики описаний: 1 — 1993 г.; 2 — 1994 г.; 3 — участок в губе Осечковой; 4 — участок в губе Никольской. По оси абсцисс — номера описаний, как на рис. 1. Остальные обозначения, как на рис. 2.

Рассмотрим, насколько соответствуют эти группировки видов распределению сообществ обрастания в пределах участков марикультуры. Был проведен анализ сходства описаний (субстратов) по составу организмов-обрастателей на основе попарного сравнения всех описаний по видовым спискам с использованием индекса Серенсена. В итоге на довольно высоком уровне сходства ($K=0,5$) выявилось почти однозначное расхождение описаний по двум кластерам (рис. 3). Высокий уровень сходства является следствием того, что массовые формы (рис. 2, кластер А) оказываются общими для обоих участков. Главная тенденция в их дифференциации проявляется в том, что в кластер I вошли в основном сообщества, отмеченные на участке марикультуры в губе Осечковой, а в кластер II — сообщества, характерные для губы Никольской. Столь жесткое расхождение в значительной степени определено, по-видимому, особенностями распределения по описаниям редких видов и отмеченными выше различиями соответствующих списков видов по участкам (табл. 1). Например, описанный ранее триумвират из аномий, балянусов и актиний наибольшее распространение имеет на участке марикультуры губы Осечковой.

При анализе дендрограммы (рис. 3) можно отметить также, что некоторые группировки описаний в пределах каждого участка дифференцируются по срокам наблюдений. Однако это не следует рассматривать как межгодовые различия в структуре сообществ обрастания. Скорее, наблюдения обоих лет просто дополняют друг друга, поскольку число просмотренных субстратов (всего 148) на два порядка меньше числа установленных.

Таким образом, на основании распределения таксонов можно с определенной уверенностью говорить о непринципиальных различиях в составе немидийных сообществ обрастания на том и другом участке марикультуры. Ядро сообществ составляют примерно 15 массовых и обычных видов. Индивидуальные черты сообществ связаны с распределением редких видов. Биоценотическая валидность выделенных группировок описаний может быть проверена только на основе анализа параметров их видового состава.

Группировка описаний по показателям обилия таксонов

Классификация описаний с этой целью была проведена так же как при анализе их сходства по составу сообществ, но с учетом плотности и биомассы организмов на основе индекса Чекановского. По сопряженности величин биомассы организмов (рис. 4) описания расходятся по двум относительно крупным кластерам (А и Б) и по трем мелким (В, Г и Д), кроме стоящего обособленно описания 22. Такое деление хорошо соответствует принципам выделения сообществ по обилию доминирующих видов.

Кластер А объединяет описания, на которых наблюдается доминирование мидий. На уровне сходства 0,3 он делится на две части. В кластер А1 входят описания с высокой степенью доминирования мидий (от 66 до 98% от общей биомассы обрастания, составляющей 40–170 г/0,1 м). В описаниях, объединившихся в кластер А2, также доминируют мидии, однако не в такой значительной степени (около 50%). Биомасса самих сообществ снижается до 10–23 г/0,1 м.

В другой крупный кластер Б вошли описания, где доминируют асцидии *S. rustica*. В нем на уровне сходства 0,31 выделяются две группы описаний. Кластер Б1 объединяет сообщества с общей биомассой 16–57 г/0,1 м и долей асцидий от 40 до 72%. В сообществах кластера Б2 суммарная биомасса организмов колеблется от 53 до 150 г/0,1 м, а доля асцидий от 41 до 90%. Следует отметить, что в кластер Б попало сообщество, в котором доминируют губки *H. panicea*. По-видимому, это объясняется высокой степенью сходства доли доминирующего вида и видового состава сообществ субстратов 2 и 3 (табл. 1).

Кластер В составляют два описания (12 и 15), в которых доминируют баянусы *B. crenatus*. Кластер Г объединяет группу описаний с резким (на 93–97%) доминированием мидий: значения биомассы от 239 до 575 г/0,1 м. Это облигатное сообщество *M. edulis*. Кластер Д образуют описания, в которых без выраженного доминирования с биомассами до 2 г/0,1 м представлены поселения *O. longissima*, *N. pelagica*, *H. arctica* и *S. rustica*. И наконец, описание 22 — это сообщество *Molgula* sp., отмеченное нами в единичном случае.

Рассматривая распределение сообществ обрастания в пределах участков, можно отметить высокую степень доминирования мидий в губе Осечковой и более частую встречаемость сообщества *S. rus-*

tica в губе Никольской. Сообщества *Molgula* sp. и *H. panicea* отмечены также только в губе Никольской, тогда как сообщество *B. crenatus* было зарегистрировано только в губе Осечковой.

Аналогичная процедура, проведенная на основе плотности таксонов, демонстрирует иное деление описаний на группы (рис. 5). Как видно на рисунке, описания разошлись на шесть кластеров. Кластеры А и Б объединяют 33 описания, в которых по плотности доминируют мидии. В кластер А входят описания с высокой общей плотностью поселения организмов-обрастателей (168 824 экз./0,1 м) и большой долей в них мидий (43–91%), в кластере Б объединяются описания с более низкой общей плотностью поселений (29–179 экз./0,1 м). Высокая численность мидий на субстратах во многих случаях определена большим количеством молодежи 0+. Основными субдоминантами мидий по плотности, как и по биомассе, являются моллюски *H. arctica*. Кластер В включает три описания, в которых по численности доминируют баянусы *B. crenatus*, кластер Г — также три описания, в которых по численности преобладают асцидии *Molgula* sp. В трех сообществах кластера Д по плотности доминируют асцидии *S. rustica*. Однако степень такого доминирования достаточно низкая, скорее, можно говорить о приблизительно равных соотношениях между численностью асцидий и численностью мидий. И наконец, кластер Е составляют описания с наибольшей плотностью моллюсков *H. arctica*.

Закономерностей в расхождении описаний по плотности проследить не удается. Нет и однозначных параллелей с итогами кластеризации описаний по биомассе. Очевидно, что здесь, скорее, проявляются свойства организмов-обрастателей как консортов. При этом мидии, даже не доминируя по биомассе, могут определять характер консортивных связей в сообществе. Весьма примечательно, что асцидии *S. rustica*, доминируя на многих субстратах по биомассе, лишь в трех описаниях демонстрируют свойства вида-консорта.

Известно, что сообщества обрастателей формируются на основе топических или функциональных связей между организмами. Анализ выраженности таких отношений в изученных сообществах может оказаться весьма полезным для оценки степени их облигатности как биологического явления. Очевидно, что задаче типизации сообществ с биоценологических позиций в наибольшей степени соответствуют результаты сходства описаний по биомассе таксонов.

На этой основе на изученных участках марикультуры мидий

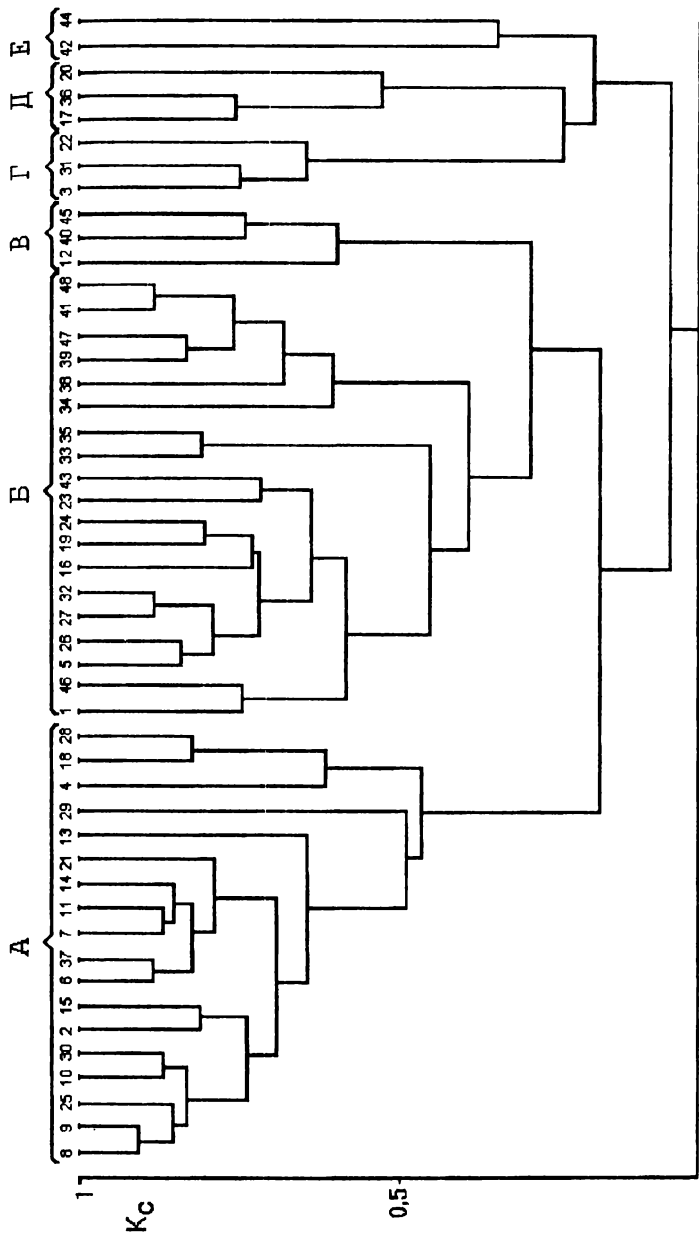


Рис. 5. Сходство описаний по величинам плотности таксонов.
Обозначения, как на рис. 3.

формально можно выделить по крайней мере пять типов сообществ обрастания, доминирующую роль в которых играют: *M. edulis*, *S. rustica*, *B. crenatus*, *Molgula* sp., *H. panicea*. Качественный состав биоты этих сообществ, в целом, схож. Ядро массовых обрастателей в сообществах составляют восемь видов (в каждом отдельном сообществе четыре — пять). Меняется только доля каждого вида в организации того или иного сообщества (табл. 3).

Таблица 3. Доля массовых видов обрастания в сообществах разного типа (% к общей массе)

Организмы	Сообщество				
	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Styela rustica</i>	<i>Molgula</i> sp.	<i>Balanus crenatus</i>	<i>Halichondria panicea</i>
<i>Mytilus edulis</i>	78,38	11,19	0	5,38	9,68
<i>Styela rustica</i>	7,90	65,04	0	8,49	27,67
<i>Bolthenia echinata</i>	0,17	1,48	0	0,59	1,31
<i>Molgula griffithsii</i>	0,47	4,70	78,62	0	0,81
<i>Nereis pelagica</i>	2,76	4,83	11,50	4,94	3,46
<i>Harmatlae imbricata</i>	0,13	0,29	4,79	0,09	0,07
<i>Terebellides stroemi</i>	0,02	0,57	0,57	0	0
<i>Obelia longissima</i>	0,36	2,07	0	0	0,69
<i>Hiatella arctica</i>	6,80	8,38	0,48	9,33	1,55
<i>Aterias rubens</i>	0,26	0,12	4,04	0	0
<i>Halichondria panicea</i>	0	0,08	0	0,02	53,69
<i>Balanus crenatus</i>	1,25	0,47	0	61,94	0
B :	125,09	60,13	5,215	34,8	57,83

Примечание. B — средняя биомасса сообщества (г/0,1 м).

В качестве основных субдоминантов в искусственных поселениях беломорских мидий обычно отмечают *N. pelagica* и *H. arctica* (Халаман, 1986; 1989). Эти животные характерны и для субстратов хозяйства в губе Никольской. Однако основным топическим конкурентом мидий на исследуемых участках марикультуры выступают асцидии *S. rustica*. Сообщества именно этих животных наиболее часто замещают сообщества мидий в нижней части субстратов. Только в нескольких пробах наблюдалось образование биосистемы *M. edulis*—*S. rustica* лишь с незначительным преобладанием того или иного вида. Сообщество *S. rustica* характеризуется более равномерным распределением долей составляющих его видов. Степень доминирования асцидий (максимальная 91, в среднем 65%) несколько ниже, чем мидий. Основными субдоминантами *S. rus-*

tica, так же как и *M. edulis*, являются *N. pelagica* и *H. arctica*. Повышается доля других асцидий — *B. echinata* и *M. griffithsii*, а также остальных организмов. В то же время в сообществах асцидий, по сравнению с сообществами мидий, снижается доля *B. crenatus*. Общая биомасса сообщества асцидий почти в два раза меньше, чем мидий.

Сообщество *B. crenatus* было отмечено дважды в губе Осечковой на камнях, подвешиваемых к нижним частям субстратов. Это сообщества с довольно низкой общей биомассой — 34,8 г/0,1 м. Степень доминирования баянусов почти такая же, как и асцидий, — 62% от общей биомассы сообщества. Основными субдоминантами являются *N. pelagica*, *H. arctica*, *M. edulis* и *S. rustica*. Что касается сообществ *Molgula* sp. и *H. panicea*, то они были отмечены всего по одному разу в губе Никольской. По-видимому, образование этих сообществ нехарактерно для описываемых участков мариккультуры.

В целом, говоря о закономерностях распределения сообществ обрастания, следует подчеркнуть высокую заселенность мидиями участка в губе Осечковой и более низкую в губе Никольской. Ресурсы мидий на этих участках к концу четвертого сезона выращивания оцениваются в 146 и 79 т соответственно (Максимович и др., 1993). По нашим данным, большинство сообществ обрастания с низкой долей в них мидий было зарегистрировано именно в губе Никольской.

ПОСЕЛЕНИЯ *MYTILUS EDULIS* В УСЛОВИЯХ СУБДОМИНИРОВАНИЯ

Одной из наиболее показательной характеристик поселения мидий является его возрастная структура. В выделенных нами сообществах *M. edulis* к концу пятого сезона роста доля мидий первой генерации составила в среднем 7% плотности моллюсков на субстратах (табл. 4). Доминирующее положение заняли особи второго года оседания (генерация 3+). Вместе с генерацией 4+ она составляет от 52 до 90% общей плотности мидий. Отметим, что речь идет не об облигатных для мариккультуры сообществах мидий. Рассматриваемые сообщества были выделены нами из описаний, исходно отобранных по принципу заметного присутствия в эпибиозе других организмов-обрастателей. В условиях же субдоминирования мидий старшие возрастные группы составляют лишь около 3–5% от всех мидий в поселении. На обоих участках мариккультуры в нерегла-

ментных сообществах максимальная доля плотности мидий (74%) приходится на группу 0+.

Таблица 4. Влияние условий обитания на варьирование величин годового прироста мидий

Источник вариации	<i>v</i>	<i>SS</i>	<i>S²</i>	<i>F</i>	<i>F_{кр}</i>	<i>H</i>
<i>A</i>	1	0,0344	0,0344	0,141	3,842	0
<i>B</i>	1	3,0805	3,0804	12,63	3,842	0,04
<i>AB</i>	1	0,0018	0,0018	0,0074	3,842	0
<i>C</i>	3	3,0805	1,0268	4,2099	2,605	0,04
<i>AC</i>	3	1,5798	0,5266	2,159	2,605	0
<i>BC</i>	3	1,4003	0,4667	1,9135	2,605	0
<i>ABC</i>	3	0,3557	0,1185	0,4859	2,605	0
<i>X</i>	15	9,794	0,6529	--	--	
<i>Y</i>	298	78,837	0,2645	--	--	
<i>Z</i>	283	69,043	0,2439	-	--	

Примечание. Факторы: *A* — различия условий роста мидий в губе Никольской и в губе Осечковой; *B* — влияние особенности организации сообщества (доминирование или субдоминирование мидий); *C* — возраст мидий. Обозначения: *v* — степень свободы, *SS* — девиата, *S²* — варианса, *F* — экспериментальное и *F_{кр}* — критическое значения критерия Фишера ($\alpha < 0,05$), *H* — сила влияния фактора.

Важнейшее условие формирования возрастной структуры поселения мидий — темп роста моллюсков. Рассмотрим динамику годового (сезонного) прироста особей основной генерации (4+) по результатам измерений ростовых колец на их раковинах. Полученные в результате измерений примерно 300 значений величины годового прироста раковины мидий варьировали в пределах от 2 до 28 мм. Основные факторы, определяющие размах варьирования прироста мидий, в данном случае можно ранжировать по следующим градациям: положение участка в пределах хозяйства (губа Никольская — губа Осечкова); биотические условия обитания (доминирование — субдоминирование); возраст моллюсков. В результате (табл. 4) удалось установить достоверное влияние условий обитания на величину годового прироста мидий. Оно выражается как в общем снижении скорости роста мидий в нерегламентных сообществах, так и в изменении прироста особей в онтогенезе. Если максимальный прирост мидий в норме приходится на второй сезон роста (от 1+ к 2+), то у мидий-субдоминантов наибольшая скорость роста от-

мечена только к третьему сезону (от 2+ к 3+). Достоверной связи величин годового прироста мидий с положением участка марикультуры выявлено не было.

Закономерности организации нерегламентных сообществ обрастания

В результате исследования обрастания субстратов участков марикультуры в губе Никольской и губе Осечковой было отмечено всего 25 таксонов животных и растений. Сходные результаты (17–23 вида) были получены В. В. Халаманом и Э. Е. Кулаковским (1993) при исследовании сообществ обрастания на опытно-промышленном хозяйстве (мыс Картеш), однако общих с обнаруженными нами — всего 12 видов. Практически столько же (22–23 вида) было насчитано в обрастании экспериментальных асбоцементных пластин (Галкина и др., 1982; Ошурков, 1985). В среднем на каждой пластине регистрировали от 8 до 10 видов, на экспериментально-промышленном участке марикультуры на одну пробу приходилось от 6 до 9 видов (Кулаковский и др., 1993), а по нашим данным, от 4 до 16 таксонов.

Сходство этих параметров сообществ обрастания не случайно и, безусловно, отражает фаунистические особенности Белого моря. Различия в таксономическом составе сообществ обусловлены наличием или отсутствием только редких (факультативных) форм и являются очевидным следствием специфики распределения бентоса (меропланктона) в акваториях Кандалакшского залива. Среди наиболее массовых и характерных для мидиевых хозяйств таксонов обрастателей следует назвать следующие: *H. arctica*, *N. pelagica*, *H. imbricata*, *S. rustica*, *B. crenatus* (Халаман, 1993). Эти же виды наиболее часто фиксировались и нами. По-видимому, данный комплекс видов вместе с мидиями можно рассматривать как ядро сообществ обрастания подвесных субстратов в условиях Белого моря. В других частях ареала в зависимости от условий формирования первичного обрастания субстратов сообщества мидий отличаются высокой вариабельностью (Scheer, 1945; Mook, 1981; Todd, Turner, 1989; Tsuchia, Nishihira, 1986).

Кроме того, следует обратить внимание на заметное расхождение составов сообществ обрастания участков марикультуры в губе Никольской и в губе Осечковой. Ранее (Халаман и др., 1993) были описаны очевидные различия в составе сообществ *M. edulis*

экспериментально-промышленного участка марикультуры и его промышленного аналога в проливе Оборина Салма (Керетский архипелаг). Фоновые различия в облике сообществ обрастания были неоднократно отмечены ранее и нами в ходе мониторинга поселений мидий участков марикультуры в Соностровском архипелаге, губы Никольской, губы Кузokoцкой. Очевидно, что своеобразие состава нерегламентных обрастателей участков марикультуры в локальных акваториях во-многом определяется особенностями распределения их бентосных популяций. Это проявляется и в разнообразии эффектов доминирования форм отдельных видов.

Известно, что в условиях марикультуры мидии не только безусловно доминируют в сообществах обрастания (Masson, 1972; Tshuchia, Nishihira, 1986; Ardizzone et al., 1989), но и демонстрируют свойства вида-консорта (Кулаковский и др., 1993). В хозяйстве губы Никольской на участках, установленных в 1989 г., исходя из принципа доминирования, который используется в биоценологических описаниях, нами с разной степенью уверенности было выделено пять сообществ обрастания: *M. edulis*, *S. rustica*, *Molgula* sp., *B. crenatus*, *H. panicea*. Два последних из них, по-видимому, следует рассматривать как факультативные. Выявленные закономерности в распределении характерных биосистем на изученных участках марикультуры можно суммировать следующим образом.

В норме на субстратах марикультуры, безусловно, доминируют мидии. Особенности развития поселений мидий в связи с их культивированием рассмотрены в специальных работах (Кулаковский и др., 1988), поэтому мы не будем подробно останавливаться на их структурных особенностях. Отметим только более низкую степень доминирования мидий (в среднем около 78%) на изученных участках марикультуры по сравнению с таковой в их сообществах на опытно-промышленном участке (более 90%).

На нижних отрезках субстратов наряду с мидиями обычно доминируют асцидии *S. rustica*. Основные субдоминанты — *M. edulis*, *H. arctica*, *N. pelagica*, *Molgula* sp. Это типичное сообщество для участков марикультуры хозяйства губы Никольской. Только на одном из исследованных субстратов было отмечено сообщество *Molgula* sp. Сообщество *B. crenatus* было зарегистрировано только в губе Осечковой на двух субстратах. В обоих случаях это были самые нижние части субстратов с камнями для их оттяжки.

Описанное нами распределение и представленность нерегла-

ментных сообществ макробентоса на участках марикультуры мидий следует рассматривать как частный случай обрастания искусственных субстратов в Белом море. Так, например, *B. crenatus* известен как один из наиболее массовых обрастателей в Белом море. При исследовании обрастания буев в разных акваториях Белого моря (Зевина, 1963) было установлено, что по частоте встречаемости в обрастании *B. crenatus* (62,8%) стоит на третьем месте, уступая лишь гидроидам (95,2%) и митилидам (64,4%). Более массовое развитие *Molgula* sp. наблюдалось нами в 1991–1992 гг. на одном участке марикультуры в губе Кузокоцкой, где особи этого вида вместе с макрофитами и гидроидными полипами, безусловно, доминировали в обрастании практически всех субстратов. Как случайное событие в обрастании следует признать обнаруженное нами доминирование (53%) на одном из субстратов губок *H. panicea*. Этот вид был встречен всего в четырех пробах и при анализе сопряженности видов по их совместной встречаемости попал в группу редких. Это вполне закономерно, так как известно, что губки сравнительно редко встречаются в обрастании вследствие сравнительно низкой конкурентной способности (Зевина, 1972).

Каковы же причины образования нерегламентных сообществ обрастания в условиях марикультуры? Обычно мидии почти сразу монополизировали субстрат и не дают массово развиваться другим организмам, поэтому для образования сообществ обрастания необходимо наличие свободного, вакантного от мидий пространства. Уменьшение плотности поселения, биомассы и линейных размеров *M. edulis* многими учеными рассматривается как главное обстоятельство, способствующее развитию немидийного оброста (Кулаковский, Кунин, 1978, 1983; Ошурков и др., 1985). В реальных условиях марикультуры это может быть обусловлено несколькими причинами.

Во-первых, ранней постановкой субстратов. Именно такая ситуация сложилась на участках в губе Кузокоцкой, где субстраты устанавливали с мая по август. Ко времени массового оседания личинок мидий, которое обычно наблюдается во второй половине июля, на одном из участков успели развиваться поселения других обрастателей. Правда, как показали наши наблюдения 1992–1994 гг., через несколько лет в результате естественной сукцессии на большинстве субстратов мидии заняли доминирующее положение.

Во-вторых, формируя друзы, мидии постоянно перемещаются вверх и скапливаются в верхней части субстратов, где складываются более благоприятные условия для их жизнедеятельности. В результате на нижних отрезках субстратов их плотность снижается или они остаются вообще незанятыми и заселяются другими организмами-обрастателями. Кроме того, в некоторых случаях образование вакантного пространства может быть связано с тем, что молодь мидий в больших количествах уничтожается морскими звездами *A. rubens*. Особенно много звезд было отмечено нами на участке марикультуры в губе Осечковой.

Таким образом, образование нерегламентных сообществ обрастания следует признать закономерным явлением для беломорской марикультуры мидий. На изученных участках развитие таких обрастаний привело к заметному снижению заселенности субстратов сообществом *M. edulis* (90% в губе Осечковой и 80% в губе Никольской). Более того, в условиях субдоминирования у мидий происходит общее снижение темпов линейного роста, а возрастная структура смещается в сторону младшего возраста.

Более полная оценка влияния нерегламентных сообществ обрастания на развитие искусственных поселений мидий требует привлечения значительно большего объема материалов. В частности, большой интерес представляет исследование свойств обрастателей как консортов. Нами было отмечено, что обычно доминирующие в нерегламентных сообществах участки марикультуры асцидии *S. rustica* оказываются слабым консортом. Данное наблюдение заслуживает специального рассмотрения с позиций проблемы коммункации организмов-обрастателей в сообществах.

ЛИТЕРАТУРА

Галкина В. Н., Гальцова В. В., Кулаковский Э. Е. и др. Особенности формирования биоценоза при культивировании мидий в Белом море // Тез. Второго Всесоюзного съезда океанологов. Вып. 5. Ч. 1. Севастополь, 1982. С. 171-172.

Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И. Особенности распределения, роста и продукции *Mutilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова (Белое море) // Исслед. фауны морей. Т. 39(47). Л., 1988. С. 97-106.

Зевина Г. В. Обрастание на Белом море // Тр. Ин-та океанологии. Т. 70 1963. С. 52-70.

Зевина Г. В. Обрастание в морях СССР. М., 1972. 214 с.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по росту мидий на искусственных субстратах в Белом море // Тез. Второй Всесоюзной конференции по биологии шельфа. Ч. 2. Киев, 1978. С. 63-64.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря за три сезона роста // Исслед. фауны морей. Т. 39(47). Л., 1988. С. 89-98.

Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях мариккультуры // Экология, 1986. № 3. С. 35-45.

Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Халаман В. В. Формирование поселений беломорских мидий в условиях мариккультуры в разных районах губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. Л., 1993. С. 24-41.

Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е. и др. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Там же. С. 61-82.

Максимович Н. В., Чемоданов А. В. К экологии естественных поселений *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 1. С. 92-94.

Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 44-59.

Ошурков В. В., Серавин Л. Н. Формирование сообществ обрастания в губе Чупа (Белое море) // Там же. 1983. С. 37-46.

Ошурков В. В., Сиренко Б. И., Кунин Б. Л. и др. Некоторые особенности вертикального распределения организмов-обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Исследования мидии Белого моря. Л., 1985. С. 36-44.

Серавин Л. Н., Миничев Ю. С., Раилкин А. И. Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 5-29.

Сиренко Б. И., Кунин Б. Л., Ошурков В. В. и др. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Л., 1978. С. 10-13.

Халаман В. В. Некоторые особенности распределения видов, сопутствующих *Mytilus edulis* L. в биоценозах обрастания искусственных субстратов мариккультуры мидии // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., 1986. С. 131-136.

Халаман В. В. Исследование сукцессии обрастания в Белом море с помощью информационного индекса видового разнообразия // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 203. Л., 1989. С. 34-45.

Халаман В. В. Закономерности развития сообщества обрастания на искусственных субстратах при промышленном выращивании мидии съедобной (*Mytilus edulis* L.) в Белом море: Автореф. канд. дис. Л., 1993. 19 с.

Халаман В. В., Кулаковский Э. Е. Формирование сообщества обрастания на искусственных субстратах в условиях мидиевой мариккультуры на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 253. Л., 1993. С. 83-100.

Ardizzone G. D., Gravina M. F., Belluscio A. Temporal development of epibenthic communities on artificial reefs in the Central Mediterranean Sea // Bull. Mar. Sci. 1989. Vol. 44. P. 592-608.

Masson J. The cultivation of the european mussel *Mytilus edulis* L. // Oceanography and Mar. Biol. London, 1972. P. 437-460.

Mook D. H. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 522-526.

Scheer B. T. The development of marine fouling communities // Biol. Bull. 1945. Vol. 89. P. 103-122.

Todd C. D., Turner S. J. Ecology of intertidal and sublittoral cryptic epifauna assemblages. 3. Assemblage structure and the solitary/colonial dichotomy // Sci. mar. 1989. Vol. 53. P. 397-403.

Tsuchia M., Nishuhira M. Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals; effect of *Mytilus* age structure on the special composition of the associated faune and community organisation // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 31. P. 171-178.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЙ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ

Н. В. МАКСИМОВИЧ, А. А. СУХОТИН

С.-Петербургский государственный университет,
Зоологический институт РАН

В анализе эффективности марикультуры мидий важнейшим показателем служит динамика структурных характеристик их поселений. Ее особенности практически полно могут быть описаны при учете динамики численности особей в возрастных группах и роста моллюсков. Развитие поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания хорошо изучено (Кулаковский, 1983; 1987; Кулаковский и др., 1985; 1988; Sukhotin, Kulakowski, 1992). Это послужило основой для решения администрации Беломорской базы гослова о расширении объема работ по выращиванию мидий от экспериментального участка марикультуры (мыс Картеш) до промышленных масштабов. Динамика параметров возрастной структуры поселений мидий на участках промышленной марикультуры описана в предыдущих исследованиях (Максимович и др., 1993). Однако изменчивость их размерно-частотных характеристик в реальных условиях выращивания не определена.

Рост также относится к наиболее полно изученным сторонам экологии *Mytilus edulis* L. в Белом море. Подробный ответ на вопрос о размахе и общих причинах изменчивости темпа линейного роста мидий дан в классической работе А. И. Савилова (1953). В результате исследований последних лет были составлены модельные представления о характере роста беломорских мидий в типичных местообитаниях (Голиков и др., 1985; 1988; Максимович, 1985; 1989;

© Н. В. Максимович, А. А. Сухотин, 2000

Максимович, Чемоданов, 1985; Сухотин и др., 1992; Sukhotin, Maximovich, 1993). Создание биотехнологии и анализ опыта промышленной марикультуры беломорских мидий также сопровождалось исследованиями их роста в специфичных условиях подвешивания (Сухотин, Кулаковский, 1992; Sukhotin, Kulakowski, 1992; Sukhotin, Maximovich, 1993; Максимович и др., 1993; Maximovich et al., 1996). Цель настоящей работы — выявление групповых эффектов в пространственной неоднородности параметров поселений культивируемых мидий. В ее задачи входят: а) изучение динамики размерно-частотной структуры поселений мидий, б) сравнительный анализ линейного роста мидий в разных хозяйствах марикультуры.

С 1985 по 1992 г. в четырех хозяйствах марикультуры мидий, расположенных в прибрежных акваториях Кандалакшского залива (Максимович и др., 1993), было установлено 32 участка марикультуры. Общая площадь занимаемой ими поверхности составила около 70 га. В настоящей работе использованы данные, полученные в ходе многолетнего мониторинга шести участков марикультуры в акваториях пр. Оборина Салма, губы Никольской и Соностровского архипелага (рис. 1). В ходе регулярных ежегодных обследований нам удалось проследить развитие поселения мидий на этих участках в течение пяти–шести лет.

Особенности конструкции участков марикультуры, основные позиции и результаты долговременного мониторинга искусственных поселений мидий были подробно рассмотрены нами раньше (Максимович и др., 1993; Чивилев, Миничев, 1993). На каждом участке в трех–пяти местах отбирали пробы раз в году, в конце августа. На станции обследовали два–три субстрата, с каждого из них на глубине 0,5 и 2,5 м снимали оброст мидий с участка 10 см. Мидий в пробах подсчитывали, измеряли длину раковины (с точностью до 1 мм) и определяли их возраст на основе анализа внешней морфологии раковины.

В качестве модели онтогенетического роста использована линейная модификация уравнения роста Берталанфи

$$L_t = L_{\max}(1 - e^{-k(t-t_0)}),$$

где L_t — длина раковины мидий возрастом t ; L_{\max} , k и t_0 — коэффициенты. Сравнительный анализ полученных кривых роста проведен с учетом разброса эмпирических данных относительно регрессион

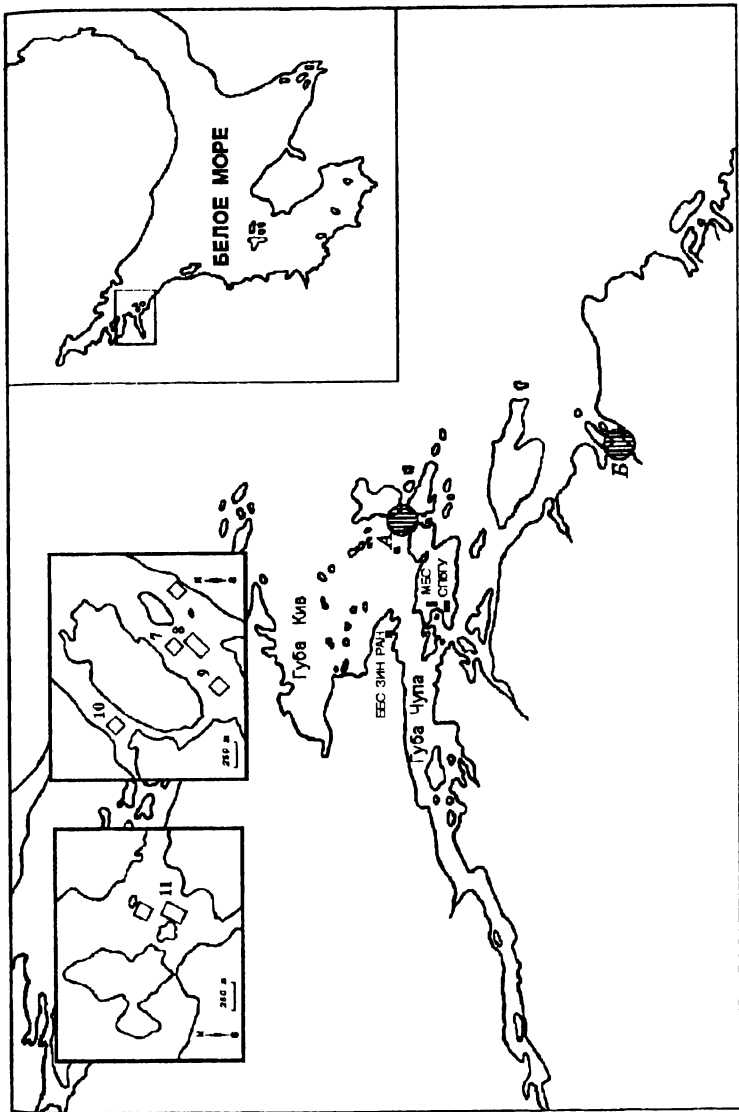


Рис. 1. Карта района исследований: положение участков культивирования мидий в хозяйственных марикультуры пр. Оборина Салма (А), губы Никольской (Б) и Согостровского архипелага (Б).

ной модели. В качестве меры расстояния использовали отношение величины F -критерия (частное от деления необъясненной дисперсии относительно общего уравнения роста на сумму остаточных дисперсий относительно частных моделей роста) к 5%-ному квантилю F -распределения (Максимович, 1989).

Исследованные участки марикультуры мидий были установлены в разных акваториях (рис. 1) и в разные сроки: с 1985 по 1992 гг. Обстоятельства установки участков, условия формирования искусственных поселений мидий различались на каждом из них. Различными были и режимы мониторинга отдельных участков. Лишь на немногих из них нам удалось провести непрерывные длительные гидробиологические наблюдения. Для того чтобы выявить закономерные эффекты в динамике поселений культивируемых мидий, обратимся именно к таким материалам.

РАЗМЕРНО-ЧАСТОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Динамика размерно-частотных параметров относится к наиболее легко тестируемым и важным свойствам локальных поселений моллюсков. В предыдущих исследованиях (Максимович и др., 1993) нами было установлено, что в зависимости от условий формирования спата размерно-частотные характеристики модальной группы особей меняются: при заметном участии в формировании поселения мидий личинок следующего сезона размножения сильно увеличивается трансгрессия размеров всей доминирующей совокупности моллюсков. Для нас важно, что снятие урожая с некоторых из изученных участков марикультуры было проведено гораздо позже сроков, оптимальных для целей марикультуры. В результате удалось получить относительно длинные (5-7 лет) ряды наблюдений. На графиках (рис. 2, А-Г) представлено размерно-частотное распределение мидий на таких участках отдельно для верхней (0-1,5 м) и нижней (1,5-3 м) частей субстратов.

На графиках размерно-частотных распределений особей видно, что наиболее компактные поселения мидий основной генерации образовались на участке марикультуры 8 в губе Никольской (рис. 2, Б). Однако только на участке 10 в губе Осечковой (рис. 2, Г) в первые годы роста мидий не происходило образования нового спата на субстратах. Во всех остальных поселениях в каждый момент наблюдений всегда были отмечены сеголетки мидий. Ранее на приме-

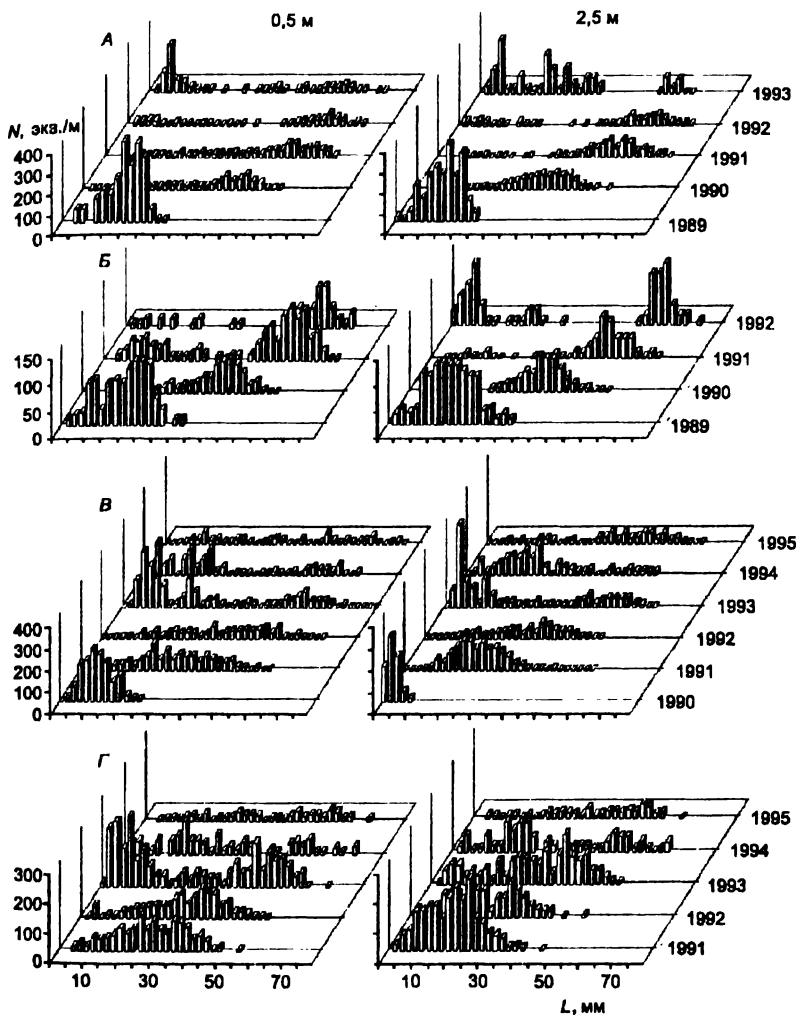


Рис. 2. Динамика размерно-частотного распределения мидий на среднем субстрате разных участков в хозяйствах марикультуры пролива Оборина Салма (А) и губы Никольской (Б-Г).

А, Б — участки 11 и 8, установленные в 1988 г.; В, Г — участки 9 и 10, установленные в 1989 г. Обозначения участков, как на рис. 1. По оси абсцисс — длина раковины мидий, мм; по оси ординат — плотность особей, экз./м пог. субстрата.

ре оброста мидий на опытно-промышленном (Сухотин и др., 1992) и на промышленных (Максимович и др., 1993) участках было показано, что только на четвертый год развития искусственного поселения мидий происходит массовое оседание нового спата на субстраты. В данном случае это положение оказалось справедливым только для участка 8 (рис. 2, В). На остальных участках тотальное заселение субстратов молодью произошло на пятый сезон роста мидий. При этом в динамике размерно-частотных параметров поселений моллюсков основная генерация прослеживается как четко обособленная группа только до шестого сезона роста. Например, на субстратах участков 9 и 10 в 1995 г. (7-й сезон роста) особи основной генерации как самостоятельная группа не выделяются.

Из общих черт формирования поселений культивируемых мидий следует отметить заметно меньшие размеры моллюсков, собранных с нижней части субстратов трех участков. Только на участке 11 (рис. 2, А) эта тенденция не выражена. Мидии с наибольшей длиной раковины (80 мм) были обнаружены на участке 9 в конце пятого сезона роста моллюсков. В 1994 г. на отдельных сохранившихся субстратах участка Соностровского хозяйства марикультуры (рис. 1, В), установленного в 1985 г., не были найдены особи основной (первой) генерации. Возраст мидий не превышал здесь восьми лет. Длина раковины таких моллюсков колебалась от 65 до 79 мм.

Таким образом, в развитии поселений культивируемых мидий установлено немного четких однозначных закономерностей. К общим тенденциям можно отнести только доминирование мидий основной генерации первые четыре-пять сезонов роста моллюсков, после чего на субстратах преобладают молодые моллюски. Примечательно также, что несмотря на различия в начальной численности спата мидий основной генерации на четвертый-пятый сезон выращивания их плотность фиксируется в пределах 400-500 экз/м² пог. (рис. 2, А-Г). Это обстоятельство уже было отмечено нами ранее (Максимович и др., 1993).

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ

Исследования роста можно проводить с использованием разных методических приемов. Самым простым способ его анализа состоит в реконструкции онтогенетического роста мидий по структурным

меткам на раковине. Для этих целей в гидробиологических исследованиях традиционно используется уравнение Берталанфи. Надежные результаты при определении параметров уравнения Берталанфи можно получить, если в анализе использованы особи максимального или близкого к нему возраста (Алимов, 1981). Поэтому в сравнительном анализе роста мидий разных поселений логично ориентироваться на наиболее крупных особей, т. е. моллюсков, наиболее полно реализовавших свои ростовые потенции в конкретных условиях. На шести участках марикультуры, расположенных в разных акваториях, в результате анализа внешней морфологии раковин 8 15 наиболее крупных мидий определены средняя длина их раковин в периоды зимней остановки роста (табл. 1). Полученные эмпирические возрастные ряды были выровнены на основе линейной модификации уравнения линейного роста Берталанфи (табл. 1, рис. 3).

Из попарного сравнения возрастных рядов (табл. 2) следует, что скорость роста мидий на участке 8 достоверно выше, чем на других участках марикультуры. Достоверные различия (но при много меньшем расхождении описаний) в темпе роста мидий отмечены и между поселениями Соностровского марихозяйства (участки 1 и 6), а также участков 6 и 11. Отметим, что в последнем случае различия возникли как следствие весьма незначительного разброса эмпирических данных относительно регрессионных моделей. В остальных случаях достоверных различий не обнаружено. Валидность отмеченных различий между возрастными рядами можно проверить при последовательной кластеризации элементов матрицы (табл. 2, матрица над диагональю), используя индекс $F/F_{кр}$ как меру расстояния. В результате сохраняется обособленность только возрастного ряда поселения 8 (рис. 3; 4, А). Остальные возрастные ряды объединились при последовательном присоединении к наиболее близкой паре возрастных рядов — поселений 9 и 10. Причем средний темп роста мидий этой группы практически совпадает с аналогичным показателем у мидий опытно-промышленного участка марикультуры (Кулаковский, Сухотин, 1986) и составляет около 60 мм за пять сезонов роста: средняя длина раковины этой группы мидий в возрасте 8 лет достигает примерно 72 мм. На участке 8 хозяйства губы Никольской к концу пятого сезона роста средняя длина раковины группы быстрорастущих мидий основной генерации достигла 67 мм. Осенью 1992 г. урожай с этого участка был

Таблица 1. Средняя длина раковины в периоды зимних остановок роста и коэффициенты модели линейного роста быстрорастущих мидий на участках марикультуры

Номер участка	Длина раковины, мм, мидий возрастом										n	L _{max}	k	t ₀
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+						
9	6,5	15,6	30,7	46,3	56,7	64,4	69,4	72,0			8	113,24	0,151	0,779
8	4,9	25,8	46,2	58,3	67,0	Нет данных				15	99,27	0,278	0,969	
10	6,4	20,0	31,8	46,0	55,4	62,4	69,1	72,1			11	101,99	0,035	0,712
11	8,4	19,8	32,7	44,3	55,6	Нет данных				15	371,89	0,035	0,406	
1	Нет данных	16,4	32,0	46,8	58,2	64,5	69,2	72,3			13	85,87	0,294	1,314
6	»	20,0	37,0	50,1	59,1	66,7	70,2	Нет данных			8	85,87	0,286	0,980

Примечание. Здесь и в табл. 3 L_{max}, k и t₀ — коэффициенты уравнения роста Бергаланфи; n — число исследованных особей. Обозначение участков марикультуры, как на рис. 1.

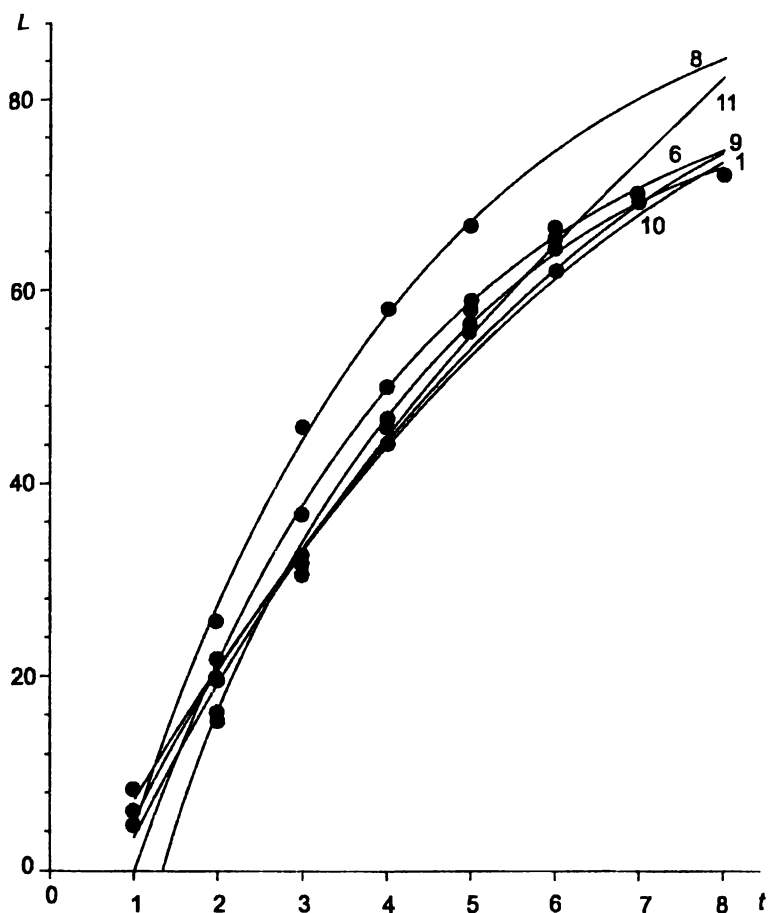


Рис. 3. Реконструкция линейного онтогенетического роста культивируемых мидий.

Цифровые обозначения кривых роста соответствуют номерам участков марикультуры на рис. 1. По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер ростовой метки на раковине) мидий, годы; по оси ординат — длина раковины моллюсков, мм.

снят, и дальнейшие изменения в темпе роста мидий изучить не удалось.

Учитывая способ отбора мидий, есть основания полагать, что проведенный анализ не столько выявил различия (сходство) в условиях роста мидий на разных участках, сколько позволил опреде-

Таблица 2. Матрица индексов $F/F_{кр}$ попарного сравнения возрастных рядов, полученных в результате реконструкции онтогенетического роста мидий (выше диагонали) и отражающих динамику средних размеров мидий в возрастных группах (ниже диагонали) на разных участках марикультуры

Участок	9	8	10	11	1	6	Участок	
8а	—	1,28	0,27	0,33	0,35	0,45	9	
8б	1,12	—	2,94	5,00	3,54	2,09	8	
11а	3,03	2,65	—	0,55	0,69	0,86	10	
11б	2,09	1,78	0,52	—	1,59	3,08	11	
9а	3,21	3,01	0,54	0,19	—	1,13	1	
9б	12,01	16,16	2,39	0,25	0,47	—	6	
10а	0,29	0,21	0,71	1,03	0,93	2,17	—	
10б	2,47	1,71	0,63	0,85	1,14	5,56	0,22	
Участок	8а	8 б	11а	11б	9а	9б	10а	10б

Примечание. Обозначение участков марикультуры, как на рис. 1 и 5.

лить некий среднестатистический предел скорости роста беломорских мидий в условиях подвешного выращивания. Очевидно, что он не зависит от места расположения участка марикультуры, т. е. локальные различия условий роста культивируемых мидий в отдельных акваториях оказываются гораздо менее существенными, чем эффекты подвешного выращивания. На участке 8 марикультуры на седьмой год выращивания самые крупные особи основной генерации характеризуются наибольшей средней длиной раковины — около 80 мм (рис. 3). В этом поселении прирост мидий в первые годы наиболее высок, а затем темп их роста заметно снижается. Следует отметить, что на опытно-промышленном участке скорость роста мидий практически не менялась с возрастом моллюсков и кривая их группового роста мало отличалась от прямой линии (Кулаковский, Сухотин, 1986). В наибольшей степени этому отвечает характер роста быстро растущих мидий участка 11. Вероятно, 80 мм нужно рассматривать как предельное значение средней длины раковины мидий основной генерации в условиях подвешной марикультуры мидий в Белом море. Такое значение параметра марикультуры достигается не ранее седьмого года выращивания моллюсков. Характер оптимального роста беломорских мидий в типичном поселении марикультуры может быть передан следующей регрессионной моделью:

$$L_t = 204(1 - e^{-0,177(t-0,75)}).$$

Причины достоверно более быстрого роста мидий на участке 8 неясны. Возможно, этот факт отражает только специфику отбора моллюсков для анализа. Вместе с тем на каждом участке отмечены заметные особенности размерно-частотного распределения мидий. В этой связи интересно проследить различия в динамике средних размеров особей в возрастных группах, поскольку промышленное выращивание мидий ориентировано на оптимизацию групповых эффектов в росте моллюсков. Непрерывные ряды наблюдений за возрастным составом были получены только на участках 8–11 (рис. 1, табл. 3).

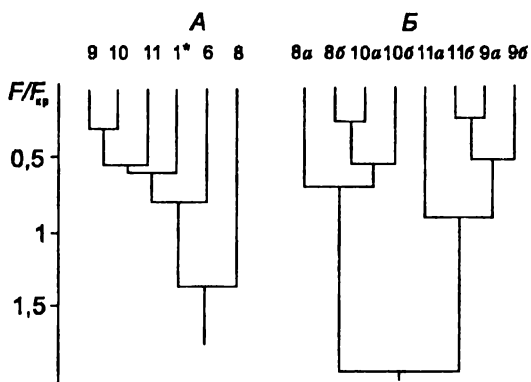


Рис. 4. Сходство кривых онтогенетического роста наиболее быстрорастущих особей (А) и рядов динамики средней длины особей основной генерации мидий (Б) на участках мариккультуры.

А - звездочкой отмечен участок культивирования 1, на котором не удалось собрать мидий основной генерации. Б — возрастные ряды раздельно для верхней (а) и нижней (б) частей субстратов. Обозначения участков, как на рис. 1. По оси абсцисс — номера участков мариккультуры; по оси ординат — отношение экспериментальной величины F -критерия к его критическому значению.

Показатели среднего размера мидий основной генерации в последовательном ряду лет также можно аппроксимировать уравнением роста Берталанфи. Соответствующие построения (табл. 2, 3;

Таблица 3. Коэффициенты уравнений линейного роста и средняя длина раковины мидий основной генерации на участках марикультуры в верхней (а) и нижней (б) частях субстратов

Номер участка	Длина раковины, мм, мидий возрастом						L_{max}	k	t_0	
	0+	1+	2+	3+	4+	5+				6+
8а	1,8	24,0	41,0	54,0	60,0	Нет данных		79,80	0,366	0,975
8б	2,5	20,0	35,0	50,0	62,0	»	»	158,85	0,121	0,897
11а	1,5	20,0	39,0	45,0	57,0	»	»	125,29	0,122	0,885
11б	1,5	16,0	32,0	45,0	55,0	»	»	192,61	0,066	1,154
9а	2,0	14,0	30,0	40,0	51,0	56,0	66,2	548,97	0,132	0,511
9б	1,5	5,0	23,0	32,0	47,0	52,0	60,8	105,78	0,132	1,399
10а	Нет данных		30,0	36,0	41,0	53,0	65,0	81,84	0,287	0,962
10б	»	»	20,0	32,0	39,0	48,0	56,0	137,44	0,128	0,966

рис. 4, 5) демонстрируют не только заметные различия между возрастными рядами, но и существенный размах в темпе группового роста мидий. Наибольшая скорость увеличения среднего размера особей основной генерации отмечена на участке 8, а наименьшая на участке 10. Кроме того, на участке 8 достоверными оказались и различия возрастных рядов, полученных в верхней и нижней частях субстратов.

Таким образом, нам удалось выявить реально существующие различия в росте мидий основной генерации в зависимости от условий ее развития. Темп роста мидий в верхней части субстратов всегда несколько выше, чем в нижней. Однако эти различия хотя и заметны, но не всегда достоверны. В результате кластеризации матрицы индексов $F/F_{кр}$ все возрастные ряды (табл. 3) разделились на два кластера (рис. 4, Б), что свидетельствует о достоверности различий характера роста мидий на участках, установленных в разные годы. Реальные пространственные градиенты параметров среды в акватории исследований невелики и, по-видимому, не могут обусловить выявленные различия. Возможно, что в данном случае проявились особенности внутривидовых отношений мидий, как отражение условий формирования спата. Ранее (Максимович и др., 1993) было показано, что достоверное влияние на темп роста мидий искусственных поселений оказывает величина общей плотности мидий на субстратах. В проведенном анализе достоверными оказались и различия в характере роста мидий на участках, установленных в

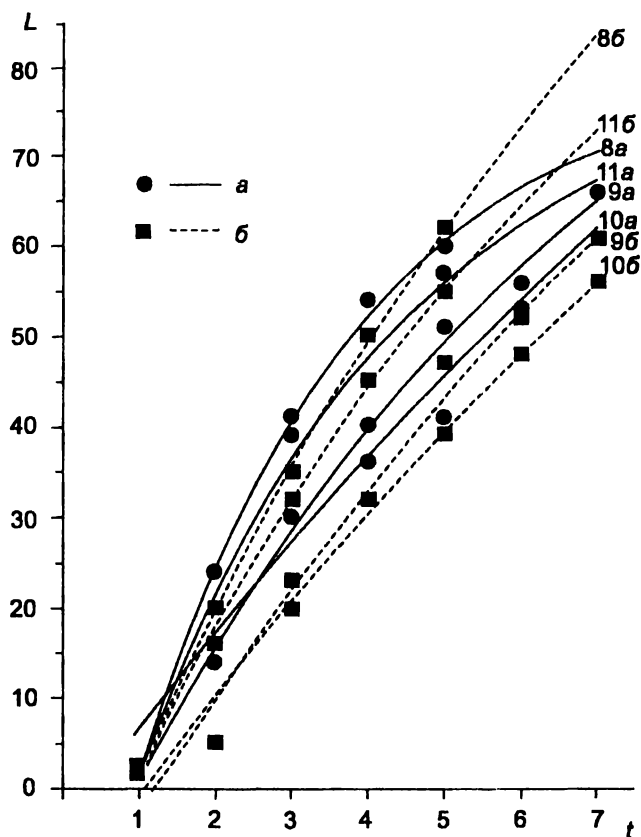


Рис. 5. Модели Берталанфи группового линейного роста мидий на участках марикультуры в верхней (а) и нижней (б) частях субстратов.

По оси абсцисс — условный возраст (порядковый номер возрастной группы) мидий, годы; по оси ординат — средняя длина мидий в возрастной группе, мм.

1988 и 1989 гг. (рис. 4, Б). Возможно, в этом проявились межгодовые различия в условиях формирования спата мидий основной генерации, поскольку известно (Максимович, Лысенко, 1986; Гагаев и др., 1994), что от величины прироста двустворчатых моллюсков в первый сезон роста самым существенным образом зависит темп их роста в следующие вегетативные сезоны.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 247 с.

Гагаев С. О., Голиков А. П., Максимович Н. В. и др. Экология и распределение мидий *Mytilus trosselus septentrionalis* Clebbin, 1989 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Исслед. фауны морей. 1994. Вып. 47(55). Ч. 1. С. 250-264.

Голиков А. Н., Максимович Н. В., Сиренко Б. И. Особенности распределения, роста и продукции *Mytilus edulis* L. в различных биотопах на примере поселений у Сонострова (Белое море) // Там же. 1988. Вып. 39(47). С. 97-106.

Голиков А. Н., Скарлато О. А., Максимович Н. В. и др. Состав и экология прибрежных моллюсков губы Чуна Белого моря // Там же. 1985. Т. 31(39). С. 185-229.

Кулаковский Э. Е. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море. Л., 1983. 36 с.

Кулаковский Э. Е. Исследования по мариккультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и икhtiологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64-76.

Кулаковский Э. Е., Бергер В. Я., Кунин Б. Л. Экология и перспективы культивирования мидий в Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 98-112.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чуна Белого моря // Исслед. фауны морей. 1988. Вып. 39(47). С. 97-106.

Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях мариккультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35-43.

Максимович Н. В. Биоэнергетические свойства поселений двустворчатых моллюсков в Онежском заливе Белого моря // Исслед. фауны морей. 1985. Т. 33(41). С. 179-185.

Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. 1989. № 24. С. 18-25.

Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е. и др. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 61-82.

Максимович Н. В., Лысенко В. Н. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Musculina incognita* в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. 1966. № 1. С. 25-30.

Максимович Н. В., Чемаданов А. В. Биоэнергетические свойства поселений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе // Пробл. рац. использ. и охраны прир. ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 137-138.

(Максимович Н. В., Сухотин А. А., Миничев С. Ю.) *Maximovich N. V., Sukhotin A. A., Minichev Yu. S.* Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea) // *Aquaculture*. 1996. Vol. 147. P. 191-204.

Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря. *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. Ин-та океанологии. 1953. Т. 7. С. 198-258.

(Суходин А. А.) *Sukhotin A. A.* Respiration and energetics in mussel (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture*. 1992. Vol. 101. P. 41-57.

(Суходин А. А., Кулаковский Э. Е.) *Sukhotin A. A., Kulakowski E. E.* Growth and population dynamics in the mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture*. 1992. Vol. 101. P. 59-73,

Суходин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В. Личейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // *Экология*. 1992. № 5. С. 71-77.

(Суходин А. А., Максимович Н. В.) *Sukhotin A. A., Mazimovitch N. V.* Variability growth rate of *Mytilus edulis* L. from Chupa Inlet (White Sea) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1993. Vol. 176. P. 15-26.

Чивилев С. М., Миничев Ю. С. Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 253. СПб., 1993. С. 110-122.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ ПОДВЕСНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

Н. В. МАКСИМОВИЧ, Ю. В. ЗАГОРОДНЯЯ

С.-Петербургский государственный университет

Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. достаточно подробно изучен на примере многих популяций. Обстоятельные исследования экологии размножения мидий в естественных местообитаниях проведены и в Белом море (Паленичко, 1948; Савилов, 1953; Кауфман, 1977; Максимович, 1985). Выраженность температурной стратификации вод Кандалакшского залива Белого моря (Дерюгин, 1928, Беклемишев и др., 1980; Бабков, 1982; Бабков, Голиков, 1984), неординарность условий марикультуры беломорских мидий (Кулаковский, 1983) и задачи мониторинга участков ее локальных хозяйств, осуществляемого сотрудниками Биологического института С.-Петербургского университета с 1985 г. (Максимович и др., 1993), обусловили наш интерес к изучению закономерностей репродуктивного цикла мидий в условиях подвешного выращивания.

Цель исследований состоит в выяснении роли условий обитания в регуляции нерестовой активности мидий для оценки возмущений естественной фенологии их размножения в акваториях промышленной марикультуры. Основное внимание уделено температурным эффектам. В задачи работы входил анализ динамики численности личинок мидий в планктоне и состояния репродуктивной системы половозрелых особей, составляющих типичное естественное поселение и оброст субстратов участков марикультуры, а также содержащихся в садках на относительно большой глубине (при более низких температурах). Исследования выполнены в 1992–1995 гг. на Морской биологической станции С.-Петербургского университета в

акватории губы Никольской. Хозяйство марикультуры мидий губы Никольской (рис. 1) существует с 1988 г. В период с 1990 г. по 1993 г. в акваториях губ Никольской и Осечковой было размещено одновременно 10 участков промышленного выращивания мидий общей площадью около 20 га (Максимович и др., 1993).

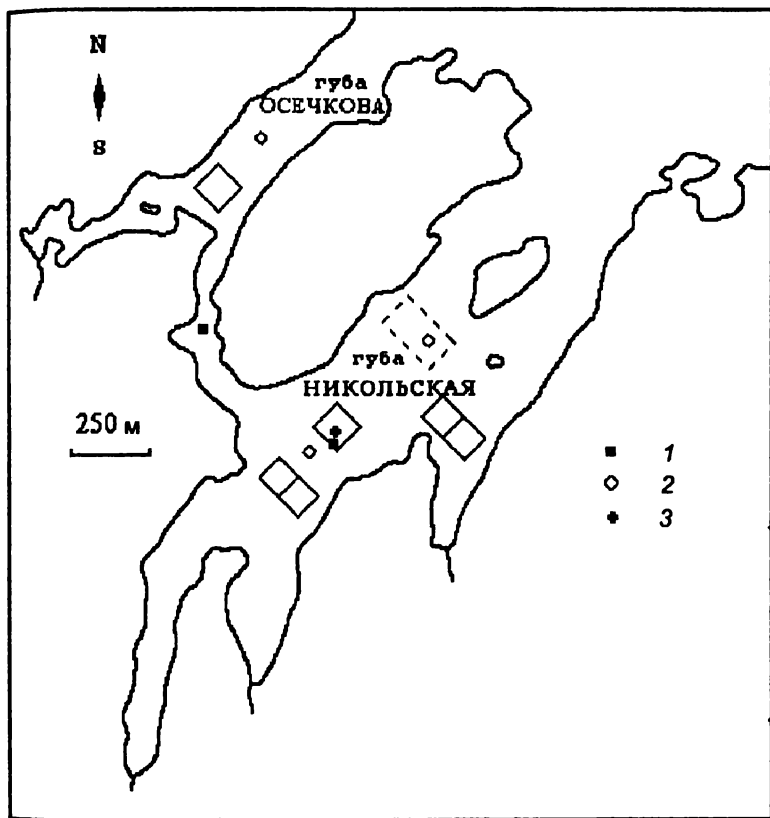


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Прямоугольниками отмечены участки хозяйства марикультуры. Пунктирной линией обозначен участок, установленный в 1988 г. и снятый в 1992 г. 1 — места сбора мидий для изучения динамики гаметогенеза, 2 — место установки садков, 3 — планктонные станции.

Для изучения развития гонад мидий в естественных условиях особей отбирали на типичной сублиторальной банке в мелководном

проливе (рис. 1), на глубине 0,5–1,5 м. В центре поселения (камнистая и самая мелкая часть банки) мидии образуют сплошное скопление площадью около 30 м². По его краям на заиленном грунте моллюски распределены в виде многочисленных друз размерами до 1 м². Каждая проба – единовременный сбор в трех – четырех участках поселения 30–50 мидий длиной более 40 мм. Культивируемых моллюсков отбирали с верхней части двух-трех субстратов на контрольной станции (рис. 1) таким же образом, в те же дни и примерно на той же глубине.

Эксперимент для изучения влияния относительно низких температур на развитие гонад мидий был заложен в августе 1991 г. К одному из буев участка хозяйства марикультуры в губе Никольской (рис. 1) на капроновом фале были подвешены садки, удаленные от поверхности на 2,5; 5; 9; 13 и 15 м. Каждый садок представлял собой проволочный каркас (30×30×40 см), обтянутый капроновой делью с размером ячеек 15 мм. Глубина под понтоном не превышала 18 м, и в сизигийные отливы нижний садок находился вблизи дна (морские звезды *Asterias rubens* часто наползали на этот садок по свисающему концу фала). Вторая гирлянда из четырех садков была установлена в конце мая 1992 г. на глубине 2,5; 4,5; 8,5 и 12 м. В каждый садок было помещено 200–300 крупных (не менее 40 мм) мидий, собранных с участков 1988 г. (первая гирлянда) и 1989 г. (вторая гирлянда).

Проверку состояния гонад мидий осуществляли в летние сезоны с периодичностью одна–три недели. Из каждого местообитания отбирали по 15–30 особей. При сравнительном анализе состояния гонад экспериментальных мидий придерживались следующей градации глубин (расстояния от поверхности): 2,5; 4–4,5; 7,5 8,5 и 12 13,5; 15 м. Моллюсков вскрывали, визуально оценивали их пол и состояние репродуктивной системы, а части висцеральной ткани с гонадой 10–15 особей фиксировали в жидкости Буэна. Затем по общепринятой методике приготавливали гистологические препараты. Срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего таким образом было обработано около 2000 моллюсков (таблица).

Сравнительный анализ состояния гонад моллюсков в разных местообитаниях проведен на основе представлений о закономерностях в годовом цикле развития гонад *M. edulis* (Chipperfield, 1953; Lubet, 1959) с учетом особенностей их репродуктивного цикла в Бе-

Структура первичных данных

Местообитание	Глубина, м	Год наблюдений			Всего
		1992	1994	1995	
ВСЛ	0,5-2,5	100(74)	110(85)	106(75)	316(235)
Участок марикультуры	0,5-2,5	113(75)	205(132)	130(99)	448(281)
Садки	1,5-2,5	210(149)	25(10)	Нет данных	235(159)
	4,0-4,5	311(267)	40(30)	45(30)	396(327)
	7,5-8,5	161(134)	35(22)	112(81)	308(237)
	12-13,5	122(91)	Нет данных		122(91)
	15	87(60)			87(60)

Примечание. ВСЛ — участок в верхней субситорали (рис. 1, 1). В скобках указано число особей, гонады которых были обработаны гистологическими методами.

лом море (Максимович, 1985). Стадии развития гонад моллюсков мы различали по следующим признакам.

Стадия II — активный гаметогенез. Ацинусы занимают более половины площади среза ткани гонады и заполнены половыми клетками на разных стадиях развития, вплоть до морфологически зрелых гамет. Однако ооциты еще не достигли дефинитивного размера (80 мкм), а на срезе гонады самцов не менее половины площади ацинусов занимают промежуточные элементы сперматогенеза. Мантия моллюсков выглядит мелкозернистой, выдавая альвеолярную структуру ткани гонады. Интенсивность ее окраски уже допускает надежную визуальную оценку пола мидий.

Стадия III — созревание и нерест. В пределах этой стадии можно различить несколько характерных состояний.

III₁ — ацинусы занимают практически всю площадь среза через гонаду; у самцов не менее 2/3 просвета ацинусов занимают сперматозоиды, окруженные несколькими слоями сперматид и сперматоцитов; у самок большая часть ооцитов достигает предельных размеров (70–80 мкм), приобретая отчетливую полигональную форму; такие особи обычно отличаются относительно толстой мантией (до 1–1,5 мм у крупных культивируемых мидий); может просматриваться зернистость ткани гонады (особенно у самцов).

III₂ — преднерестовое состояние, практически предшествующее вымету гамет; окраска ткани гонады интенсивная; ее зернистость не выражена; ооциты теряют связь с базальной мембраной и округляются; в альвеолах гонады самцов сохраняются один-два перифе-

рических слоя сперматогоний, а их просвет заполнен сперматозоидами. Проявление на этом фоне в мантии гонодуктов, по-видимому, следует рассматривать как начало следующей стадии.

IIIВ — частичный или полный вымет гамет; на срезах ткани гонады самок на этой стадии можно наблюдать картины от состояния, близкого к IIIА₂, до присутствия в спавшихся ацинусах единичных невыметанных гамет; промежутки между ацинусами практически лишены прокрашиваемых элементов соединительной ткани; у моллюсков, находящихся в начальной фазе вымета, в мантии обязательно проступают гонодукты; у самок в момент нереста в них обычно видны ооциты. В случае продвинутого вымета гамет в мантии прозрачные (пустые) участки могут соседствовать с плотными скоплениями наполненных гаметами альвеол.

IIIС — восстановление ткани гонады после неполного вымета; в условиях Белого моря у самок в течение годового репродуктивного цикла происходит только дозревание ооцитов без пополнения их фонда (Максимович, 1985); у самцов прохождение этой стадии сопровождается более радикальными изменениями; на срезах их гонад спавшиеся ацинусы занимают не всю площадь среза; пространство между ними начинает заполняться соединительной тканью, а сами альвеолы пролиферирующими элементами сперматогенеза и сперматозоидами. Мантия моллюсков на этой стадии развития гонад часто вновь приобретает крупную зернистость и окраску. Однако оценка пола мидий по окраске мантии ненадежна.

IIIД — повторный, или заверченный (окончательный) вымет гамет; речь идет о завершении процесса нереста, что далеко не всегда сопровождается полным освобождением альвеол гонады от гамет; часто (даже у самок) сохраняется значительное количество невыметанных гамет; в большинстве же случаев (особенно у самок) стадия IIIД — конечная фаза стадии IIIВ.

Стадия 0 — посленерестовое состояние, или период восстановления (отдыха) гонады. На срезе преобладают крупные хорошо прокрашиваемые клетки соединительной ткани. Прежняя альвеолярная структура гонады разрушается. В ее остаточных структурах часто отмечается резобция невыметанных гамет. В конце стадии можно наблюдать формирование новой альвеолярной системы с начальными элементами гаметогенеза.

В те же сроки в исследованной акватории на контрольных станциях (рис. 1) измеряли температуру воды (на глубинах: 0,5; 2,5;

5 и 10 м) и планктонные сборы малой сетью «Джеди» (диаметр входного отверстия 0,2 м, сито с ячейей 100 мкм) на тех же станциях. Одна проба — две вертикальные протяжки в горизонте 0–10 м. В Белом море в пределах этого горизонта сосредоточено более 90% личинок мидий (Шилин, Ошурков, 1985).

РАЗВИТИЕ ГОНАД МИДИЙ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Марикультура

Моллюски, собранные на участках промышленного культивирования, внешне заметно отличаются от особей естественного поселения: по зеленым и синим оттенкам в окраске периостракума, по относительно слабой выраженности на раковине меток сезонной периодичности роста и по размерам ростовых колец. Отметим, что относительный объем гонады (гонадный индекс) у культивируемых мидий также заметно выше, чем у мидий естественного поселения. Толщина мантии культивируемых мидий со зрелыми гонадами достигала 2 мм, а у особей естественного поселения тех же размеров эта величина не превышала 1 мм. Половозрелости мидии достигают в возрасте двух лет. Минимальная длина таких особей в пробах колебалась в пределах 20–25 мм. Отдельные неполовозрелые мидии были отмечены нами и в возрасте трех лет при размере раковины 22–32 мм. В ходе исследований мы не обнаружили различий в ходе развития гонад культивируемых мидий и особей, содержащихся в садках рядом с субстратами участка марикультуры на глубине 2,5 м. Поэтому результаты этих наблюдений мы рассмотрим вместе.

В течение июня 1992 г. гонады всех мидий в пробах внешне выглядели как вполне зрелые. Гистологическая проверка показала, что в конце июня их состояние соответствовало преднерестовому — стадии IIIA₂ (рис. 2, А). 13 июля при температуре воды у поверхности 12 °С (рис. 3, А) морфологические особенности гонад мидий в этом местообитании соответствовали признакам посленестового состояния. При этом у трети особей гонады внешне выглядели как зрелые. На начавшийся вымет гамет указывали только округлая форма ооцитов и гонодукты в мантии самок. У части самок о вымете гамет свидетельствовало также появление в ткани гонады

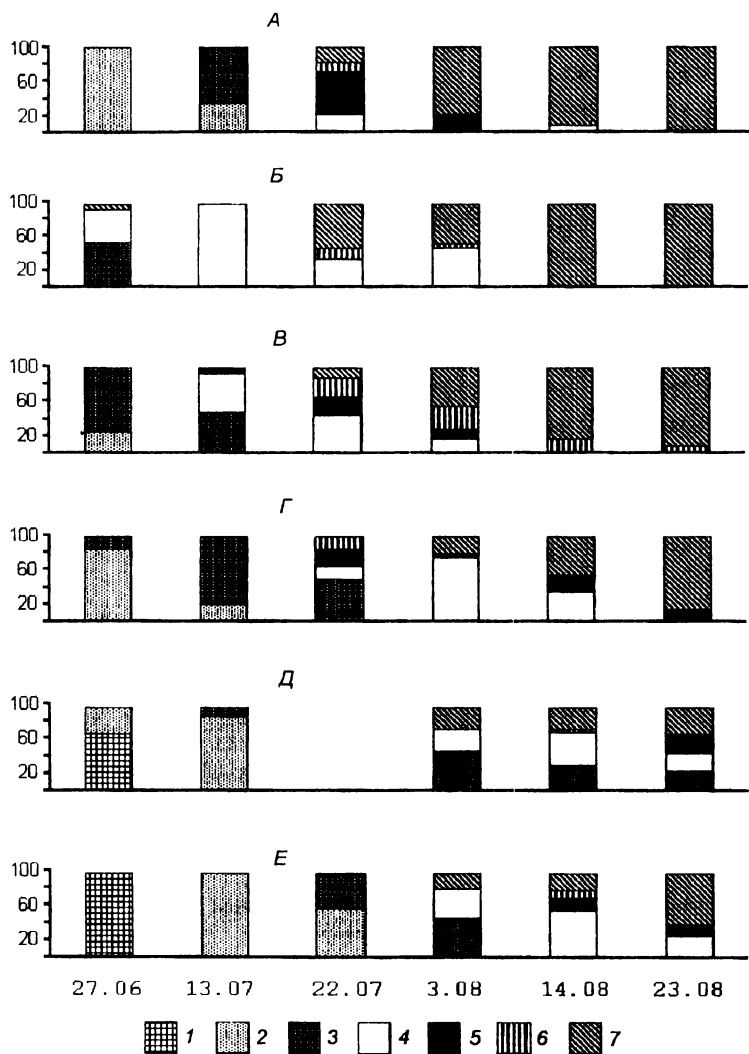


Рис. 2. Развитие гонад *Mytilus edulis* в разных местообитаниях летом 1992 г.
 А — участок марикультуры; Б — естественное поселение; садки: В — 4-4,5 м.
 Г — 7,5-8,5; Д — 12,5-13,5; Е — 15 м. По оси абсцисс — дата наблюдений; по оси
 ординат — доля, %, в выборке мидий с гонадой в стадиях зрелости: 1 — II, 2
 IIIА₁, 3 — IIIА₂, 4 — IIIВ, 5 — IIIС, 6 — IIIД, 7 — 0.

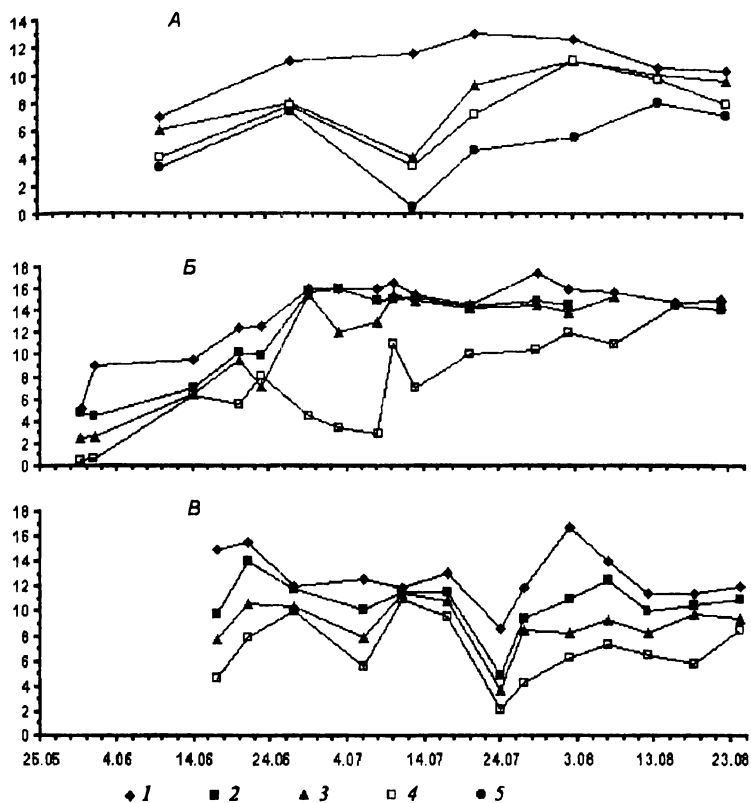


Рис. 3. Динамика температуры воды в губе Никольской летом 1992 (А), 1994 (Б) и 1995 гг. (В).

По оси абсцисс: дата наблюдений; по оси ординат: температура ($^{\circ}\text{C}$) на глубине: 0,5 (1); 2,5 (2); 5 (3), 10 (4) и 15 м (5).

пустот. Через 10 дней у 30% исследованных моллюсков были отмечены лишь единичные невыметанные гаметы. В мантии остальных особей присутствовали альвеолы, наполненные невыметанными гаметами. При этом у многих самцов наблюдались эффекты пролиферации половых клеток. У самок и самцов после вымета гонады сохранили интенсивную окраску. В августе в гонадах большинства мидий была отмечена резорбция гамет, характерная для стадии 0. Морфологические особенности гонад остальных моллюсков позволяли классифицировать их состояние как стадии ПИД или ПИС.

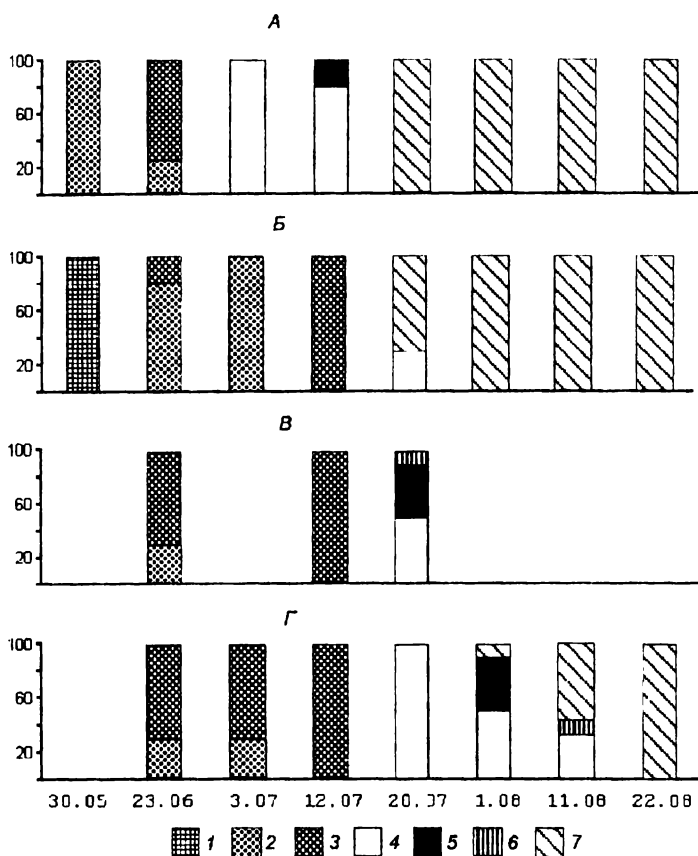


Рис. 4. Развитие гонад *Mytilus edulis* в разных местообитаниях летом 1994 г.

Обозначения, как на рис. 2.

Уже в конце мая 1994 г. все особи, собранные с участка ма-
рикультуры и из садков на глубине 2,5 м, имели зрелые гонады
(рис. 4, А). Через три недели состояние гонад мидий в этом место-
обитании соответствовало преднерестовой стадии, а в первых чис-
лах июля гонады всех особей в пробах оказались в посленересто-
вой фазе. Причем у большей части мидий произошел практически
полный вымет гамет. Только в начале августа в гонадах мантии

некоторых самцов были отмечены картины, соответствующие стадии IIIС. В дальнейшем в пробах были встречены только мидии, завершившие цикл гаметогенеза.

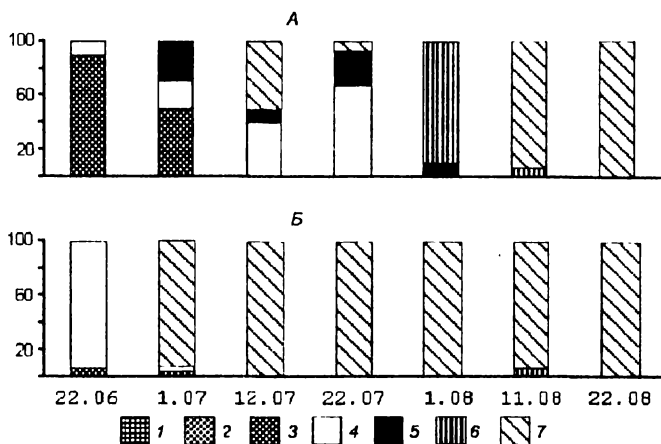


Рис. 5. Развитие гонад *Mytilus edulis* в разных условиях летом 1995 г. Обозначения, как на рис. 2.

Из анализа выборки 20 июня 1995 г. следует, что у культивируемых мидий к этому сроку прошел неполный вымет гамет (рис. 5, А). Температура поверхностного слоя воды в момент наблюдения достигла 15 °С. (рис. 3). Причем в мантии большинства исследованных особей внешних проявлений нереста отмечено не было. В течение июля в гонадах многих самок обнаружено значительное количество остаточных ооцитов, а состояние гонад самцов отвечало стадии IIIС. Особенно много таких особей было встречено 1 августа. По содержанию в пробах моллюсков, развитие гонад которых соответствовало стадии IIIВ (рис. 5, А), можно предположить, что основной вымет гамет у них прошел примерно в середине июля при температуре 10–13 °С. По данным гистологического анализа 11 августа практически у всех исследованных моллюсков была отмечена резорбция остаточных гамет.

Очевидно, что динамика состояния гонад культивируемых мидий в рассмотренные сезоны размножения неоднозначна. Особи в посленерестовом состоянии были отмечены здесь: с 13 июля по

3 августа 1992 г.; с 3 по 15 июля 1994 г.; с 20 июня по 20 июля 1995 г. С учетом промежутков между наблюдениями можно примерно определить сроки и условия начала вымета гамет у культивируемых мидий: 1992 г. -- первая декада июля при поверхностной температуре воды 10–12 °С; 1994 г. -- середина июля при прогреве верхнего пятиметрового слоя воды до 14–16 °С; 1995 г. -- первый, неполный вымет в середине июня и второй, тотальный, в первых числах июля при температуре также выше 10 °С. Таким образом, для культивируемых мидий характерен единовременный вымет гамет, сроки которого сдвинуты к середине июля. Во все исследованные сезоны нерестовой активности у культивируемых мидий в августе отмечено не было.

Естественное поселение

Изученное поселение типично для Карельского берега Канда-лакшского залива. Отмель не обнажается даже в сизигийные приливы. В течение приливного цикла мидии обитают здесь под слоем воды 0,5–2,5 м. Поселение представлено в основном взрослыми половозрелыми моллюсками, модалный размер которых составляет 35–50 мм. Развитие их гонад мы наблюдали в 1992, 1994 и 1995 гг.

К 20 июня 1992 г. по результатам визуальной оценки зрелости гонад все мидии в этом местообитании оказались в преднерестовом состоянии. 25 июня в мантии некоторых особей были отмечены пустоты, что указывало на начало вымета гамет (рис. 2, Б). Температура воды в поверхностном слое к этому времени превышала 10 °С, но на глубине 2,5–5 м едва достигала 8 ° (рис. 3, А). После гистологической проверки было установлено, что гонады 70% особей (в основном, самцов) следует отнести к преднерестовой стадии. У всех мидий в мантии были видны гонодукты. У самок гонады были полностью опустошены или содержали островки пустых ацинусов. Через две недели мантийные складки всех вскрытых мидий оказались тонкими и прозрачными. На срезах обнаружены спавшиеся альвеолы и отдельные невыметанные гаметы, что соответствует стадии IIIД. В дальнейшем у части мидий мы обнаруживали только резорбирующиеся гаметы. У многих особей при этом отмечены признаки перехода гонад к стадии 0 (рис. 2, В).

К началу июня 1994 г. гонады всех особей, собранных в данном поселении, могли быть отнесены только ко второй стадии зрелости. Через 2 недели в пробе были отмечены уже вполне зрелые моллю-

ски (стадия $III A_1$), а еще через 7 дней почти четверть всех исследованных особей достигли преднерестового состояния (рис. 4, *Б*). Согласно результатам визуального и гистологического анализа состояние гонад всех мидий в пробе в последней декаде июня было охарактеризовано как преднерестовое, а 12 июля — как посленерестовое. Температура воды на глубине до 5 м в этот период составила 10–15 °С (рис. 3, *Б*). В дальнейшем удалось установить, что этот вымет гамет мидий был полным и окончательным. В конце июля и в августе в пробах были отмечены только особи с гонадами в стадии зрелости 0.

В начале лета 1995 г. не удалось провести наблюдений за состоянием гонад мидий в искусственных и естественных поселениях. К двадцатым числам июня все мидии естественного сублиторального поселения оказались в посленерестовом состоянии. Структура гонады в мантии вскрытых моллюсков не просматривалась. По итогам гистологической проверки лишь у двух особей состояние гонад можно было классифицировать как стадию IIIС (рис. 5, *Б*). Температура воды на глубине 0–2,5 м к этому моменту достигла 10–15 °С (рис. 3, *Б*). Как и в предыдущем сезоне размножения, этот вымет гамет оказался полным. В дальнейшем нами почти не встречались мидии с восстанавливающимися гонадами. В июле и в августе состояние гонад почти всех исследованных особей с уверенностью классифицировалось нами как период отдыха гонады — стадия 0.

Таким образом, в летние сезоны 1992–1995 гг. не было отмечено существенных различий в развитии гонад мидий контрольного сублиторального поселения. В рассмотренные сезоны у мидий происходил единовременный вымет, в который вовлекались практически все половозрелые особи поселения. Однако сроки нереста в указанные годы несколько различались. В 1992 г. вымет гамет прошел в третьей декаде июня при прогреве поверхностного слоя воды до 10–12 °С (рис. 3). В 1994 г. он был отмечен только в первой декаде июля при температуре воды выше 15 °С, а в 1995 г. произошел, по-видимому, в середине июня.

Экспериментальные условия

Наиболее подробные наблюдения за развитием гонад мидий, помещенных в садки на разной глубине, были проведены в 1992 г. В 1994 г. был проведен повторный цикл наблюдений. Результаты суммированы для глубин 4–4,5; 7,5–8,5; 12–13,5 и 15 м.

Глубина 4–4,5 м. Мидии, содержащиеся в садках на этой глубине, внешне ничем не отличались от культивируемых моллюсков. В 1992 г. 27 июня гонады всех особей, извлеченных из садков, находились в преднерестовом состоянии (рис. 2, *В*). 13 июля выборку составили особи с гонадами в посленерестовом состоянии. Температура воды на глубине 5 м к этому сроку еще не достигла 10 °С. (рис. 3, *А*). Степень опустошения гонад самок колебалась в широких пределах. В дальнейшем, до середины августа, во всех пробах были мидии, в гонадах которых содержались невыметанные гаметы. При этом у самцов часто наблюдались эффекты пролиферации половых клеток. Начиная со второй декады июля состояние гонад все большей части мидий из этой серии садков можно было классифицировать как стадию 0. В 1994 г. 23 июня в садках на этой глубине основная часть мидий оказалась в преднерестовом состоянии (рис. 4, *В*), а через три недели — в посленерестовом. Температура воды на глубине 5 м в первой половине июля колебалась в пределах 11–14 °С (рис. 3).

Глубина 7,5–8,5 м. 13 июля 1992 г. 20% мидий, извлеченных из садков на этой глубине, находились в начальной фазе созревания (стадия IIIA₁) (рис. 2, *Г*). 22 июля гонады всех мидий, собранных на глубине 7,5 м, оказались в посленерестовом состоянии. В то же время у особей, содержащихся в садке на глубине 8,5 м, были отмечены только гонады в преднерестовой фазе — стадия IIIA₂ (на рис. 5, *Г* представлена усредненная картина). Однако 3 августа в гонадах всех содержащихся на этой глубине мидий практически не осталось гамет. Температура воды на глубине 5–10 м за это время поднялась от 6–8 до 10 °С (рис. 3, *А*). До начала августа в альвеолах гонад многих самцов наряду с невыметанными сперматозоидами можно было обнаружить клеточные элементы, характерные для процессов пролиферации и дифференциации сперматогониев, что типично для восстанавливающейся гонады. К концу августа мидии в садках на этой глубине в основном закончили цикл размножения.

Мидии, содержащиеся в садках на большей глубине, внешне за-

метно отличались от культивируемых особей. На протяжении летнего сезона крупная зернистость их гонады в мантии не исчезала, т. е. ткань гонады не занимала весь объем мантийной складки, а толщина мантии не превышала 0,5 мм. Моллюски жили в садках до трех лет. Окраска их периостракума за это время стала черной, а линейный рост практически прекратился: величина годового прироста составляла 1–2 мм. Смертность экспериментальных особей в отдельных садках за период исследований не превысила 10%. При визуальной оценке степени зрелости гонад мидий, содержащихся на этих глубинах, в течение 1992 и 1994 гг. не удалось выявить признаки, указывающие на состоявшийся вымет гамет. Однако в ходе гистологического анализа они были обнаружены.

Глубина 12–13,5 м. В 1992 г. все мидии на этой глубине только к середине июля достигли начальной фазы зрелости (стадия IIIA₁) (рис. 2, Д). Температура воды на глубине 10 м поднялась до 10 °С к 3 августа. В течение августа у некоторых особей в пробах наблюдались изменения морфологии гонад, указывающие на частичный вымет гамет.

Глубина 15 м. Только в третьей декаде июля 1992 г. среди изъятых из садка мидий были обнаружены особи, в гонадах которых преобладали конечные элементы гаметогенеза (рис. 2, Е). В начале августа у некоторых самок из этого садка на гистологических срезах мы уже наблюдали картины резорбции ооцитов. У 30% особей состояние гонад соответствовало стадии IIIВ. При этом в ацинусах самцов были отмечены все элементы сперматогенеза. Гонады отдельных мидий выглядели опустошенными.

В середине июля 1994 г., судя по степени зрелости клеточных элементов гаметогенеза, все мидии находились в преднерестовой фазе развития, а через неделю в посленерестовой. Температура воды на глубине 10 м в это время приблизилась к 10 °С. В течение следующего месяца у всех экспериментальных моллюсков произошел переход к состоянию реставрации ткани гонады: в конце августа у большего числа особей в пробах была отмечена резорбция гамет. При этом в ацинусах мидий в каждой пробе мы находили значительное количество гамет.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК МИДИЙ В ПЛАНКТОНЕ ГУБЫ НИКОЛЬСКОЙ

Исследования планктона выполнены в 1992, 1994 и 1995 гг. (рис. 6). В 1992 г. отмечен один пик численности личинок мидий в первых числах августа. Однако первые великонхи мидий длиной 150–200 мкм с невысокой плотностью (40 экз./м³) появились в конце первой декады июля.

В 1994 г. в планктоне наблюдали формирование двух пиков численности личинок мидий (рис. 6). Первый (до 700 экз./м³) зафиксирован в начале июля по присутствию в пробах личинок, модальные размеры которых составили 125–150 мкм. К концу июля они достигли предельных размеров и практически выпали из состава планктона. С 1 августа развивается вторая субгенерация личинок. Нами зафиксирована ее начальная плотность 1200 экз./м³. В двадцатых числах августа плотность второй субгенерации снизилась в четыре раза при модальных размерах личинок от 250 до 300 мкм.

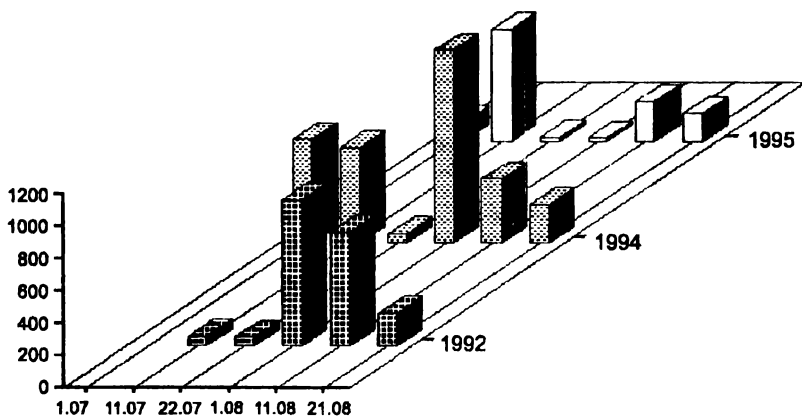


Рис. 6. Плотность личинок мидий в верхнем 10-метровом слое воды в 1992, 1994 и 1995 гг.

По оси абсцисс — дата наблюдений; по оси ординат — плотность личинок, экз./м³.

В 1995 г. первая субгенерация личинок формируется в течение первой декады июля. К концу декады ее плотность достигает максимума (1000 экз./м³) при модальном размере личинок около 150 мкм. В конце июля — начале августа численность личинок ми

дий в планктоне резко снижается. Их модалльные размеры составляют 250–350 мкм. Вторая субгенерация была обнаружена нами в начале второй декады августа. Плотность великонхов мидий в планктоне составила в это время примерно 400 экз./м³, а их модалльные размеры 150–175 мкм.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА КУЛЬГИВИРУЕМЫХ МИДИЙ

В Белом море важнейшим фактором, который может обусловить изменения в развитии гонад мидий, безусловно, оказывается температура. Зависимость процессов гаметогенеза от температуры у эктотермных гидробионтов вообще и их нерестовой активности в частности широко известна еще со времени классических работ Дж. Г. Ортона (Orton, 1920) и С. Рюнштрема (Runstrom, 1929). В Белом море сильная зависимость процессов размножения бентосных бореальных и бореально-арктических форм, в том числе и мидий, от температуры воды была установлена в результате специальных исследований (Савилов, 1953; Кауфман, 1977; Максимович, 1985). Очевидно, что в силу незначительной удаленности друг от друга (рис. 1) исследованные поселения мидий находятся под воздействием общей гидрологической обстановки. Учитывая среднегодовые параметры прогрева вод губ Кандалакшского залива (Бабков, 1982; 1991) и параметры температурного режима изученных акваторий, можно принять, что развитие гонад мидий в летние сезоны 1992–1995 гг. происходило на фоне ординарной гидрологической обстановки. Однако в Белом море выражена вертикальная температурная стратификация, что, предположительно, приводит к смещению сроков нереста мидий в сублиторальных поселениях (Максимович, 1985). Какие же температурные градиенты могут определить появление значимых различий температурных условий размножения мидий в местообитаниях? Результаты нашей работы однозначно свидетельствуют о том, что изменение глубины (=температурных условий) обитания мидий в пределах первых 10 м приводит к смещению сроков их нереста.

Прежде чем остановиться на закономерностях размножения мидий в губе Никольской, отметим, что использованная нами шкала гаметогенеза мидий, как и практически любая классификация биологических явлений, несовершенна. Более того, она создана для

описания этапов сезонной репродуктивной активности особи на основе анализа морфологических особенностей гонады на тканевом и клеточном уровне. Очевидно, что описание с помощью данной шкалы динамики групповых эффектов в репродуктивном цикле моллюсков сопряжено с определенными издержками. Это проявилось в асинхронности фаз репродуктивного цикла мидий изученных групп, особенно на посленерестовых стадиях (рис. 2, 4, 5). Учитывая это обстоятельство, появление в августе особей с гонадами, содержащими некоторое количество зрелых гамет, мы не склонны рассматривать как следствие недавнего вымета. Скорее всего, у мидий в зависимости от их индивидуальных особенностей посленерестовое состояние (стадии ПІВ–ПІD) может фиксироваться на разные сроки. Особенно это характерно для культивируемых мидий, онтогенез которых протекает в оптимальных условиях. Тем не менее использование шкалы зрелости мидий П. Н. Чипперфилда (Chipperfield, 1953) помогло нам с большей уверенностью документировать сроки вымета мидиями гамет. На основании результатов проведенных исследований можно выделить следующие закономерности в репродуктивном цикле мидий в губе Никольской.

В каждом из изученных местообитаний в сезон размножения нерестовая активность мидий осуществлялась с одним общим выметом гамет. Это не противоречит отмеченным ранее условиям нереста мидий в губе Чупа (Максимович, 1985).

Полнота вымета и безусловность отклика мидий естественно-го поселения и субстратов марикультуры на температурный триггер 10°C (Максимович, 1985) оказались различны. В естественном сублиторальном поселении репродуктивный цикл проходит без существенных межгодовых сдвигов. В условиях культивирования нерест мидий осуществляется, как правило, на две недели позже. Он происходит при летней стабилизации прогресса поверхностного слоя воды, и его начало нельзя связать только с резкими временными градиентами температуры поверхностных вод во время весеннего прогресса. Очевидно, что в регуляции размножения мидии заметную роль играют также другие внешние воздействия, например динамика вод. В период штормов абортивную реакцию у мидии может вызвать как прямое механическое воздействие (Iwata, 1952), так и незначительное, но спонтанное изменение температуры воды, возникающее при выравнивании вертикальных температурных градиентов. Нельзя не заметить, что выравнивание температуры в

поверхностном слое воды в акватории губы Никольской происходит часто. Это видно по сближению значений температуры на разных глубинах в некоторые сроки наблюдений (рис. 4).

При изменении температурных условий обитания (выдерживание на больших глубинах) смещаются сроки вымета гамет мидий. С одной стороны, положение о критической температуре размножения мидий хорошо согласуется с отмеченным нами смещением сроков репродуктивной активности особей на разных глубинах. Чем позже наступает прогрев, тем больше сдвигаются сроки нереста мидий (до 1,5 месяцев на глубине более 10 м). С другой стороны, установленные нами температуры нереста мидий в садках на глубине 12–15 м не дотягивают до триггерного значения 10 °С. Отметим, что предположение о смещении температуры нереста мидий при изменении условий их обитания требует проверки в ходе специальных исследований. Во-первых, примененная нами периодичность пробоотбора явно недостаточна для точного отслеживания очень динамичного режима прогрева поверхностных вод губы Никольской. Во-вторых, факт вымета гамет у мидий на этих глубинах не представляется однозначным, поскольку изменения структуры гонад моллюсков в связи с нерестом часто проходили одновременно с резорбцией их гамет. Случай резорбции гамет у мидий в конце лета при отсутствии нереста был отмечен в поселении вида на глубине 10 м в устье реки Умбы (Максимович, 1985). При этом нельзя не отметить, что на больших глубинах (более 10 м) в условиях губы Никольской мидии не находят оптимальных условий для жизни. Их гонады не только созревают позже, но и имеют гораздо меньший объем. Рост моллюсков на глубине 15 м практически прекращается: годовой прирост экспериментальных мидий размером 40–50 мм не превышал 1–2 мм. Несмотря на жесткую функциональную связь скорости физиологических процессов у эктотермных гидробионтов с температурой воды (Методы... 1968), в данном случае мы наблюдаем, по-видимому, результат комплексного воздействия, не последнее место в котором должны занимать условия питания моллюсков. Вероятно, в ковшовых губах Белого моря на глубине более 10 м мидии не находят оптимальных условий для обитания и их поселения на больших глубинах формируются как факультативные.

На основании полученных данных можно заключить, что в планктоне акватории марихозяйства губы Никольской в исследованные сезоны образовывались две субгенерации личинок мидий.

Образование дискретных субгенераций личинок моллюсков было описано в губе Чупа (Максимович, Шилин, 1990; 1991). Появление в конце июля в губе Никольской второй субгенерации определено, по-видимому, репродуктивной активностью культивируемых мидий. Это, естественно, не только приводит к смещениям в динамике численности личинок в планктоне, но и должно отразиться на режиме пополнения молодью естественных поселений мидий в акваториях культивирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И.* Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Исследования фауны морей. 1982. Вып. 27(35). С. 3-16.
- Бабков А. И.* Типизация губ Белого моря // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Л., 1991. С. 5-12.
- Бабков А. И., Голиков А. Н.* Гидробиокомплексы Белого моря. Л. 1984. 104 с.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л.* Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря. // Тр. Беломорской биол. станции МГУ. 1980. Т. 5. С. 20-28.
- Дерюгин К. М.* Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. 1928. Вып. 7-8. 511 с.
- Кауфман З. С.* Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л., 1977. 265 с.
- Кулаковский Э. Е.* Марьякультура мидий на Северо-Западе СССР // Теоретические основы марьякультуры. М., 1983. С. 136-138.
- Максимович Н. В.* Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Исследования мидии Белого моря. Л., 1985. С. 22-35.
- Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е.* и др. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 253. СПб., 1993. С. 61-82.
- Максимович Н. В., Шилин М. Б.* Распределение и динамика численности личинок массовых видов двусторчатых моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Биологический мониторинг Белого моря. М., 1990. С. 83-91.
- Максимович Н. В., Шилин М. Б.* Распределение ларватона моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Л., 1991. С. 44-57.
- Методы определения продукции водных животных* / Отв. ред. Г. Г. Винберг Минск, 1968. 246 с.
- Паленичко З. Г.* Особенности биологии беломорской мидии // Зоол. журн. 1948. Т. 27. Вып. 5. С. 411-420.
- Савилов А. И.* Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря. *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. Ин-та океанологии. 1953. Т. 7. С. 198-258.
- Шилин М. Б., Ошурков В. В.* Вертикальное распределение и некоторые особенности оседания планктонных личинок организмов-обрастателей в Канда-

лакшском заливе Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 60-65.

Chipperfield P. N. Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1953. Vol. 32. № 2. P. 449-476.

Iwata K.S. Mechanism of egg maturation in *Mytilus edulis* // Biol. J. Okayama University. 1952. Vol. 17. P. 347-381.

Lubet P. Recherches sur le cycle sexual et l'emission des gametes ches les Mytilides et les Pectenides (Mollusques bivalves) // Revue Trav. Inst. Pech. Marit. 1959. Vol. 13. № 3. P. 389-547.

Orton J. H. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals // J. Mar. biol. Ass. U.K. 1920. Vol. 12. P. 339-366.

Runstrom S. Weitete studies uber die Temperatur anpassungen der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere // Bergen. Mus. Arbok. 1929. Vol. 2. № 10. S. 1-46.

МОРСКАЯ ВЗВЕСЬ КАК КОРМОВАЯ БАЗА ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ МИДИЙ

Ю. И. МАСЛОВ

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

Мидии — типичные планктонофаги, при их промышленном культивировании используют в качестве кормовой базы естественную морскую взвесь, или сестон, состоящий из живой компоненты (бактерио-, фито- и зоопланктон) и неживого взвешенного вещества (органический детрит и неорганическая взвесь). Данные по потреблению мидиями различных составляющих взвеси и по гидрологическому режиму акваторий могут лежать в основе планирования размещения хозяйств марикультуры в конкретных акваториях и прогнозирования возможных урожаев.

Цель настоящего исследования заключается в анализе параметров морской взвеси как кормовой базы при культивировании мидий. Для этого необходимо выполнить:

1) количественную оценку основных биохимических компонентов взвеси (белки, липиды, углеводы), определяющих ее кормовую и энергетическую ценность, в пробах воды, поступающей в места культивирования с приливными и другими течениями;

2) определение части этих компонентов, реально ассимилируемой культивируемыми организмами и сопутствующими гидробионтами в акватории промышленного выращивания мидий;

3) оценку роли различных групп планктона в питании мидий на разных этапах ее онтогенеза, т.е. на участках хозяйства марикультуры, установленных в разные годы, или в течение нескольких последовательных сезонов;

© Ю. И. Маслов, 2000

4) оценку первичной и вторичной продуктивности планктона и возможности восстановления кормовой ценности взвеси после протекания воды через мидиевую плантацию посредством определения интенсивности фотосинтеза и первичной продуктивности;

5) оценку влияния участков промышленного выращивания мидий на экологическую обстановку в акватории марикультуры.

В настоящей работе излагаются основные результаты биохимического изучения морской взвеси в районах культивирования мидий на Белом море в течение летних (вегетационных) сезонов 1989, 1990, 1994–1996 гг. Работы проводились в основном в акватории губы Никольской, где размещены промышленные участки выращивания мидий. Эпизодически пробы воды отбирались в других районах Керетского архипелага.

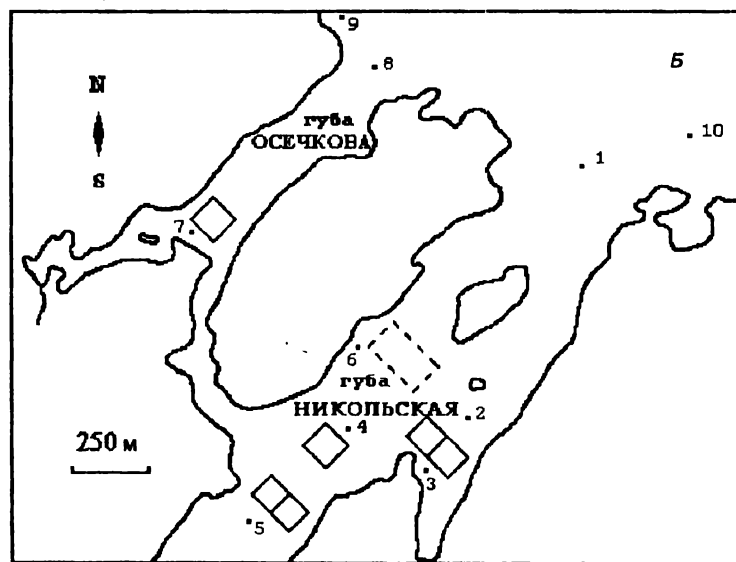
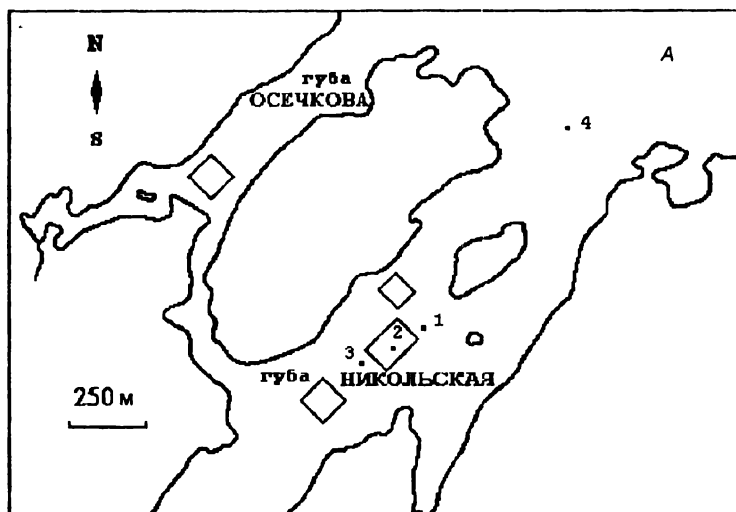
Отбор проб воды проводили на контрольных станциях в губе Никольской (рисунок) батометром Молчанова. Доставленную в лабораторию воду сразу же фильтровали на капроновых мембранных фильтрах (диаметр пор 0,2 мкм). Пигменты из фильтров экстрагировали нейтрализованным (углекислый магний) 90%-ным ацетоном; полученный экстракт фотометрировали при 663 и 750 нм до и после подкисления его двухмолярным раствором соляной кислоты. Содержание хлорофилла *a* и феофитина *a* рассчитывали по формулам (Rodier, 1978)

$$X_a = \frac{26,7(A_{663} - A'_{663}) \cdot V_2}{V_1 \cdot l},$$

$$\Phi_a = \frac{26,7(1,7A'_{663} - A_{663}) \cdot V_2}{V_1 \cdot l},$$

где X_a — содержание хлорофилла *a* в воде, мг/м³; Φ — содержание феофитина *a* в воде, мг/м³; A_{663} и A'_{663} — разность экстинкций при 663 и 750 нм ($E'_{663} - E'_{750}$) до и после подкисления экстракта соответственно; V_1 — объем профильтрованной воды, л; V_2 — объем ацетонового экстракта, мл; l — длина оптического пути при измерении экстинкций, см.

Для определения суммарного белка взвеси фильтр после экстрагирования пигментов подсушивали на воздухе, заливали 0,5%-ным раствором додецилсульфата натрия в 0,5 н. NaOH, выдерживали 10 мин в кипящей водяной бане для солиubilизации и экстракции белков; экстракт сливали, фильтр повторно кипятили в растворе додецилсульфата в течение 10 мин, затем еще раз промывали водой



Карта-схема района исследований и расположения точек отбора проб в губе Никольской в 1989, 1990 гг. (А) и в 1994, 1995 гг. (Б).

Цифрами отмечены порядковые номера станций.

при комнатной температуре; все экстракты объединяли, измеряли суммарный объем экстракта (V_3). В экстракте определяли белок по Лоури (Lowry et al., 1951), содержание белка взвеси в морской воде рассчитывали по формуле

$$B = \frac{E_x \cdot C_o \cdot V_3}{E_o \cdot V_1} = \frac{E_x \cdot K \cdot V_3}{V_1},$$

где B — содержание белка в воде, мг/м³; E_x — экстинкция пробы белкового экстракта; E_o — экстинкция стандартной пробы белка; C_o — концентрация белка в стандартной пробе, мкг/мл; V_1 — объем профильтрованной воды, л; V_3 — объем белкового экстракта, мл.

Все результаты анализов подвергались статистической обработке по общепринятым методам математической статистики (Маслов, 1978). В работе обсуждаются только различия на уровне значимости 0,05 и меньше.

Определение пигментов и белка в 1989, 1990, 1994–96 гг. проводилось в основном в районе мидиевого хозяйства в губе Никольской; эпизодически пробы воды отбирали также в акваториях о. Соностров и пролива Оборина Салма.

Таблица 1. Средние показатели состава взвеси по годам

Год	Число проб	Содержание хлорофилла a , мг/м ³	Доля феофитина в сумме $X_a + \Phi_a$, %	Содержание белка, мг/м ³
1989	71	0,63(0,27)	32(0,13)	212(0,70)
1990	66	0,38(0,24)	35(0,20)	305(0,14)
1994	27	0,91(0,29)	24(0,13)	276(0,51)
1995	31	1,14(0,37)	26(0,10)	389(0,73)
1996	11	1,29(0,27)	22(0,09)	220(0,36)

Примечание. В скобках приведены среднеквадратические отклонения.

Средние показатели биохимического состава взвеси в морской воде по годам (для всех районов, точек и глубин) сведены в табл. 1. При обсуждении данных учитывалось, что среднее содержание хлорофилла в обезвоженной биомассе планктонных водорослей равно 2,5% (Винберг, 1960), а среднее содержание белка в биомассе планктонных организмов составляет 25%. Из приведенных данных (табл. 1) видно, что:

- 1) биомасса фитопланктона составляет 1–6% массы всей взвеси;
- 2) среднее содержание фитопланктона (определяемое по содержанию хлорофилла) в 1995 и 1996 гг. было достоверно выше (уровень значимости $p < 0,01$), чем в предыдущие годы;
- 3) доли феофитина a в сумме $X_a + \Phi_a$ в 1994–1996 гг. различались недостоверно, но были существенно ниже, чем в 1989 и 1990 гг.;
- 4) содержание суммарного белка взвеси в 1995 г. было достоверно выше, чем в предыдущие годы и в 1996 г.

Таким образом, количество взвеси, в том числе и фитопланктона, изменяется по годам. Содержание фитопланктона (первичного продуцента органического вещества) и общая масса взвеси не всегда изменяются параллельно; в 1990 г. содержание фитопланктона в суммарной взвеси было наименьшим (по сравнению с данными других лет).

Рассмотрим теперь подробнее изменения изучаемых показателей. В 1989 г. (табл. 2; рисунок, А) при протекании морской воды через мидиевое хозяйство с весны до начала августа достоверно уменьшалось содержание хлорофилла a и увеличивалась доля феофитина в сумме $X_a + \Phi_a$. При этом не отмечено достоверного уменьшения содержания взвешенного белка в воде. Поскольку 1989 г. был первым годом жизни мидий в данном хозяйстве, можно предположить, что по крайней мере в первой половине лета 1989 г. мидии питались преимущественно фитопланктоном. Однако уже к августу этого года указанная закономерность нарушается: содержание хлорофилла перестает снижаться и даже несколько увеличивается, а доля феофитина в сумме пигментов не меняется. Таким образом, в течение первого года жизни (с июля 1988 г., когда субстраты были заселены личинками мидий, до июля 1989 г.) мидии питаются в основном фитопланктоном; затем происходит смена объекта питания. В 1989 г. не отмечено различий в содержании хлорофилла, феофитина a и белка на разных глубинах (0,5 и 2,5 м).

В 1990 г. (табл. 3, А) в том же хозяйстве указанная выше смена объекта питания мидий проявилась вполне четко: содержание хлорофилла a при протекании воды через хозяйство практически не изменялось, тогда как содержание белка взвеси в воде достоверно уменьшалось. В середине мидиевого хозяйства (точка 2) содержание белка снизилось больше, чем на выходе воды из хозяйства (точка 3). Это отражает, вероятно, несколько худшее проникновение морской воды во внутреннюю часть хозяйства. По-видимому,

Таблица 2. Содержание хлорофилла а (мг/м³), доля феофитина в сумме хлорофилла и феофитина (%) и содержание белка (мг/м³) в воде губы Никольской на глубине 0,5 (А) и 2,5 м (Б) в 1989 г.

Дата сбора проб	Точка 1		Точка 2		Точка 3		Точка 4	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Содержание хлорофилла								
16.06	0,47	0,30	0,26	0,38	0,11	0,11	Нет данных	
25.06	0,82	0,66	0,72	0,69	0,55	0,45	0,66	0,58
10.07	0,93	0,79	0,72	0,78	0,58	0,64	0,89	0,83
21.07	1,15	0,93	1,03	1,00	0,67	0,84	1,19	0,84
03.08	0,31	0,27	0,23	0,20	0,25	0,32	0,33	0,33
10.08	0,51	0,52	0,34	0,68	0,27	0,65	0,40	0,51
29.08	0,63	1,02	1,01	0,80	1,16	0,92	0,96	1,17
11.09	0,41	0,63	0,44	0,62	0,62	0,85	0,71	0,76
Доля феофитина								
16.06	13	27	43	43	66	85	Нет данных	
25.06	13	21	22	28	35	37	23	31
10.07	21	24	23	30	36	28	39	35
21.07	23	37	30	46	29	23	37	47
03.08	26	31	36	58	37	35	48	65
10.08	24	25	24	24	13	7	34	22
29.08	37	36	26	35	33	42	32	21
11.09	25	31	28	22	27	31	40	44
Содержание белка								
16.06	121	129	146	153	203	142	Нет данных	
25.06	139	136	155	184	157	122	180	153
10.07	183	134	160	145	116	131	173	153
21.07	143	151	187	262	Нет данных		Нет данных	
03.08	256	258	206	246	238	191	224	247
10.08	237	204	180	257	226	219	177	205
29.08	158	190	176	194	246	239	241	244
11.09	261	219	196	184	252	287	269	314

более детальное изучение изменения содержания белка в воде и гидрологии в объеме, занимаемом хозяйством, могло бы дать предпосылки для изменения размещения выростных плотов относительно приливно-отливных и других течений. Из расчетов следует, что средняя величина уменьшения содержания взвешенного белка при протекании воды через плантацию составляет около 100 мг на 1 м³ воды.

В 1994 г. (табл. 4) пробы морской воды отбирались в губе Никольской и вблизи нее с таким расчетом, чтобы была возможность оценить влияние мидиевых хозяйств на окружающие акватории.

Таблица 3. Содержание хлорофилла a ($\text{мг}/\text{м}^3$), доля феофитина в сумме хлорофилла и феофитина (%) и содержание белка ($\text{мг}/\text{м}^3$) в воде губы Никольской на глубине 0,5 (А), 2,5 (Б) и 10 м (В) в 1990 г.

Дата сбора проб	Точка 1			Точка 2			Точка 3			Точка 4		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
17.06	0,24	0,17	0,32	0,08	0,11	0,21	0,18	0,20	0,22	—	0,26	—
23.06	0,41	0,38	0,23	0,66	0,29	0,26	1,00	0,21	0,21	0,40	0,28	0,25
10.07	0,69	0,60	0,21	0,44	0,41	0,18	0,54	0,38	0,14	0,28	0,25	0,20
20.07	0,17	1,06	0,55	0,46	—	0,22	0,95	0,31	0,04	0,45	0,63	0,23
02.08	0,39	0,45	—	0,45	0,27	—	0,77	0,28	—	0,86	0,56	—
10.08	0,48	0,20	—	0,15	0,11	—	0,23	0,06	—	0,38	—	—
19.08	—	1,05	—	0,64	0,45	—	0,58	0,37	—	0,56	—	—
Доля феофитина												
17.06	0	48	22	27	35	38	18	—	45	—	33	—
23.06	33	37	34	17	29	38	9	49	46	27	50	47
10.07	29	35	54	44	44	54	31	51	55	18	56	47
20.07	50	26	2	22	—	4	47	53	85	52	39	61
02.08	0	13	—	24	0	—	27	15	—	33	38	—
10.08	27	36	—	50	74	—	62	77	—	38	—	—
19.08	—	17	—	11	35	—	8	43	—	24	—	—
Содержание белка												
17.06	576	408	315	450	329	383	618	300	359	—	522	—
23.06	740	596	327	437	285	194	289	172	122	217	510	308
10.07	596	261	251	244	275	176	318	300	252	287	181	169
20.07	434	327	232	241	136	210	346	277	273	281	337	198
02.08	484	293	—	440	190	—	469	326	—	441	403	—
10.08	354	353	—	226	264	—	327	209	—	268	—	—
19.08	136	123	—	99	98	—	106	88	—	96	173	—

Примечание. Здесь и в табл. 4. 6 прочерк — нет данных.

Таблица 4. Содержание хлорофилла a (X_a , мг/м³), доля феофитина в сумме флорофилла и феофитина (Φ_a) и содержание белка (B , мг/м³) в губе Никольской в 1994 г.

Номер станции	16 июля			10 июля			4 сентября		
	X_a	Φ_a	B	X_a	Φ_a	B	X_a	Φ_a	B
1	0,58		390	1,10	0,17	283	1,38	0,20	208
2	0,76	0,29	288	0,95	0,15	316	1,07	0,18	252
3	0,79	0,17	412	1,05	0,07	251	0,92	0,12	246
4	0,60	0,22	246	0,56	0,26	279	1,71	0,10	272
5	0,46	0,44	256	0,78	0,28	247	0,98	0,26	234
6	0,63	0,44	228	0,60	0,45	254	0,94	0,22	309
7	0,64	0,20	280	0,77	0,31	227	1,10	0,21	323

Примечание. Здесь и в таблицах 5–7 номера станций соответствуют указанным на рисунке.

Расположение мидиевых плантаций в губе Никольской в 1994 г. отличалось от схемы 1989–1990 гг.; соответственно размещение точек отбора проб было также изменено (рисунок, В).

Результаты анализов проб воды в 1994 г. (табл. 4) позволяют сделать следующие заключения. Среднее содержание хлорофилла в воде увеличивалось от начала (0,64 мг/м³) к концу (1,16 мг/м³) сезона; достоверных изменений содержания белка не обнаружено. Можно отметить тенденцию к снижению содержания фитопланктона при движении воды от точки 1 к точке 6; соответственно в том же направлении несколько увеличивалась доля феофитина в сумме пигментов. Все это свидетельствует о некотором потреблении фитопланктона при движении воды в пределах акватории губы Никольской. Изменения в содержании белка от точки 1 к точке 7 сходны с изменениями содержания фитопланктона, но менее четки (табл. 5). Указанные изменения состава взвеси по направлению совпадают с выявленными ранее (1989 и 1990 гг.) изменениями при протекании воды непосредственно через хозяйство, но выражены менее четко.

Необходимо отметить, что влияние мидиевых плантаций в 1994 г. могло быть обнаружено только в пределах внутренней акватории губы Никольской (южнее о. Малый Медведок), а за ее пределами (например, в точке 7) указанные изменения не зарегистрированы. Возможно, это связано с тем, что отбор проб в 1989, 1990 и 1994 гг. проводили всегда во время прилива, когда свежая морская вода входит в губу Никольскую.

Таблица 5. Средние за сезон 1994 г. значения показателей биохимического состава морской взвеси в губе Никольской при движении от станции 1 к станции 7

Номер станции	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/м ³	Доля феофитина в сумме $X_a + \Phi_a$, %	Содержание белка, мг/м ³
1	1,02	0,22	294
2	0,93	0,27	285
3	0,92	0,14	303
4	0,96	0,25	266
5	0,74	0,50	246
6	0,67	0,86	264
7	0,84	0,32	277

В 1995 г. (табл. 6) отбор проб воды проводили примерно в тех же точках, что и в 1994 г., однако погодные условия не позволили брать пробы только в прилив или в отлив, а также в точках, расположенных мористее о. Малый Медведок (кроме рейса 1 сентября 1995 г.). Среднее за сезон 1995 г. содержание хлорофилла *a* (1,14 мг/м³) и белка взвеси (389 мг/м³) говорит об относительном обилии кормовых объектов для мидии; вероятно, эти же данные свидетельствуют о начавшейся эвтрофикации Белого моря, по крайней мере в данном районе.

Отмеченные в предшествующие годы закономерности изменений определяемых веществ при движении воды в акватории губы Никольской в 1995 г. не были обнаружены, что, вероятно, можно связать с технической невозможностью отбора проб воды либо только в прилив, либо только в отлив (отбор проб проводился независимо от направления движения водных масс). Возможно, поэтому при значительном общем разбросе результатов в 1995 г. не обнаружено каких-либо достоверных различий данных в разных точках отбора проб или в течение сезона.

В 1996 г. пробы воды в губе Никольской были отобраны 5 сентября во время отлива (рисунок, Б). На основании результатов анализов (табл. 7) не обнаружено каких-либо заметных изменений значений исследуемых параметров при движении воды из глубины губы Никольской в сторону моря. Возможно, это свидетельствует о низкой кормовой ценности взвеси, однажды уже прошедшей через участок марикультуры мидий.

Таким образом, проведенные в 1989-1996 гг. измерения содержания хлорофилла *a*, феофитина *a* и суммарного белка взвеси по-

Таблица 6. Содержание хлорофилла а (X_a , мг/м³), доля феофитина в сумме хлорофилла и феофитина (Φ_a) и содержание белка (В, мг/м³) в губе Никольской в 1995 г.

Номер станции	16 июля			12 июля			22 июля			1 сентября		
	X_a	Φ_a	В	X_a	Φ_a	В	X_a	Φ_a	В	X_a	Φ_a	В
	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,44	0,10
2	0,95	0,16	410	1,38	0,20	377	0,98	0,58	336	1,54	0,21	362
3	0,52	0,28	359	1,21	—	348	1,53	0,14	292	0,90	0,15	309
4	1,16	0,20	419	0,97	0,23	288	1,03	0,25	350	0,72	0,52	412
5	1,31	0,20	399	1,65	0,12	593	1,07	0,25	327	1,16	0,23	357
6	0,74	0,26	370	1,01	0,33	341	1,18	0,24	344	0,71	0,40	398
7	0,69	0,24	336	1,32	0,34	434	1,54	0,21	448	1,39	0,30	422
8	0,62	0,33	417	0,56	0,27	253	1,43	0,32	416	1,19	0,26	442
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,14	0,20	540
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,23	0,31	540

Таблица 7. Содержание хлорофилла *a*, доля феофитина и содержание белка в губе Никольской 5 сентября 1996 г.

Номер станции	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/м ³	Доля феофитина в сумме $X_a + \Phi_a$	Содержание белка, мг/м ³
1	1,91	0,06	267
2	1,71	0,08	216
3	1,10	0,26	175
4	1,15	0,15	178
5	1,40	0,32	206
6	1,03	0,24	295
7	1,20	0,22	212
8	1,15	0,23	238
9	1,18	0,19	216
10	1,24	0,34	218
11	1,20	0,33	198

зволяют сделать следующее заключение. Мидии в процессе роста на плантации извлекают из воды заметную часть взвешенного вещества. Об этом свидетельствует уменьшение содержания в воде взвешенного белка (в среднем на 100 мг из 1 м³) и хлорофилла. В течение первого года жизни мидии питаются в основном фитопланктоном, а затем происходит смена объекта питания (вероятно, переключение на более крупный зоопланктон и детрит). В пределах марихозяйства мидии оказывают существенное влияние на количество и состав взвеси в морской воде (снижается содержание взвешенного органического вещества, увеличивается доля детрита — по крайней мере растительного происхождения). Вопрос о влиянии мидиевых хозяйств на окружающие акватории требует дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
 Маслов Ю. И. Статистическая обработка данных биохимических исследований // Методы биохимического анализа растений. Л., 1978, С. 163-187.
 Lowry O. W., Rosenbrough N. T., Farr A. L. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. № 1. P. 265-275.
 Rodier J. L'analyse de l'eau. Paris, 1978. P. 702-704.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ СИМБИОНТОВ *MYTILUS EDULIS* L. ИЗ ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА

А. Э. ФАТЕЕВ, А. И. ГРАНОВИЧ, Г. С. СЛЮСАРЕВ

Биолого-почвенный факультет СПбГУ

Организация и развитие марикультуры мидии съедобной (*Mytilus edulis*) на Белом море привели к необходимости паразитологического мониторинга искусственных поселений (марикультура) этого моллюска. В районе Керетского архипелага (Кандалакшский залив) в 1975 г. были поставлены эксперименты по выращиванию мидий на искусственных субстратах (Кулаковский, Кунин, 1982), что позволило впоследствии развернуть в нескольких точках этого района мидиевое хозяйство в промышленном масштабе. Начиная с 1988 г. наблюдения за паразитологической ситуацией на плантациях ведутся сотрудниками кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета С.-Петербургского государственного университета. Следует отметить, что такие исследования важны не только для практики ведения марикультуры. Создание искусственного поселения с высокой плотностью особей можно рассматривать как масштабный природный эксперимент. Изучение динамики формирующейся в поселении фауны симбионтов позволит яснее представить особенности реализации их жизненных циклов в естественных условиях. Именно поэтому наблюдения проводили параллельно в мидиевых хозяйствах и в ближайших к ним литоральных поселениях моллюсков.

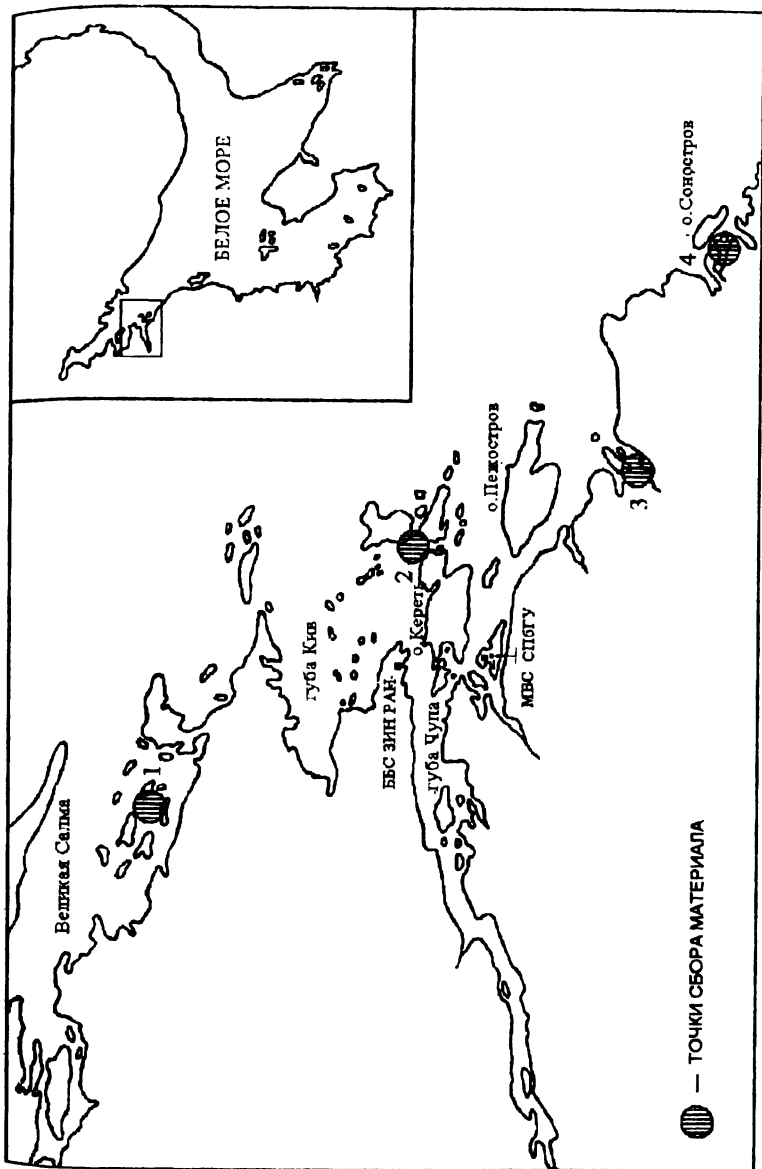
Задача настоящей работы состояла в анализе накопленного к настоящему моменту материала с целью выяснения особенностей пространственного распределения и динамики состава обычных для

этого района Белого моря симбионтов *M. edulis*. Были использованы результаты паразитологических наблюдений 1988–1995 гг. в литоральных поселениях мидий и на участках марикультуры, расположенных в проливе Оборина Салма, губе Никольской, в районе о. Соностров и бухте Кузокоцкой (рисунок).

Достаточно регулярно наблюдения велись в искусственных и естественных поселениях *M. edulis* в Обориной Салме и губе Никольской (табл. 1). Трудности с получением материала стали причиной прекращения мониторинга в районе Сонострова и бухте Кузокоцкой. Однако результаты исследований в последних двух точках имеют определенную ценность для сравнительного анализа и поэтому включены в работу.

Зараженность моллюсков исследовали методом полного паразитологического вскрытия. Объем отдельных проб составлял не менее 25 особей. В литоральных выборках исследовались мидии возрастом 2–7 лет. В пробах из марикультуры возраст большей части моллюсков соответствовал продолжительности существования искусственного поселения: 1–5 лет. В качестве критерия, характеризующего паразитологическую ситуацию в поселении, использован показатель экстенсивности инвазии (процент зараженных моллюсков) обследованной выборки той или иной формой симбионтов. Кроме изучения материала, отобранного на литорали и в марикультуре, в 1989–1990 и 1991–1992 гг. было проведено экспериментальное исследование условий заражения мидий церкариями трематод.

В экспериментах использовали незараженных моллюсков из хозяйства в губе Никольской. В 1989 г. фрагменты субстратов с мидиями были установлены на глубине 3–5 м в sublиторали Обориной Салмы на расстоянии 0,25 м от дна и 7–10 м от берега, т.е. значительно ближе к естественному поселению мидий, чем расположенная в этой точке плантация. В 1991 г. 500 помеченных нитрокраской моллюсков были помещены в то литоральное поселение, рядом с которым проводился предыдущий эксперимент. Первый и второй эксперименты были начаты в сентябре месяце, а их съемки осуществлены соответственно в сентябре 1990 г. (первый) и в июне 1992 г. (второй). Обнаруженные в мидиях метацеркарии трематод были определены до рода А. И. Грановичем. Определение турбеллярий и инфузорий выполнено соответственно Б. И. Иоффе (Зоологический институт РАН) и С. И. Фокиным (Биологический научно-исследовательский институт С.-Петербургского государственного



Карта-схема района исследований.

1 — губа Кузокоцкая, 2 — Оборина Салма, 3 — губа Никольская, 4 — о. Соностров.

университета). Авторы, пользуясь случаем, еще раз выражают искреннюю признательность названным специалистам за оказанную помощь. Определения до вида комменсальных раков-гарпактицид не проводилось. К настоящему времени в составе симбионтов *M. edulis* Белого моря отмечен единственный представитель р. *Tisbe* *T. furcata* (Кулачкова, 1987). Сведения о таксономической принадлежности симбиотических водорослей почерпнуты из литературных источников (Максимович и др., 1985; Андреева и др., 1988; Квитко и др., 1988).

Таблица 1. Даты сбора и объем проб, обследованных в ходе паразитологических наблюдений в естественных и искусственных поселениях *Mytilus edulis*

Год	Поселение	Оборина Салма	Губа Никольская	Район Совострова	Губа Кузокоцкая
1988	А	Нет данных	Нет данных	20.06(200)	Нет данных
	А	»	»	30.08(100)	»
	Б	8.07(97)	21.07(147)	30.08(44)	11.07(147)
1989	А	17.06(50)	19.06(51)	12.07(100)	Нет данных
	А	5.07(50)	Нет данных	31.08(100)	»
	Б	17.06(49)	»	12.07(25)	»
1990	А	16.07(150)	8.06(150)	Нет данных	»
	Б	9.09(50)	17.07(50)	»	»
1991	А	11.07(200)	21.06(150)	»	»
	Б	11.07(25)	29.06(50)	»	»
1992	А	23.06(50)	Нет данных	»	»
	Б	27.06(50)	»	»	»
1993	А	Нет данных	12.08(50)	»	22.08(50)
1995	А	»	4.07(25)	»	Нет данных
	Б	»	3.09(25)	»	»

Примечание. А — участок марикультуры, Б — литораль. В скобках указан объем выборки (экз.).

Различия показателей экстенсивности заражения моллюсков разными формами симбионтов оценивали с использованием *t*-критерия Стьюдента после угловой трансформации (фи-преобразование Фишера) выраженных в процентах величин (Лакин, 1990). Статистический анализ различий выборочных показателей проводили на 5%-ном уровне значимости нулевой гипотезы.

Комплекс симбионтов *M. edulis* из естественных и искусственных поселений обследованного района представлен паразитически-

ми и комменсальными формами. К числу паразитов следует отнести метацеркарии трематод из родов *Gymnophallus* (сем. *Gymnophallidae*), *Himasthla* (сем. *Echinostomatidae*) и *Renicola* (сем. *Renicolidae*), а также одноклеточные зеленые водоросли рода *Choricystis* (отд. *Chlorophyta*). Метацеркарии р. *Gymnophallus* преимущественно локализованы в мантийной складке моллюсков, метацеркарии р. *Himasthla* — в ноге и крае мантийной складки, а р. *Renicola* — в печени. Водоросли поражают край мантийной складки моллюска, отчасти гонады и задний аддуктор. Сильное заражение приводит к патологическим изменениям процессов секреции раковины, гаметогенеза и общему снижению жизнеспособности моллюска (Максимович и др., 1985; Миничев и др., 1985, 1988). Комменсальные формы симбионтов *M. edulis* (Cheng, 1967; Кулачкова, Гроздилова, 1982; Lauckner, 1983; Кулачкова, 1985; 1987) в обследованном районе были представлены инфузориями *Ancistrum mytili*, *Peniculistoma mytili* (кл. *Oligohymenophorea*), ракообразными рода *Tisbe* (сем. *Harpacticidae*) и турбеллярией *Urostoma cyprinae* (отр. *Prolecithophora*).

Из полученных результатов следует, что экстенсивность инвазии мидий теми или иными формами симбионтов может варьировать в достаточно широких пределах, в зависимости от характера поселения моллюсков (естественное или искусственное), специфики места его расположения и времени проведения наблюдений. Зараженность моллюсков литоральных поселений в Обориной Салме комменсальными инфузориями была неизменно высока (табл. 2) и во многих случаях составляла 100%. В расположенном здесь хозяйстве на второй год его существования (1989 г.) большинство мидий были свободны от заражения инфузориями, но к третьему году экстенсивность инвазии достигла уровня естественного поселения: практически все моллюски содержали комменсальных инфузорий обоих видов.

Турбеллярии *U. cyprinae* — характерный представитель комменсальной фауны литоральных мидий Обориной Салмы. Они не были обнаружены лишь в сборах 1988 г. Максимальная экстенсивность инвазии наблюдалась в 1992 г.: почти треть обследованных литоральных моллюсков содержала турбеллярий. Достоверно реже уростомы встречалась в условиях марикультуры. Черви не были обнаружены на второй год ее существования, а в дальнейшем встречались единичные экземпляры. Данные всех лет наблюдений свиде-

Таблица 2. Экстенсивность заражения (%) мидий естественного и искусственного поселений в Обориной Салме

Самбионты	Литораль					Участок культивирования				
	1988 8.07	1989 17.06	1990 9.09	1991 11.07	1992 27.06	1989 17.06	1989 5.07	1990 16.07	1991 11.07	1992 23.06
Infusoria:										
<i>Ancistrum mytili</i>	95,9 (2,1)	98,0 (2,0)	100	100	100	Не обн.	6,0 (3,4)	100	100	98,0 (2,0)
<i>Peniculus toma mytili</i>	92,8 (2,6)	65,3 (6,8)	100	100	100	4,0 (2,8)	Не обн.	100	100	100
Turbellaria:										
<i>Urastoma cyprinae</i>	Не обн. >	12,2 (4,7)	12,0 (4,6)	12,0 (4,6)	32,0 (6,6)	Не обн. >	Не обн. >	2,0 (1,1)	3,5 (1,3)	4,0 (2,8)
Crustacea:										
<i>Tisbe</i> sp.	41,2 (5,0)	6,1 (3,4)	14,0 (4,9)	16,0 (5,2)	18,0 (5,4)	48,0 (7,1)	26,0 (6,2)	23,3 (3,5)	27,5 (3,2)	38,3 (6,9)
Algae:										
<i>Choricystis</i> sp.	Не обн.	4,1 (2,8)	Не обнаружено			Не обнаружено				
Trematoda:										
<i>Gymnophallus</i> sp.	19,6 (4,0)	65,3 (6,8)	90,0 (4,2)	92,0 (3,8)	96,0 (2,8)	>	>	2,0 (1,1)	2,0 (1,0)	2,0 (2,0)
<i>Himasthla</i> sp.	37,1 (4,9)	90,0 (4,3)	100	100	100	>	>	Не обнаружено		
<i>Renicola</i> sp.	15,5 (3,7)	85,7 (5,0)	94,0 (3,4)	98,0 (2,0)	100	>	>	>	>	>
В сумме	54,6 (5,1)	100	100	100	100	>	>	2,0 (1,1)	2,0 (1,0)	2,0 (2,0)

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 в скобках приведены ошибки репрезентативности показателей, отличных от 0 и 100%.

тельствуют о том, что экстенсивность инвазии *M. edulis* турбеллириями в литоральных поселениях в 4–8 раз выше, чем на плантации. Заражение моллюсков комменсальными раками-гарпактицидами р. *Tisbe* наблюдалось как в естественном (6,1–41,2%), так и в искусственном (23,3–48,1%) поселениях моллюсков. При этом в 1990–1991 гг. встречаемость ракообразных в хозяйстве была значительно выше, чем на литорали, а в 1989 и 1992 гг. различия оказались статистически достоверными.

Следует отметить, что экстенсивность инвазии мидий искусственного поселения гарпактицидами, в отличие от инфузорий, уже

на втором году его существования соответствовала показателям, полученным в последующие годы. Встречаемость паразитических зеленых водорослей в районе Обориной Салмы оказалась низкой. Во все сезоны наблюдений заражение мидий водорослями было обнаружено только у двух моллюсков литоральной выборки в 1989 г. и не отмечалось в марикультуре.

Наиболее разительные отличия в зараженности литоральных мидий и моллюсков марикультуры обнаруживаются при анализе встречаемости трематод. Обследованное литоральное поселение *M. edulis* можно отнести к разряду сильно зараженных. Здесь обнаружены метацеркарии родов *Gymnophallus*, *Himasthla* и *Renicola*. Экстенсивность инвазии этими паразитами, достигающая 90–100%, неизменно высока на протяжении всего периода наблюдений. Контрастной оказалась картина заражения трематодами искусственного поселения моллюсков. Метацеркарии родов *Himasthla* и *Renicola* здесь не были обнаружены, однако единичные моллюски, содержащие метацеркарий р. *Gymnophallus* встречались в пробах с третьего года существования хозяйства.

Искусственные субстраты в губе Никольской были установлены в 1988 г. Тогда же начались наблюдения в литоральных поселениях моллюсков, а со следующего года (второго года существования хозяйства) был введен паразитологический контроль на этом участке марикультуры. Экстенсивность инвазии комменсальными инфузориями обоих видов в литоральном поселении мидий высока и достигает 100% (табл. 3). Так же как в Обориной Салме, в губе Никольской эти простейшие не были обнаружены у молодых моллюсков искусственного поселения на второй год его существования. Во все следующие сезоны наблюдений было выявлено стопроцентное заражение культивируемых моллюсков инфузориями обоих видов. Встречаемость комменсальных турбеллярий в литоральном поселении *M. edulis* характеризуется сильным разбросом значений показателей (2,0–63,9%), полученных в разные годы. Эти комменсалы, встречавшиеся на протяжении всего периода наблюдений в литоральном поселении, по-видимому, не характерны для моллюсков марикультуры, где они были обнаружены лишь у четырех особей в 1991 г.

В 1989–1993 гг. зараженность гарпактицидами моллюсков из литорального поселения была достоверно ниже, чем на искусственных субстратах. Однако на основании данных 1995 г. получилась обрат-

Таблица 3. Экстенсивность заражения (%) мидий естественного и искусственного поселений в губе Никольской

Симбионты	Литораль				Участок культивирования				
	1988 21.07	1990 17.07	1991 29.06	1995 3.09	1989 19.06	1990 8.06	1991 21.06	1993 12.08	1995 4.07
Infusoria:									
<i>Ancistrum mytili</i>	85,0 (2,9)	100	100	100	Не обн.	100	100	100	100
<i>Peniculis-toma mytili</i>	78,2 (3,9)	100	100	100	»	100	100	100	100
Turbellaria:									
<i>Urastoma cyprinae</i>	63,9 (4,0)	2,0 (2,0)	2,0 (2,0)	44,0 (9,9)	»	Не обн.	2,7 (1,3)	Не обнаружено	
Crustacea:									
<i>Tisbe</i> sp.	4,8 (1,8)	4,0 (2,8)	4,0 (2,8)	28,0 (9,0)	29,4 (6,4)	32,7 (3,8)	36,0 (3,9)	100	»
Algae:									
<i>Choricystis</i> sp.	4,1 (1,6)	Не обнаружено		12,0 (6,5)	Не обнаружено				
Trematoda:									
<i>Gymnophallus</i> sp.	4,1 (1,6)	4,0 (2,8)	6,0 (3,4)	8,0 (5,4)	»	»	»	»	»
<i>Himasthla</i> sp.	4,1 (1,6)	4,0 (2,8)	4,0 (2,8)	4,0 (3,9)	»	»	»	»	»
<i>Renicola</i> sp.	9,5 (2,4)	Не обнаружено		12,0 (6,5)	»	»	»	»	»
В сумме	17,0 (3,1)	6,0 (3,4)	6,0 (3,4)	24,0 (8,5)	»	»	»	»	»

ная картина: значительная зараженность литорального поселения и отсутствие комменсалов в хозяйстве. К сожалению, материала, на котором базируется последнее наблюдение, недостаточно для обоснованного объяснения этого факта.

Паразитические водоросли, частота встречаемости которых невысока в литоральном поселении в 1988 и 1995 гг., у культивируемых моллюсков отмечены не были. В литоральном поселении были зарегистрированы трематоды родов *Gymnophallus*, *Himasthla* и *Renicola*. Встречаемость их оказалась низкой в течение всего периода наблюдений, что позволяет считать обследованное поселение слабо зараженным. Моллюски из хозяйства, расположенного в губе Никольской, оказались полностью свободными от метацеркарий

трематод, причем этот вывод представляется достаточно надежным, так как базируется на большом количестве вскрытий, проводившихся на протяжении пяти лет.

В районе Сонострова наблюдения проводили в 1988 и 1989 гг. (табл. 4). Здесь, так же как и в других точках обследованного района, экстенсивность инвазии литоральных и культивируемых моллюсков оказалась высокой и по сумме двух видов всегда составляла 100%. Значения экстенсивности инвазии турбелляриями литоральных моллюсков в 1988 г. и культивируемых мидий в выборках, сделанных в конце лета 1988 и 1989 гг., достаточно близки, причем в оба сезона наблюдений частота встречаемости уростомы в марикультуре достоверно возростала к концу летнего сезона.

Гарпактициды обнаружены как у литоральных моллюсков, так и в искусственном поселении. Как и в случаях с рассмотренными ранее парами поселений из Обориной Салмы и губы Никольской, частота встречаемости этих комменсалов в марикультуре в соответствующие годы оказалась достоверно выше, чем на литорали. При двукратном обследовании моллюсков из марикультуры летом 1988 и 1989 гг. были отмечены сезонные изменения зараженности ракообразными. Так, в 1988 г. зараженность рачками с июня по август увеличилась на 7%, а в 1989 г. за полтора месяца она возросла более чем втрое.

Заражение зелеными водорослями было обнаружено только в литоральной выборке в 1988 г., однако процент зараженных моллюсков оказался достаточно высоким, значительно превосходящим аналогичные показатели, полученные в других точках. Следует отметить, что выборка этого года была сделана вблизи устья впадающей в море реки. В литоральных пробах 1989 г., отобранных на достаточном удалении от источника опреснения, не найдены зараженные водорослями моллюски. По частоте встречаемости трематод литоральные поселения мидий Сонострова можно охарактеризовать как средnezараженные. Так же как и в ранее рассмотренных точках, здесь были обнаружены метацеркарии трематод всех трех родов, не наблюдавшиеся у моллюсков искусственного поселения.

Литоральные и искусственные поселения *M. edulis* в губе Кузюкоцкой обследовались соответственно в 1988 и 1993 гг. (табл. 4). Единственный представитель комплекса симбионтов, не найденный у моллюсков литоральной пробы, - турбеллярия *U. cyprinae*. Этот вид не был обнаружен и у мидий из марикультуры. Процент зара-

Таблица 4. Экстенсивность заражения (%) мидий естественных (А) и искусственных (Б) поселений в районе Сонострова и губе Кузокоцкая

Симбионты	Район Сонострова						Губа Кузокоцкая	
	А		Б				А	Б
	1988 30.08	1989 12.07	1988 20.06 30.08		1989 12.07 31.08		1988 11.07	1993 20.08
Infusoria:								
<i>Ancistrum mytili</i>	100	96,0 (3,9)	100	100	73,3 (4,4)	100	89,3 (2,5)	100
<i>Peniculistoma mytili</i>	93,2 (3,8)	68,0 (9,3)	100	74,0 (4,4)	33,7 (4,7)	91,0 (2,9)	67,8 (3,9)	100
Turbellaria:								
<i>Urastoma cyprinae</i>	9,1 (4,3)	Не обн.	0,5 (0,5)	6,0 (2,4)	Не обн.	8,0 (2,7)	Не обнаружено	
Crustacea:								
<i>Tisbe</i> sp.	Не обн.	16,0 (7,3)	18,0 (2,7)	25,0 (4,3)	24,8 (4,3)	89,0 (3,1)	6,7 (2,0)	86,0 (4,9)
Algae:								
<i>Choricystis</i> sp.	68,2 (7,0)	Не обн.	Не обнаружено				2,0 (1,2)	Не обн.
Trematoda:								
<i>Gymnophallus</i> sp.	11,4 (4,8)	»	»	»	»	»	54,4 (4,1)	»
<i>Himasthla</i> sp.	29,5 (6,9)	8,0 (5,4)	»	»	»	»	83,2 (2,8)	»
<i>Renicola</i> sp.	6,8 (3,8)	28,0 (9,0)	»	»	»	»	47,7 (3,1)	»
В сумме	38,6 (7,3)	36,0 (9,6)	»	»	»	»	93,3 (2,1)	»

женных комменсальными инфузориями моллюсков в литоральном поселении оказался незначительно ниже, чем в марикультуре, где *Ancistrum mytili* и *Peniculistoma mytili* были найдены у всех обследованных моллюсков.

Зараженность гарпактицидами культивируемых мидий оказалась на порядок выше, чем в естественном поселении. Не встречены в хозяйстве паразитические водоросли, единичные случаи заражения которыми обнаружены среди литоральных моллюсков. Достаточно высокой (47,7–83,2%) оказалась доля литоральных мидий, зараженных трематодами родов *Gymnophallus*, *Himasthla* и *Renicola*. В искусственном поселении трематодная инвазия не обнаружена.

Как было указано выше, в 1989–1990 и 1991–1992 гг. в Обориной Салме были поставлены эксперименты, цель которых состояла в выяснении возможности и сроков заражения метацеркариями трематод незараженных моллюсков, взятых из хозяйства в губе Никольской. Мидии с экспериментальных субстратов опыта 1989 г. оказались на 10,7% заражены метацеркариями только р. *Gymnophallus*, что достоверно ниже значения этого показателя для литоральных моллюсков, но в пять раз выше соответствующего значения показателя для мидий марикультуры в Обориной Салме.

После съемки эксперимента 1991 г. выявлено стопроцентное, по трем родам трематод в сумме, заражение меченых моллюсков метацеркариями, причем произошло это в осенне-зимне-весенний период 1991–1992 гг. В результате паразитологических наблюдений в районе Керетского архипелага не было выявлено новых форм симбионтов *M. edulis* в дополнение к отмеченным для этого района Белого моря ранее (Константинова, Максимович, 1985; Кулачкова, 1985; Миничев и др., 1985; Квитко и др., 1988). Напротив, из указанных В. Г. Кулачковой (1985) для литоральных мидий из района мыса Красного форм Trematoda нами не обнаружен *Psilostomum brevicolle*. Из анализа имеющихся данных следует, что паразитологическая ситуация в отношении разных форм симбионтов может иметь сходные черты или значительно различаться в естественных и искусственных поселениях мидий и, кроме того, в пространственно изолированных поселениях.

Не было отмечено существенных отличий в зараженности комменсальными инфузориями моллюсков естественных и искусственных поселений в разных точках наблюдений. В подавляющем большинстве обследованных проб *A. mytili* содержали 73,3–100% моллюсков. Зараженность мидий *P. mytili* варьировала в более широких пределах (33,7–100%), однако большей частью была стопроцентной или близкой к ней. На основании имеющихся данных оказалось невозможным выявить внутрисезонные изменения значений показателей инвазии моллюсков инфузориями, что удалось проследить ранее В. Г. Кулачковой (1985). Однако была отмечена другая особенность цилиатной инвазии. В течение первых двух лет существования искусственного поселения заражение инфузориями может быть ничтожно малым или отсутствовать, что имело место в Обориной Салме и губе Никольской (данные 1989 г.). По-видимому,

массовое заражение поселения связано с достижением моллюсками определенного возраста (в данном случае 2+) и размера. С увеличением размеров возрастает фильтрационная мощность моллюсков, а следовательно, увеличивается вероятность заражения и устанавливается более благоприятный трофический режим существования комменсалов. Эти факторы в совокупности могут обеспечить с одной стороны, интенсивную пролиферацию симбионтов, а с другой — быстрое распространение в поселении эндогенной инвазии, в результате чего в естественных поселениях и «зрелых» искусственных (2 года и более) подавляющее большинство моллюсков содержат инфузорий.

Комменсальные турбеллярии *U. cyprinae* не были обнаружены только у мидий естественных и искусственных поселений из губы Кузокоцкой, скорее всего, вследствие малого числа наблюдений в этой точке. В трех остальных точках этот вид был найден у литоральных и культивируемых моллюсков. Картина зараженности в Обориной Салме, губе Никольской и районе Сонострова разнородна, однако позволяет сделать некоторые выводы. Заражение турбелляриями было выявлено в 9 из 11 обследованных выборок литоральных моллюсков и только в половине (7 из 14) проб из искусственных поселений. Доля зараженных мидий марикультуры во всех точках наблюдений составляла не более 8%, тогда как для литорали значения этого показателя только в двух случаях (губа Никольская, 1990 и 1991 гг.) оказались очень низкими, а в остальных на порядок превышали указанные величины. Дженнингс (Jennings, 1971, 1973, цит. по Lauckner, 1983) определяет *U. cyprinae* как факультативного комменсала двустворчатых моллюсков. Естественным резервуаром инвазии в данном случае следует считать донные сообщества, в том числе и литоральные поселения *M. edulis*. Заражение культивируемых моллюсков турбелляриями возможно только через способные к планктонному существованию формы, соответствующие определенным стадиям их жизненного цикла. При условии сравнительно невысокой экстенсивности заражения литоральных поселений и пространственной изоляции искусственных субстратов от источников инвазии процент зараженных турбелляриями моллюсков в марикультуре невысок.

Комменсальные ракообразные были обнаружены в подавляющем большинстве проб. Экстенсивность инвазии литоральных мидий и моллюсков марикультуры варьирует достаточно широко, од

нако в среднем она достоверно выше в искусственных поселениях, чем в естественных. Встречающийся в мантийной полости мидий Белого моря вид гарпактицид *T. furcata* (Кулачкова, 1987) Т. К. Ченг (Cheng, 1967) и Г. Локнер (Lauckner, 1983) относят к свободноживущим формам, симбиоз которых с *M. edulis* определяется как факультативное сожительство. В. А. Яшинов (1948) и Н. Н. Пантелеева (1986) указывают в качестве предпочитаемого этим видом биотопа фиталь верхних горизонтов прибрежной зоны дна, однако отмечают возможность существования *T. furcata* в пелагиали и других биотопах. С учетом этих данных, а также того обстоятельства, что онтогенез Naupactiidae протекает с участием пелагических наутилиальных и копеподитных стадий (Пантелеева, 1986), более высокая зараженность ракообразными в марикультуре представляется следствием большей вероятности отфильтровывания инвазионных стадий моллюсками постоянно погруженных в воду искусственных поселений, нежели периодически обсыхающих естественных. Ранее В. Г. Кулачкова (1985) отмечала увеличение показателей зараженности культивируемых мидий гарпактицидами к концу летнего сезона. Наши данные, полученные в течение двух лет в хозяйстве из района Сонострова (табл. 4), подтверждают эти наблюдения. Основной причиной таких изменений, скорее всего, является естественная флюктуация численности инвазионных стадий в пелагиали, причем для вида, по-видимому, закономерна тенденция к ее увеличению в конце лета.

Зараженные водорослями моллюски были обнаружены во всех точках наблюдений только в естественных поселениях. В большинстве случаев (Оборина Салма, 1989 г.; губа Кузokoцкая, 1988 г.; губа Никольская, 1988, 1995 гг.) экстенсивность инвазии была невысокой (2–12%). Однако литоральная выборка 1988 г. из района Сонострова оказалась заражена в пять с лишним раз сильнее. Судя по рекогносцировочным наблюдениям, проведенным в этом месте летом 1987 г., экстенсивность заражения литоральных моллюсков водорослями несколько увеличивалась по мере приближения к устью впадающей в море реки. В результате дальнейших наблюдений вблизи устья (1988 г.) и на достаточном удалении от него (1989 г.) были получены сходные результаты. Целенаправленные исследования локализации водорослевой инвазии (Квитко и др., 1988) достаточно четко выявили положительную зависимость экстенсивности заражения моллюсков от степени опреснения и застой-

ности вод, омывающих поселение. Механизм заражения моллюсков водорослями неизвестен, однако в качестве возможного объяснения их отсутствия на всех обследованных участках марикультуры можно высказать предположение, что инвазионные стадии *Chotycystis* sp. циркулируют преимущественно в бентали. В такой ситуации мидии искусственных поселений, обитающие на достаточном удалении от берегов в толще воды, вероятно, оказываются экологически застрахованными от возможности заражения водорослями.

Зараженность трематодами мидий естественных поселений варьирует в широких пределах в разных точках обследованного района. Максимальные значения экстенсивности инвазии, при которых практически все моллюски содержат метацеркарий, зачастую сразу трех родов, отмечены на литорали Обориной Салмы. Значительной оказалась также зараженность трематодами моллюсков губы Кузокоцкой. В то же время данные по Соностровскому поселению и особенно по губе Никольской свидетельствуют об иной ситуации: значения экстенсивности инвазии литоральных моллюсков в этих точках оказалась на порядок ниже. Следует отметить то обстоятельство, что соответствующие уровни инвазии естественных поселений в Обориной Салме и губе Никольской устойчиво воспроизводились в течение нескольких лет. Различия зараженности естественных поселений *M. edulis* обследованного района обусловлены, по-видимому, неравномерностью распределения птиц окончательных хозяев обнаруженных в моллюсках форм трематод. Так, высокий уровень заражения литоральных мидий губы Кузокоцкой и Обориной Салмы определяется, скорее всего, приуроченностью наблюдаемых поселений к системам островов. Такие районы являются местами значительной концентрации морских птиц (Корякин, 1990; Черенков, Семашко, 1990), выступающих основными «поставщиками» трематодной инвазии в сообщества морских организмов. Вместе с тем практически не обнаружено инвазии трематодами моллюсков в искусственных поселениях. Причем это проявляется при различных уровнях зараженности литоральных мидий в соответствующих точках. Лишь в случае очень высокой концентрации инвазионных стадий в среде, что, по-видимому, имело место в Обориной Салме, были сделаны единичные находки трематод р. *Gymnophallus* в марикультуре.

Обнаруженные закономерности распределения трематод в естественных и искусственных поселениях, очевидно, связаны с особен-

ностями жизненных циклов паразитов. Первые промежуточные хозяева трематод родов *Himasthla* и *Renicola* — литоральные гастроподы родов *Littorina* и *Hydrobia*. Именно на литорали осуществляется эмиссия церкарий этих форм трематод и заражение ими мидий — второго промежуточного хозяина. Отсутствие указанных трематод на плантациях, расположенных на расстоянии 50–100 м от берегов и в нескольких метрах от дна, достаточно четко свидетельствует об ограничениях расселительной способности их церкарий. Жизненный цикл обнаруженных трематод р. *Gymnophallus* не выяснен. Для представителей семейства Gymnophallidae характерно использование двустворчатых моллюсков в качестве первого и второго промежуточного хозяина (Lauckner, 1983). За все время исследований партениты представителей семейства Gymnophallidae не были обнаружены ни в литоральных, ни в культивируемых мидиях. Повидимому, найденные нами в мидиях представители р. *Gymnophallus* используют в качестве первого промежуточного хозяина двустворчатых моллюсков других видов, местом обитания которых может быть как осушенная зона, так и сублитораль. Высокий уровень зараженности литоральных поселений *M. edulis*, наблюдавшийся в Обориной Салме, может быть соответственно результатом высокой концентрации в среде церкарий гимнофаллид, тогда можно предполагать значительную зараженность партенитами поселений первых промежуточных хозяев. В таких условиях и, вероятно, при благоприятном гидродинамическом режиме акватории отдельные церкарии могут быть занесены в искусственное поселение моллюсков.

Составить некоторое представление об эффективности заражения мидий в условиях литорали и распространении инвазионных стадий в среде позволяют результаты предпринятых экспериментов. В отношении церкарий родов *Himasthla* и *Renicola* можно сделать вывод о жесткой приуроченности их к осушенной зоне: ими были заражены моллюски, помещенные на литораль, однако расположенные на незначительном расстоянии от нее в придонном слое воды экспериментальные субстраты оказались недостижимыми для личинок этих форм трематод. В то же время такая изоляция экспериментальных моллюсков не создала препятствия для заражения их церкариями р. *Gymnophallus*, но зараженность в этом случае оказалась промежуточной по отношению к наблюдавшейся на литорали и в искусственном поселении. Последнее обстоятельство дает основания предполагать, что и первые промежуточные хозяева

гимнофаллид также преимущественно локализованы на литорали или в верхней сублиторали. Таким образом, возможность заражения культивируемых моллюсков обнаруженными формами трематод определяется, по-видимому, с одной стороны, степенью удаленности их поселения от естественных сообществ верхних горизонтов бентали, а с другой — концентрацией в последних инвазионно опасных для мидий стадий жизненного цикла сосальщиков.

Резюмируя анализ приведенных выше данных, необходимо отметить следующие моменты. Основное отличие состава симбионтов мидий естественных и искусственных поселений заключается в отсутствии у последних тех форм, чьи взаимоотношения с моллюсками следует квалифицировать как отношения паразит-хозяин. Это одноклеточные зеленые водоросли и личинки трематод. Появление в искусственном поселении трематод возможно при высокой концентрации в окружающей среде инвазионных стадий и недостаточной удаленности плантаций от естественных сообществ бентали. Вместе с тем в комплекс симбионтов входят формы, непременно встречающиеся в организме как литоральных, так и культивируемых моллюсков. Это комменсальные инфузории, турбеллярии и раки-гарпактициды.

Пространственное распределение симбионтов, по-видимому, вполне закономерно определяет их репродуктивный потенциал и степень адаптированности жизненных циклов к бентали или пелагиали. Наиболее ярко неравномерное распределение инвазии проявилось в различиях зараженности литоральных и культивируемых моллюсков. Зараженность мидий теми формами симбионтов, инвазионные стадии которых целиком или преимущественно приурочены к бентали (*Trematoda*, по-видимому, *Turbellaria* и *Chlorophyta*), оказалась выше в литоральных поселениях. Напротив, экстенсивность инвазии гарпактицидами, у которых личиночное развитие и отчасти остальная часть жизненного цикла проходят в пелагиали, в марикультуре была выше, чем в литоральных поселениях. Кроме того, пространственному распределению обнаруженных форм трематод, в жизненном цикле которых мидии играют роль второго промежуточного хозяина, присуща крупномасштабная гетерогенность, вероятно, прежде всего связанная с неравномерностью распределения окончательных хозяев — морских птиц. Их наибольшая концентрация, а следовательно, и максимальная насыщенность естественных биотопов инвазионными стадиями свя-

заны с островными системами, по этой причине менее благоприятными для организации марикультуры, чем заливы материкового берега.

Практически равномерное распределение и стабильно высокая экстенсивность инвазии *M. edulis* естественных и искусственных поселений, вероятно, характерна для полициклических форм с высоким репродуктивным потенциалом и широкой дисперсией, каковыми являются комменсальные инфузории. Быстрое распространение таких форм и стабильный уровень заражения ими особей в поселении может быть следствием не столько поступления инвазии извне, сколько ее циркуляции, т. е. участия в заражении генераций, появившихся в пределах поселения хозяев. Определенную временную динамику удастся проследить только в заражении культивируемых моллюсков инфузориями и гарпактицидами. В первом случае наблюдались долговременные (межгодовые) изменения, скорее всего, отражающие процесс развития искусственного очага инвазии с соответствующей ему значительной положительной динамикой численности симбионтов. Менее заметные повторяющиеся внутрисезонные флюктуации зараженности моллюсков ракообразными обусловлены, по-видимому, соответствующими изменениями обилия инвазионных стадий в пелагиали, что определяют особенности жизненного цикла симбионтов, а не состояние поселения хозяев.

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить искреннюю признательность студентам и сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета С.-Петербургского государственного университета за помощь, оказанную при первичной обработке материала.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г. О родовой принадлежности водоросли -- симбионта мидии съедобной // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря. Мурманск, 1988. С. 251-252.

Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г., Миничев Ю. С. и др. Опреснение -- фактор, способствующий заражению мидии зелеными водорослями *Choricystis* sp. // Там же. С. 153-155.

Константинова В. Л., Максимович П. В. Состав и закономерности распределения симбионтов в поселениях *Mytilus edulis* L. Кандалакшского залива // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 118-120.

Корякин А. С. Беспокойство -- угроза для морских птиц Белого моря //

Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 189–190.

Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в условиях Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982. С. 36–56.

Кулачкова В. Г. Паразиты мидии съедобной — объекта марикультуры в Белом море // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 88–98.

Кулачкова В. Г. Паразитологические исследования на Белом море // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 107–131.

Кулачкова В. Г., Гроздилова Т. А. Паразиты съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) и их патогенное значение // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Л., 1982. С. 25–36.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 348 с.

Максимович Н. В., Чемоданов А. В., Миничев Ю. С. Морфофизиологические изменения особей *Mytilus edulis* L. в губе Чупа в связи с поселением в них зеленых водорослей // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 140–142.

Миничев Ю. С., Квитко К. В., Герасимова З. П. и др. Микробиологический и электронномикроскопический анализ зеленой водоросли *Nannochloris* sp., паразитирующей в беломорских мидиях // Там же. С. 147–149.

Миничев Ю. С., Городилова В. А., Серавин Л. П. Влияние заражения зелеными водорослями на жизнеспособность мидии // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря. Мурманск, 1988. С. 159–161.

Пантелеева Н. Н. Подотряд Naupacticoida — гарпактициды // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты, 1986. С. 102–106.

Черенков А. Е., Семашко В. Ю. Обыкновенная гага на Соловецких островах // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 194–195.

Яшнов В. А. Отряд *Soropoda* — веслоногие раки // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 1948. С. 183–215.

Cheng T. C. Marine molluscs as host for simbioses. With a review of known parasites of commercially important species // *Advances in marine biology*. 1967. Vol. 5. P. 1–424.

Lauckner G. Diseases of mollusca: Bivalvia // *Diseases of marine animals*. 1983. Vol. 2. P. 477–879.

БАКТЕРИАЛЬНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОД В КЕРЕТСКОМ АРХИПЕЛАГЕ

А. В. МИГУНОВА, К. В. КВИТКО, Ю. С. МИНИЧЕВ

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

Около 30 лет ведутся исследования экологических условий в районах мидиевых хозяйств (МХ) марикультуры *Mytilus edulis* L. на Белом море. Неоднозначно оценивается влияние МХ на окружающую среду. Так, в 1967-1977 гг. при сравнении акватории экспериментального МХ в бухте Круглой, с близкими по гидрологическим и биологическим характеристикам акваториями Чупинской губы был сделан вывод о положительном влиянии МХ. Деграляция бентосных биоценозов в районе МХ оказалась менее выраженной, чем на других участках Чупинской губы, подверженных сильному воздействию антропогенного фактора (Голиков, Скарлато, 1979). В 1988-1992 гг. было проведено исследование бентоса под МХ в губе Никольской. Выяснено, что в первые два года МХ не снижает (или даже увеличивает) разнообразие бентосных организмов, но в следующие три года оно резко уменьшается, что связано с накоплением органического вещества в грунте (Чивилев, Миничев, 1993). Вблизи искусственных поселений мидий повышается потребление кислорода, растёт концентрация растворённых органических веществ, продукция фитопланктона (Галкина и др., 1982; Сухотин, 1990). Метаболиты мидий могут оказывать как положительное, так и отрицательное влияние на развитие бактериопланктона (Галкина, Кулаковский, 1993). Одно из направлений исследования по экологическому сопровождению опыта марикультуры беломорских мидий на морской биостанции С.-Петербургского университета состоит в оценке санитарного состояния вод, которая проводится нами в течение последних шести лет. Цель данной работы анализ динами-

ки численности и пространственного распределения колиформных бактерий в акваториях Керетского архипелага.

Колиформные бактерии в санитарных исследованиях. Кишечные заболевания, вызываемые колиформными бактериями, передаются почти исключительно через воду и пищевые продукты, содержащие фекальные загрязнения. Самым опасным источником инфекции, безусловно, служит питьевая вода; именно это послужило причиной массовых эпидемий наиболее серьезных кишечных заболеваний (особенно брюшного тифа и холеры), которые вплоть до нашего века периодически возникали в разных районах земного шара. На западе эти заболевания сейчас почти не встречаются. Искоренить их удалось главным образом в результате радикальных и планомерных санитарных мероприятий.

Чтобы установить факт фекального загрязнения, достаточно выявить в исследуемом образце бактерии, которые известны как специфические обитатели кишечного тракта (энтеробактерии), даже если они не являются возбудителями заболевания (Стейниер и др., 1979). Эти бактерии должны сохраняться в окружающей среде в течение тех же сроков, что и патогенные бактерии, паразитирующие в кишечнике. Они не могут интенсивно размножаться на каких-либо объектах в природе, вне организма хозяина, и изменять свои свойства. Обнаружение *Escherichia coli* в разных объектах окружающей среды и пищевых продуктах считается наиболее достоверным показателем свежего фекального загрязнения (Борисов и др., 1984).

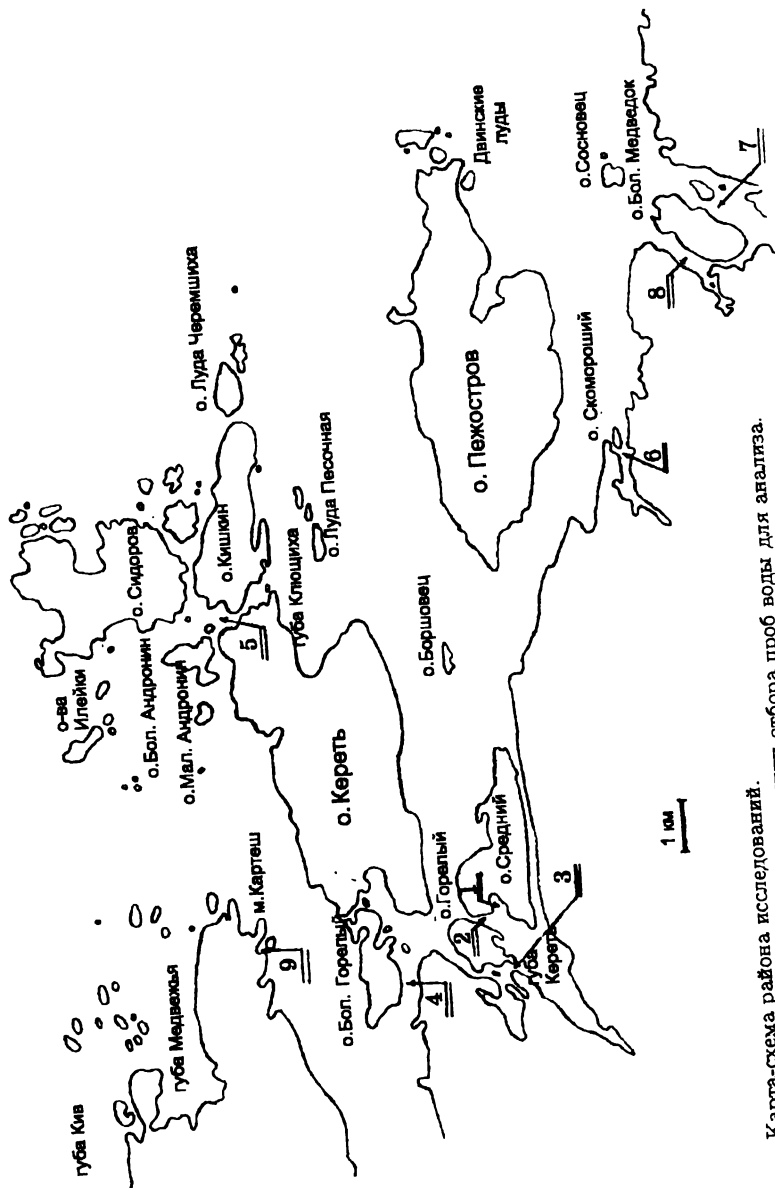
Известны различные методы определения *E. coli* в пробах, например с помощью 4-метилумбеллиферонглюкуронида, который гидролизует глукуронидазой (выделяемой *E. coli* и некоторыми *Salmonella* и *Shigella*) с получением флюоресцирующего продукта (пробы просматривают под ультрафиолетовыми лучами с большой длиной волны) (Feng, Hartman, 1982). В другом случае применяют монензин-ионофор, который избирательно ингибирует рост грамположительных бактерий (Freierland, Hartman, 1987). Мы использовали более удобный в экспедиционных условиях метод определения *E. coli* по росту на агаре Эндо.

Определение числа энтеробактерий в пробах. Оценку числа бактерий в пробах морской воды и в тканях мидий проводили по стандартной методике (Кузнецов, Дубинина, 1989): среда Эндо с добавлением до 0,005%-ной розоловой кислоты, сбор бактериальных клеток на нитроцеллюлозный фильтр процеживанием 1–10 мл ис-

следуемой пробы или по 1–2 мл разведенных в стерильной воде гомогенатов ткани мидий (разведение от 1/10 до 1/1000); инкубация в термостате при 37 °С в течение суток. Подсчитывали число розовых и темно-красных колоний с металлическим блеском, которые принимали за энтеробактерий группы кишечной палочки (*E. coli*) без дальнейшего уточнения.

Определение численности энтеробактерий у поверхности было выполнено нами в разных акваториях на протяжении ряда лет (рисунков, таблица). Проанализируем причины вариации числа колиформных бактерий в пробах поверхностных вод акваторий Керетского архипелага. Максимальная численность энтеробактерий найдена в точках 1, 3 и 9. В точке 1, бухта Ноговица, где значения этого показателя увеличились в 1995–1996 гг., соблюдалось правило: чем ближе к берегу, тем выше загрязнение. Мидии в бухте Ноговица практически отсутствовали. Точка 3, пережат, литоральная банка мидий в Подпахте — место аккумуляции *E. coli* из вод Керетского рейда, хотя проба Керетского рейда (точка 2, Средняя салма) содержала значительно меньше бактерий, чем воды в точке 3, в мутных пробах этих вод концентрация *E. coli* увеличивалась еще на порядок (до 17 тыс. кл.). Видимо, бактерии вод р. Кереть адсорбируются на детрите, активно перемываемом на пережатке, кроме того, они концентрируются в псевдофекалиях мидий, которые, фильтруя воду, накапливают в себе бактерий. Так, мидии этой банки имели 170–900 клеток колиформных бактерий на 1 г сырой биомассы, что в 10–100 раз превышает их концентрацию в соответствующих водных пробах. Следует отметить, что «больные хорициститом» мидии (содержащие клетки паразита — зеленой водоросли *Choricystis* sp., см. Мигунова и др., настоящий сборник) содержали в три раза меньше энтеробактерий, чем здоровые, возможно, вследствие меньшей скорости фильтрации и накопления бактерий большими животными. Точка 9, кут бухты Биостанции на мысе Картеш, временами (1992 и 1994 гг.) была загрязнена отходами этого поселка.

Основные массы поверхностных вод, сменяемые приливом и отливом на Керетском и Чупинском рейдах (точки 2, 4 и далее) загрязнены умеренно. Найденные там бактерии (25–400 кл./мл) — следы стоков, поступающих в р. Кереть и в Чупинскую губу из расположенных выше поселков. Эти воды смешиваются с водой открытой части Белого моря в точках 5–9. После анализа проб, полученных на глубине 1,5–6 м вблизи о. Матренин (Чупинский рейд,



Карта-схема района исследований.
 Цифрами обозначены постоянные станции отбора проб воды для анализа.

**Количество энтеробактерий (колиформная микрофлора)
в пробах морской воды по числу колоний
на среде Эндо (глубина 20 см от поверхности)**

Район исследования	Число бактерий в 100 мл морской воды						
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
1. Бухта Ноговица	—	—	300–400	53	792	4000	6300
2. Средняя Салма	77—113	—	—	25	440	153	460
3. Подпахта	5500	—	—	—	—	—	1700
4. Чупинский рейд: приливно-отливная зона	—	—	—	—	—	17	100
5. Оборина Салма:							
МХ 1988 г.	—	135	—	—	—	—	—
МХ 1989 г.	—	54	—	98	—	—	—
вдали от МХ	—	145	—	135	—	—	—
6. Бухта Летняя	—	—	—	—	—	163–194	—
7. Никольская губа:							
МХ 1989 г.	—	24	—	32	13	200	—
МХ 1988 г.	900–3200	36	—	36	32	—	—
вдали от МХ	—	40	—	448	—	29	—
перед входом в протоку	—	97	—	—	—	—	—
вход в протоку	—	287	—	—	—	0	—
над мидиевой банкой в протоке	—	—	6	—	—	—	—
8. Осечкова губа: у берега	—	—	—	—	—	85	—
9. Мыс Картеш:							
кут бухты ВВС	—	160	1400	—	3000	362	—
над МХ в бухте	—	—	—	—	—	—	—
Круглая	—	—	700	—	52	31	—
над МХ у о. Феттах	—	—	—	—	—	192	—
вне МХ	—	3	0	—	900	0	—

Примечание. МХ — участок культивирования мидий; знак «—» — пробы не исследовали. Номера районов исследования соответствуют указанным на рисунке.

точка 4), установлено загрязнение вод *E. coli* (300–1200 кл./мл) лишь в придонных горизонтах. Влияние мидиевых хозяйств (МХ) прослеживалось в точках 5–9 путем сравнения титра *E. coli* вблизи и на удалении от МХ.

В Обориной Салме вне МХ обстановка в 1993 г. мало изменилась

(титры снижены на 13%), но над МХ 1989 г. она ухудшилась (титры повышены вдвое), что можно связать с изъятием большей части мидий в качестве «урожая» этого участка МХ. Участок в Летней бухте, не имеющий МХ, дает сопоставимые уровни загрязненности (163–194 кл./мл).

Участок в Никольской губе уступает по чистоте водам Средней Салмы, а ткани мидий на этом участке имеют высокий уровень загрязненности колиподобными бактериями. Пробы из Никольской губы были взяты с глубины 0,2 и 2 м, что соответствовало верхней и нижней границе мидиевых субстратов на участке. У нижней границы субстратов вода оказалась на порядок грязнее (7500–21000 кл./100 мл), чем в поверхностном слое (900–3200 кл./100 мл). Склеенные в псевдофекалиях бактерии «осыпаются» с верхнего уровня на нижний. Мидии с верхних частей субстратов по загрязненности (700–1600 кл./г сырой массы мягких тканей мидий) чуть уступают пробам с глубин (920–2800 кл./г сырой массы).

При сравнении проб из губы Никольской и Обориной Салмы, собранных над субстратами, установленными в 1988–1989 гг., и вдали от них, выяснено, что молодые животные — более активные фильтраторы, могут снизить количество энтеробактерий в районе субстратов почти в три раза. На литоральных банках фильтрация воды в меньшей толще воды более эффективна, количество бактерий снизилось в 16–48 раз в проливе, соединяющем Никольскую и относительно чистую Осечкову губу. Вблизи этого места наблюдалось максимальное для Никольской губы количество *E. coli*, и самый низкий уровень заражения воды над естественной банкой в проливе (0 и 6 кл./мл) сопряжен с повышением содержания энтеробактерий в тканях мидий. Так, в гомогенате тканей мидий с этой банки обнаружено бактерий 784 кл./г сырой массы. Мидии — фильтраторы накапливают в своей биомассе разнообразную микрофлору омывающих их вод. Искусственные рифы с мидиевыми обрастаниями часто используются для очистки вод от органических загрязнений. Наши данные также свидетельствуют о резком снижении концентрации клеток *E. coli* вблизи участков марикультуры. Однако повышенная сапробность вод, безусловно, нежелательна в акваториях марикультуры мидий, так как фекальные и болезнетворные бактерии в тканях мидий резко снижают их пищевую ценность.

В 1993 г. в Никольской губе наблюдается значительное увеличение числа бактерий, хотя мидиями и отфильтровано 9/10 бак

териального загрязнения. В 1994 г. были отмечены самые низкие концентрации *E. coli* в поверхностных водах Никольской губы.

Пресный водоем на Картеше умеренно загрязнен кишечными бактериями, тем не менее он может быть источником загрязнения мидий кишечной палочкой и другими энтеробактериями. Это подтверждают пробы взятые в 1992 г. вблизи субстратов участков марикультуры у мыса Картеш. Одну пробу брали ближе к берегу, она характеризовала влияние вод, смываемых с территории станции, а другая отражала эффект фильтрационной деятельности культивируемых мидий. Содержание бактерий во второй пробе было вдвое меньше. В 1994 г. пробы вблизи Картеша также были сильно загрязнены, а над субстратами вода была много чище.

Таким образом, на основании полученных результатов можно сделать следующее заключение.

В районе бухты Ноговица за последние годы сапробность вод заметно увеличилась. Район Картеша также сильно загрязнен энтеробактериями типа *E. coli*. Это связано с антропогенным фактором -- сточными водами поселений.

В районе марихозяйств наблюдается тенденция к уменьшению числа бактерий над субстратами по сравнению с фоновыми характеристиками сапробности поверхностных вод. Несомненно, что мидии, как тонкие фильтраторы, способны отфильтровывать энтеробактерий, существенным образом снижая их концентрацию в поверхностных водах непосредственно в районе участков культивирования.

Замечено, что молодые мидии являются более активными фильтраторами. У больных хорициститом мидий уменьшена скорость фильтрации и накопления бактериальных клеток.

Исследования последних лет не выявили катастрофических изменений сапробности вод Керетского архипелага, хотя прослеживаются тенденции увеличения численности колиформных бактерий в поверхностных водах локальных акваторий, и в целом обстановка на участках не может быть признана благополучной. Близость марикультуры к поселениям человека, естественная с позиции оптимального сочетания эвтрофированности эстуарных вод и обеспечивающая высокую продуктивность и приемлемую для мидий степень опреснения, при низком уровне экологической культуры, приводит к ухудшению санитарного состояния вод обитания. Нужно помнить о том, что мидии накапливают бактерии и очищают

воду. Поэтому при использовании мидий в пищевых целях следует размещать участки марикультуры в экологически чистых районах. Мидий можно использовать и для фильтрации загрязненных вод, но при этом необходимо исключить возможность их попадания на стол.

ЛИТЕРАТУРА

Борисов Л. Б., Козьмин-Соколов Б. Н., Фрейдлин И. С. и др. Руководство к лабораторным занятиям по микробиологии. М., 1984. 256 с.

Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // *Океанология*. 1982. Т. 22. Вып. 2 С. 321–324.

Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 253. СПб., 1993. С. 101–109.

Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // *Биология моря*. 1979. № 4. С. 68–73.

Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М., 1989. 286 с.

Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. М., 1979. Т. 3. С. 163–166.

Сухотин А. А. Эколого-физиологические исследования *Mytilus edulis* L. в условиях культивирования на Белом море: Автореф. канд. дис. 1990. 20 с.

Федорова З. Ф. Руководство к лабораторным занятиям по микробиологии. М., 1984. 256 с.

Чивилев С. М., Миничев Ю. С. Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. Т. 253. СПб., 1993. С. 110–122.

Feng P. C. S., Hartman P. A. Fluorogenic assays for immediate confirmation of *E. coli* // *Appl. Environment. Microbiology*. 1982. Vol. 43. № 6. P. 1320–1329

Freierand T. A., Hartman P. A. Improved Membrane filtration media for enumeration of total Coliformes and *Escherichia coli* from Sewage and Surface waters // *Appl. Environment. Microbiology*. 1987. Vol. 53. № 6. P. 1246–1250.

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ *CHORICYSTIS* SP., ВЫЗЫВАЮЩИЕ У МИДИЙ ХОРИЦИСТИТ

А. В. МИГУНОВА, К. В. КВИТКО, Ю. С. МИНИЧЕВ,
Ж. Г. КИРСАНОВА, Л. Н. ТИХОНОВА

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

Уже более 20 лет Биологическим институтом СПбГУ проводятся мониторинговые наблюдения природных и искусственных поселений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря. С самого начала работ отмечались единичные находки и массовые случаи симбиоза беломорских мидий с водорослями. Однако только в 1985 г. это явление было описано как паразитизм одноклеточных зеленых водорослей *Nannochloris* sp. в мидиях *Mytilus edulis* (Максимович, 1985; Максимович, Константинова, 1985; Максимович и др., 1985; Миничев и др., 1985, Максимович, Чемоданов, 1986). Позднее, в результате специальных исследований (Андреева и др., 1988) было определено, что паразитические водоросли относятся к роду *Choricystis*. Описанное явление было классифицировано как заболевание мидий - хорицистит, поскольку данный симбиоз часто обуславливает развитие выраженных патологических изменений в теле хозяина.

Из литературы известны многие случаи паразитизма водорослей в моллюсках. Рассматривая различные ассоциации водорослей с их хозяевами (пресноводными и морскими), Д. К. Смит и А. Е. Дуглас (Smith, Douglas, 1987) выделяют такую особенность: в морской среде характерными симбионтами животных являются динофлагелляты, в пресноводной же среде доминирует водоросль-симбионт *Chlorella*. Например, морские двустворчатые моллюски сем. Tridacnidae образуют симбиоз с динофлагеллятами *Symbiodinium microadriaticum*. При этом водоросли расположены внеклеточно и живут в

© А. В. Мигунова, К. В. Квитко, Ю. С. Миничев, Ж. Г. Кирсанова,
Л. Н. Тихонова, 2000

кровеносных синусах в сифональной ткани. Без водорослей моллюски растут хуже. Пример аналогичного явления в пресных водах: двустворчатые моллюски *Anodonta cygnea* и симбиотические водоросли *Chlorella* sp. Локализация водорослей не определена, т. е. неизвестно, в качестве какого симбионта они выступают: внутриклеточного или внеклеточного. В любом случае клетки водорослей расположены так, что они открыты для проникающего света. В близком к изучаемому нами случае паразитизма в двустворчатых моллюсках *Placopecten magellanicus* водорослей *Coccomyxa parasitica* колонии водорослей формируются в тканях мантии и аддукторе (Stevenson, South, 1975; Lauckner, 1983). В случае искусственного инфицирования незараженных моллюсков наблюдали поглощение клеток водорослей лейкоцитами. При этом лейкоциты задерживают, но не переваривают клетки симбионта. Это эндоцитосимбиоз — благоприятный симбиоз на клеточном уровне, но паразитизм на организменном уровне. Способность сохранять воду между створками уменьшается, ткани теряют эластичность, деформируется аддуктор, появляются уродства в раковине, что очень похоже на известную нам картину поражения мидий.

Цель настоящей работы — характеристика параметров и условий развития симбиоза водорослей *Choricystis* sp. и *Mytilus edulis* L. в Белом море.

ЯВЛЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА *CHORICYSTIS* В БЕЛОМОРСКИХ МИДИЯХ

Внешние морфологические проявления. Водоросль была определена, как *Choricystis* sp. (Андреева и др., 1988), и связанная с ней болезнь мидий была названа хорициститом. При изучении взаимоотношений беломорских мидий с *Choricystis* установлено, что колонии водорослей формируются в мягких тканях мидий по внешнему краю мантии в районе сифонов, в мускулах-замыкателях и гонадах (Максимович и др., 1985). Это ведет к дегенерации гонады, у сильно зараженных животных процессы гаметогенеза почти прекращаются. Размножаясь, водоросли образуют скопления (колонии) в краевых складках мантии, мешая нормальному развитию раковины. В результате у пораженных мидий наблюдается деформация заднего края раковины (рис. 1); величина деформации тем больше, чем выше степень заражения. Рост раковины в длину замедляется и может прекратиться.

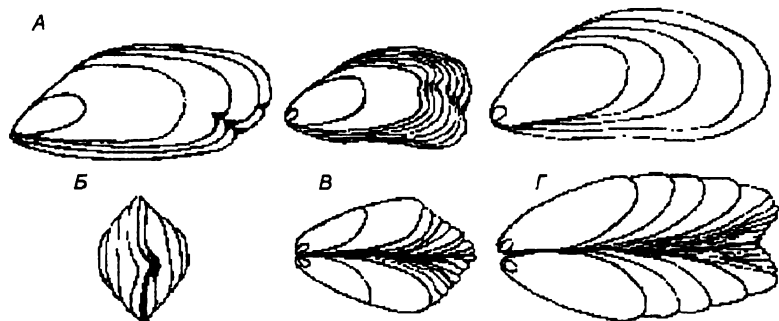


Рис. 1. Различные проявления деформации раковин у особей *Mytilus edulis* - носителей инфекции (по: Максимович, Чемоданов, 1986).

А — локальное замедление роста на левой створке; Б — образование клюво-видного выроста на «здоровой» правой створке в сторону деформированного участка на левой створке (вид заднего края раковины); В — замедление роста; Г — прекращение роста (В, Г — вид сверху).

Размножение водорослей в тканях мускула ведет к его ослаблению и к ухудшению способности моллюска регулировать проток фильтруемой жидкости. При равных условиях мидии с паразитирующими в них водорослями быстрее гибнут (Миничев и др., 1988). Итак, взаимоотношения водоросли и моллюска мы можем назвать паразитизмом.

Изменения фильтрационной способности пораженных особей *Mytilus edulis*. У больных хорициститом животных снижается скорость фильтрации. В частности, у них раньше наступает реакция переполнения кишечника клетками водорослей (быстрее наступает образование палет псевдофекалий). «Внешне здоровые» (первый этап болезни) животные, содержащие в тканях водоросли, мало отличаются от «чистых» по способности к фильтрации. В наших экспериментах с последовательным скормливанием мидиям клеток (*Choricystis* sp. и *Ankistrodesmus* sp. по очереди) здоровые мидии быстро отфильтровывали и выбрасывали овальные клетки *Choricystis*, а остросерповидные клетки *Ankistrodesmus* — медленнее. С учетом этого можно сделать вывод, что выброс излишка клеток осуществляется в том же порядке, что и их сбор. От-

личие больных мидий от здоровых — ослабленная избирательность фильтрации, они медленнее перерабатывают поглощенное, дольше и в большем количестве держат в себе нетипичную пищу. Это подтверждают и наблюдения при исследовании накопления мидиями бактерий. У больных мидий отмечается почти втрое меньше энтеробактерий на грамм сырой массы, чем у здоровых. Это может быть следствием меньшей скорости фильтрации и накопления клеток у больных животных.

Гистологические изменения в тканях мидий. В гемоцитах, взятых от здоровых животных, при их контакте с водорослями из больных животных, можно наблюдать стадии фагоцитоза. Фагоцитированные водоросли способны размножаться в гемоцитах, что составляет первый этап колонизации паразитами тканей мидий. Колонизируя гемоциты мидии, они затем поселяются в сосудах, лакунах кровеносной системы. На основании электронномикроскопических исследований установлено, что водоросли не только занимают внеклеточные пространства, но и обитают внутри клеток хозяина. В результате взаимодействия клеток хозяина и водорослей формируется мембрана периальгальной вакуоли, изолирующей автотрофный организм от протоплазмы клеток мидий (Миничев и др., 1985).

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ВОДРОСЛИ *CHORICYSTIS* SP.

Получение типового штамма. Водоросли выделяли из тканей моллюска при помощи тонкого капилляра. Затем в течение двух-трех дней клетки инкубировали в кипяченой морской воде с добавлением эритромицина. Клонирование водорослей осуществляли на среде Бристоль (Van Etten et al., 1982) с добавлением 0,01-0,1%-ного пептона (БП) или мидиевого бульона и пенициллина. Суспензию клеток разводили для посева десятикратно до 10 кл./мл. На среды наносили последовательно по 20 мкл суспензии во всех вариантах разведения. Посевы проводили после четырех-пяти дней инкубации водорослей при комнатной температуре 20 °С и при 4-9 °С. Рост наблюдался при 20-25 °С на средах с органическими добавками, при освещенности в 4000 люкс.

Морфология *Choricystis*. Выделенные из мидий культуры симбионтов на твердой среде дают колонии зеленого цвета, в жидкой среде образуют гомогенную суспензию, без перемешивания

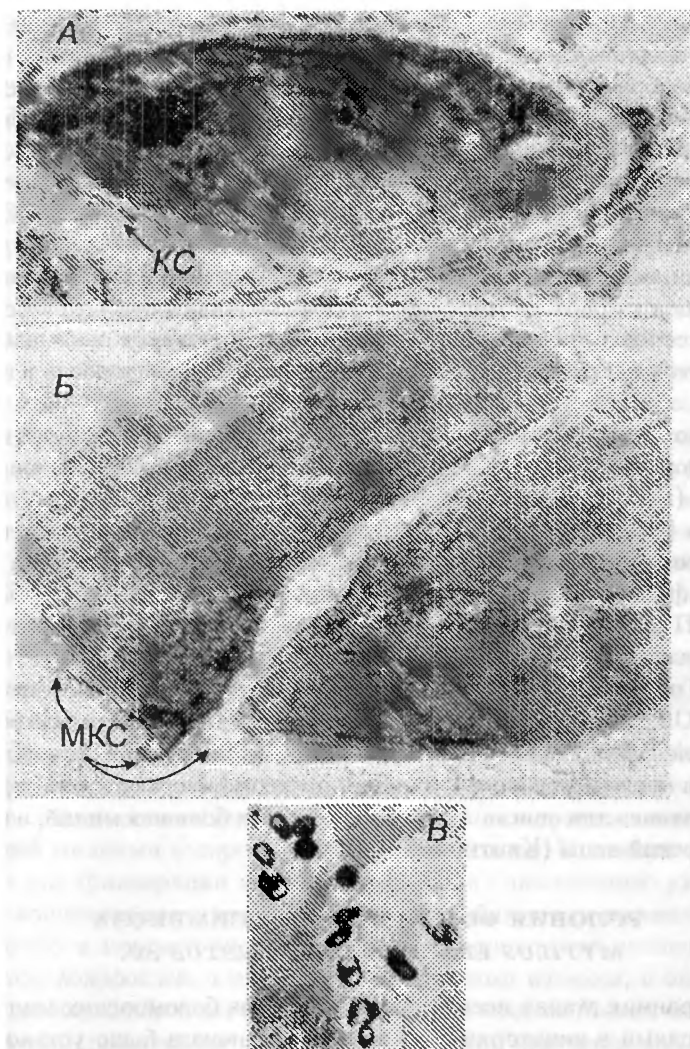


Рис. 2. Клетки *Choricystis* sp.

А — зрелая клетка водорослей в тканях мидий, КС — клеточная стенка; Б —
 поделявшаяся клетка: две автоспоры, частично окруженные материнской кле-
 точной стенкой (МКС); В — клетки *Choricystis* sp. штамма Ф-1-1 в чистой куль-
 туре.

клетки оседают. По виду они совпадают с описанными Фоттом клетками водорослей рода *Choricystis* (Komarek, Fott, 1983): клетки широко эллипсоидные, симметричные относительно длинной оси, полулунообразные, почковидные, каплевидные, уплощенные асимметричной изогнутой формы (рис. 2). Клеточная оболочка тонкая, бесцветная, без слизи, не образуется никакой слизистой массы. Хлоропласт пристеночный, пиреноид отсутствует. Размеры клеток $4,6 \times 3,0$ мкм. Размножаются двумя—четырьмя автоспорами. Оболочка материнской клетки при освобождении дочерних клеток разрывается, ослизняется и растворяется. По форме клеток водоросли этого рода сходны со многими другими водорослями (*Nannochloris*, *Coccosyza*), поэтому морфологических признаков оказывается недостаточно при идентификации изучаемой нами водоросли в природных образцах.

Серология. Нами был предложен способ идентификации клеток водоросли *Choricystis* sp. методом непрямой иммунофлюоресценции (Квитко и др., 1991; Kvitko et al., 1995). На первом этапе антиген (клетки *Choricystis*) связывается с немеченой сывороткой, на втором этапе комплекс антиген—антитело обрабатывается меченой флюорохромом антисывороткой к глобулинам первой сыворотки. Присутствие антител определяют по свечению препаратов в люминесцентном микроскопе.

Для получения антисыворотки в 1986 г. выделен типовой штамм Ф-1-1. Он депонирован под номером Н-253 в коллекции микроводорослей ИФФ РАН. Затем была получена иммунная сыворотка, которая после истощения (удаления неспецифических антител) использовалась для поиска *Choricystis* в тканях больных мидий, в пробах морской воды (Квитко и др., 1991)

УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СИМБИОЗА *MYTILUS EDULIS* И *CHORICISTUS* SP.

На ранних этапах исследования симбиоза беломорских мидий с водорослями в акватории Керетского архипелага было установлено (Константинова, Максимович, 1985), что интенсивность инвазии мидий в плотных поселениях коррелирует с условиями гидродинамики: чем ниже скорость приливо-отливных течений, тем выше процент зараженных мидий. При этом наибольший процент больных хориститом мидий был отмечен в средних возрастных груп-

пах мидий, начиная с двух лет. Каковы же причины возникновения симбиоза *M. edulis* и *Choricystis* sp.? К наиболее существенным из них следует отнести: опреснение, возраст особи, антропогенный фактор (загрязнение).

Загрязнение. В данном случае антропогенный фактор сводится к загрязнению окружающей среды. Возможно, исторически явление паразитизма зеленых водорослей у мидий (как, например, болезнь легионеров) появилось недавно под влиянием человеческого фактора — населенных пунктов, а точнее, их сточных вод, которые вызывают ослабление иммунной системы мидий. Появление зеленых водорослей в мидиях характерно для банок вблизи крупных населенных пунктов (Константинова, Максимович, 1985). Например, в районе Керетского архипелага поражены 20–70% особей, а в районе губы Княжья 1,5%. В губе Воронья не было обнаружено водорослей в мидиях большой литоральной банки. Промышленные (сельскохозяйственные и городские) стоки действуют на биопроцессы опосредованно, меняя физико-химические условия в морской воде. Таким образом, по-видимому, создаются благоприятные условия для проникновения водорослей в ослабленный организм мидий.

Опреснение. В изученной акватории существуют выраженные сезонные и пространственные градиенты солености вод. Из литературы известно, что снижение солености до 18–20‰ ведет к понижению до 10–40% функциональной активности мидий (Бергер, 1986). Это подтверждают и наши данные.

Оценку влияния опреснения воды на формирование рассматриваемого симбиоза проводили по скорости фильтрации суспензии водорослей мидиями. Сравнивали кинетику фильтрации клеток водорослей мидиями в опресненной и морской воде. В течение первого часа ход фильтрации примерно одинаков — постепенное уменьшение концентрации клеток. Второй час наблюдения выявил резкое отличие: в морской воде продолжалось уменьшение концентрации клеток водорослей, т. е. изъятие их мидиями из воды, в опресненной же воде наблюдался массовый выброс клеток. Может быть, это защитная реакция против попадания нетипичной пищи (возможно, вредной) с током пресной воды.

При анализе полученных данных (таблица) прослеживается зависимость зараженности мидиевых банок от опреснения. В водах с соленостью 3–18‰ значения частоты встречаемости инфекции высоки (40–88%), а при повышении солености до 20‰ доля зара-

Характеристика мест сбора мидий и результаты оценки наличия в их тканях клеток *Choricystis*

Место сбора проб	Соленость, ‰	Наличие мидеевых банок	Средний процент заражения мидий	<i>Choricystis</i> в четырех пробах воды, кл./мл			
				1	2	3	4
Керетский архипелаг:							
1) р. Кереть	0		--	+	--	--	--
2) Средняя Салма	0,5	--	--	+	5	3	3,2
Подпахта:							
3) точка 1	3-19	+	78	3,4	--	--	--
4) точка 2	12-15	+	77	3,2	--	--	--
5) точка 3	19	+	10	--	--	--	--
6) точка 4	22	+	7	--	--	--	--
7) Сухая Салма	18	+	40	3,4	--	--	--
8) о. Матренин	18-20	+	65	2,8	3	--	2,7
Губа Кузокоцкая	26-28	+	0	--	--	--	1,7
Совостров	20	+	4	+	2,7	3,3	2,8
Губа Никольская	14	+	0	1,4	1,9	--	--

Примечание. Знак «+» или цифра означает наличие признака, «--» — его отсутствие. Обозначение станций в акватории Керетского архипелага, как на рис. 3.

женных мидий убывает, но в застойных участках снова возрастает. Можно выделить первичное и вторичное заражение. Для первичного заражения основным фактором риска выступает опреснение, для вторичного помимо опреснения важной становится непроточность, которая способствует концентрированию инфекции в виде суспензии паразита. Вторичное заражение может осуществляться в эстуарных водах соленостью от 7 до 22‰. Однако могут быть исключения. Так, литораль мидиевой банки на о. Матренин (рис. 3) стала исключением из установленного ранее правила связи опреснения и высокого уровня заболевания хорициститом. При относительно высокой солености омывающих ее вод (20‰ и более) доля больных животных составила в среднем 65%, что на порядок превышает уровень зараженности на соседней банке косы континентального берега, омываемой теми же водами Чупинского рейда.

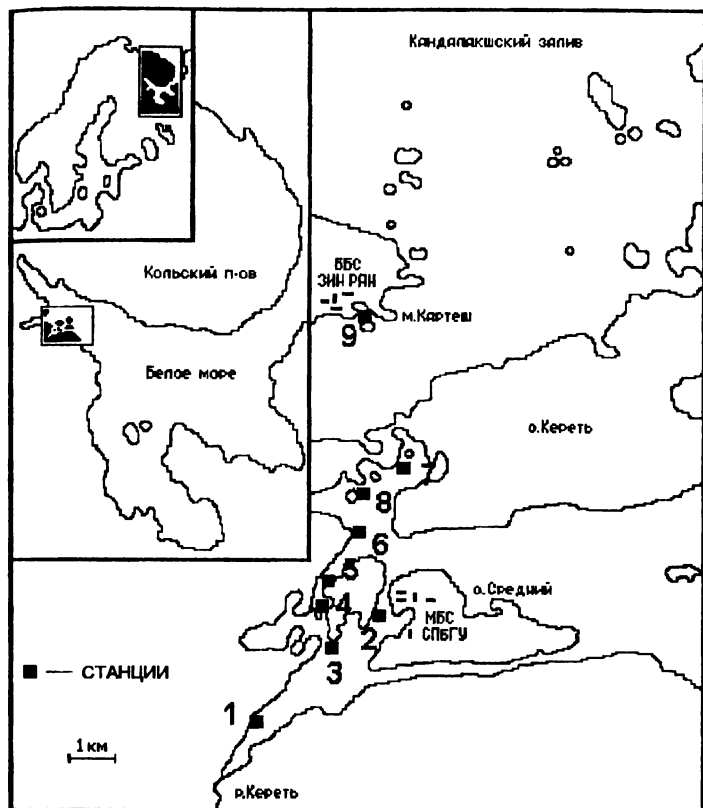


Рис. 3. Карта-схема района исследований.
Цифрами обозначены станции отбора проб.

В верхней части банки существенно изменен (омоложен) возрастной состав мидий как здоровых, так и больных. Аналогичные изменения происходят в нижней части литорали: четко выраженное в 1992 г. бимодальное возрастное распределение сменяется одновозрастностным, наблюдается существенное омоложение больных моллюсков. Механизм омоложения может быть двояким: гибель ранее зараженных мидий или миграция более молодой части населения из соседних участков банки. Контрастны уровни зараженности на северном и южном склонах косы о. Матренин, на северном склоне

вдвое больше больных мидий, хотя различий в солености в летний период не выявлено. Возможно, весной, в момент таяния снега уровни опреснения на двух склонах банки существенно различаются. Кроме того, влияние антропогенных загрязнений вод в Чупинском заливе более четко выражено с северной стороны фарватера. Но в этом случае можно было бы ожидать столь же выраженного влияния загрязнений на западной части косы, чего в действительности не наблюдается. Зона с избыточной долей больных мидий тяготеет к мелководью, окружающему косу о. Матренин с северо-востока, и может быть зоной резкого опреснения весной. О зависимости заражения от многих условий свидетельствует и неудачная попытка воспроизвести в искусственных условиях заражение мидий с учетом только фактора опреснения.

Возрастной фактор. Для оценки существенности возрастного фактора была сделана попытка определить, в какой мере способность водоросли заражать связана с возрастом мидий. Возраст особей определяли по числу годовых колец на раковине. На основании собранного материала можно говорить о следующей связи заболеваний с возрастом. Видимо, в момент заболевания (2-4 года) создается смешанная популяция здоровых и больных особей, при малой инфекционной нагрузке средний возраст здоровых моллюсков увеличивается до пяти-шести лет, единичные особи доживают до 12 лет. Больные особи после заражения живут два-четыре года.

Особый интерес представляет отсутствие в этих выборках зараженных особей в первые два года жизни. Наблюдаемый «иммунитет» может быть следствием истинного иммунитета молодых животных и, напротив, их сверхчувствительности. Это обстоятельство требует специального анализа.

Ранее (Максимович, Чемоданов, 1986) было описано явление восстановления нормального роста раковины мидий, предположительно, в связи с выздоровлением моллюсков. Нами в 1992 г. были обнаружены мидии «выздоровевшие», т.е. имеющие характерные повреждения раковины, но освободившиеся от колоний водорослей (явление очень редкое — всего два случая). Они были из той возрастной группы, в которой в 1991 г. чаще встречались зараженные особи. При низком уровне зараженности банки основное здоровое население сменяется (банки заселяются) за два года с периодичность 7-9 лет. Зараженные мидии являются источником инфекции, их размеры меньше размеров здоровых особей того же возраста.

Наблюдалось ослабление моллюсков и более частая их гибель с возрастом в условиях, провоцирующих шок. Резкая смена солёности, ежедневные колебания ее от 1–4‰ в момент прилива из р. Керети (Средней Салмы) до 18–20‰ в момент отлива, несомненно, должны вызывать шоковое состояние у моллюсков. На это накладывается эффект антропогенных загрязнений, поступающих с водой р. Керети. Два указанных фактора вызывают быструю смену состава банки, что при ежегодном пополнении его за счет новых волн колонизации приводит к доминированию молодых особей. Сохранение в таких банках относительно больших долей больных животных делает их источником паразитических водорослей, поставляющим инфекционный материал в обе стороны: как в губу Лебязью, так и в воды пролива Средняя Салма и поступающие на Чупинский рейд.

Из вышесказанного следует, что для снижения риска заражения культивируемых мидий паразитической водорослью *Choricystis* sp. при размещении марикультуры особое значение имеют экологическая чистота района и высокая солёность вод. Экологический мониторинг чистоты вод мест марикультуры можно осуществлять с помощью предложенных нами методов иммуноферментного обнаружения клеток патогена *Choricystis* sp. (Квитко и др., 1991).

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г. О родовой принадлежности водоросли — симбионта мидии съедобной // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря. Мурманск, 1988. С. 251–252.

Бергер В. Я. Адаптация морских моллюсков к изменениям солёности среды // Исследования фауны морей. 1986. Т. . С. 34–45.

Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г., Миничев Ю. С. и др. Опреснение — фактор, способствующий заражению мидий зелеными водорослями *Choricystis* sp. // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря. Мурманск, 1988. С. 153–154.

Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г., Тихонова Л. П. и др. Штамм зеленой одноклеточной водоросли *Choricystis* sp. для получения сыворотки, предназначенной для выявления этих водорослей // Авторское свидетельство SU 1678829A1. Бюллетень изобретений. 1991. № 35. С. 1–9.

Константинова В. Л., Максимович Н. В. Состав и закономерности распределения симбионтов в поселениях *Mytilus edulis* L. Кандалакшского залива // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 89–90.

Максимович Н. В. Особенности экологии двустворчатых моллюсков Белого моря: Автореф. канд. дис. Л., 1980. 26 с.

Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 22-35.

Максимович Н. В., Чемоданов А. В., Миничев Ю. С. Морфофизиологические изменения особей *Mytilus edulis* L. в губе Чупа в связи с поселением на них зеленых водорослей // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 90-92.

Максимович Н. В., Чемоданов А. В. К экологии естественных поселений *Mytilus edulis* L. в губе Чупа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1986. Сер. 3. Вып. 1 С. 92-94.

Миничев Ю. С., Городилова В. А., Серавин Л. Н. Влияние заражения зелеными водорослями на жизнеспособность мидий // Экология, биологическая продуктивность и проблемы мариккультуры Баренцева моря. Мурманск, 1988 С. 159-160.

Миничев Ю. С., Квитко К. В., Герасимова З. П. и др. Микробиологический и электронно-микроскопический анализ зеленой водоросли *Nannochloris* sp., паразитирующей в беломорских мидиях // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, 1985. С. 147-148.

Komarek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung: Chlorophyceae // Die Binnengewässer. Bd 16. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematic und Biologie. Teil 7. Hf. 7. Stuttgart, 1983. 1044 s.

Kvitko K. V., Andreeva V. M., Kirsanova Ja. G. et al. Green alga *Choricystis* sp. — a parasite of White Sea Mussels (*Mytilus edulis* L.) // Nature conditions of the Kara and Barents seas. S.-Pb., 1995. P. 12.

Lauckner G. Pathology of bivalve // Diseases of Mollusca: Bivalvia / Ed. O. Kinne. Hamburg, 1983. Vol. 2. P. 608-615.

Smith D. C., Douglas A. E. Algal symbiosis. 11. With marine hosts (animals and protists) // The Biology of Symbiosis. London, 1987. P. 32-63.

Stevenson R. W., South R. G. Observations on Phagocytosis of *Coccomyxa parasitica* (Coccomyxataeae; Chlorococcales) in *Placocecten magellanicus* // J. Invertebr. Pathology. 1975. Vol. 25. P. 307-311.

Van Etten J. L., Meints R. H., Kushmarski O. Viruslike Chlorella like algae isolated from *Paramecium bursaria* and *Hydra viridis* // Proc. National Academy of USA. 1982. Vol. 79. P. 3867-3871.

ДЕСТРУКТИВНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ МИДИЕВЫХ ХОЗЯЙСТВ НА ДОННЫЙ АРКТИЧЕСКИЙ ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС БЕЛОГО МОРЯ

С. М. ЧИВИЛЕВ, М. В. ИВАНОВ

Биолого-почвенный факультет СПбГУ

Древнейшее загрязнение водоемов -- загрязнение органическими веществами (ОВ). Сейчас поступление избыточного количества органических веществ обычно сопровождается поступлением в воду различных токсикантов. Известно, что даже при эвтрофировании водоемов часто отмечается общее органическое загрязнение. Избыточное органическое вещество, которое поступает в донные сообщества в результате эвтрофирования, также оказывает негативное воздействие на их структуру и функциональные свойства. Однако эффекты таких воздействий на бентос в настоящее время изучены очень слабо. Цель нашей работы состояла в исследовании изменений в сообществе арктического макробентоса при поступлении туда дополнительного количества нетоксичного органического вещества. В качестве его источника мы рассматривали подвесные мидиевые (*Mytilus edulis* L.) хозяйства (МХ), появившиеся в последнее десятилетие в Кандалакшском заливе Белого моря.

В силу выраженной стратификации водных масс Белого моря (Беклемишев и др, 1980; Бабков, Голиков, 1984) в его фауне можно выделить два отчетливых фаунистических комплекса (Гурьянова, 1948): бореально-арктический и арктический. Первый располагается до глубины 15–20 м, второй глубже 25 м. В Кандалакшском заливе на глубинах более 25 м температурный режим практически мало отличается от режима высокоарктических морей. Большая часть наблюдений и измерений проведена именно на глубинах превышающих 25 м, т. е. в зоне развития арктического комплекса.

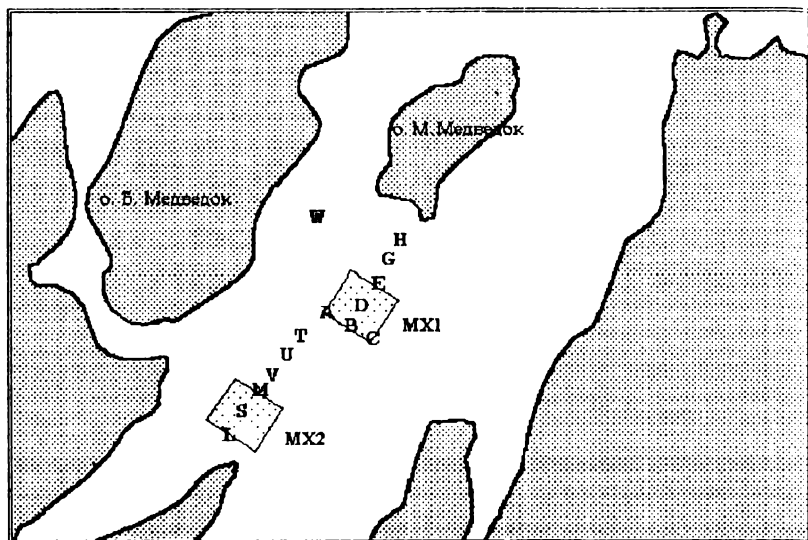


Рис. 1. Расположение бентосных контрольных станций (А-В) в губе Никольской в районе участков мариккультуры.

MX1 — установка 1988 г., MX2 — установка 1989 г.

Немногочисленные наблюдения бореально-арктического комплекса могут служить контрольными (фоновыми), так как в этом случае уровень воздействия на сообщество не превысил допустимого значения.

Материал был собран в акватории двух подвесных мидиевых хозяйств в губе Никольской. Хозяйства расположены в безлюдном месте, ближайший населенный пункт находится в 30 км. Площадь каждого хозяйства составляла, согласно нашим расчетам, примерно 1,5 га. Первое хозяйство было установлено в 1988 г. над участком бентали с изобатами 27–29 м. В 1993 г. это хозяйство было снято. Второе хозяйство установлено в 1989 г. над глубиной 13–16 м. Основным объектом наблюдений было бентосное сообщество под первым участком культивирования мидий. Здесь пять постоянных станций расположены на двух перпендикулярных разрезах (Г-образное расположение): станции А и С на углах хозяйства, станция D в центре (рис. 1). На рисунке отмечено только положение контрольных станций. Для разнесения станций по годам каждой из них присваивали номер по порядку сезонов пробоотбора. На пер-

вом участке было взято шесть серий проб: в июле (станции А1–Е1) и сентябре (станции А2–Е2) 1990 г., в июле (станции А3–Е3) и сентябре (станции В4–D4) 1991 г., в июле 1992 г. (станции А5–D5), в июле 1994 г. (станция D7).

Второе хозяйство расположено на расстоянии около 1 км от первого. Материал здесь был взят в июле 1993 г. (станции L6, M6, S6) и в июле 1994 г. (станции L7, M7, S7) (рис. 1). Для того чтобы получить представление о состоянии бентосной фауны вне зоны воздействия хозяйств, был взят материал со станций, расположенных в 150–500 м от хозяйств (станции G1 и H1; H3; T7, U7, V7 и W7 в 1990, 1991 и 1994 г. соответственно).

Количественные сборы выполнены дночерпателем площадью 0,025 м². На каждой станции взято три пробы. Грунт промыт через сито с размером ячеек 0,65 мм.

Анализ структуры бентосного сообщества проводился на видовом уровне. Некоторое количество организмов-обрастателей (в первую очередь, *M. edulis*) падают на дно с мидиевых коллекторов. Это могло исказить картину изменений в структуре бентосного сообщества под влиянием избыточного количества органического вещества. Мы были вынуждены из общего видового списка удалить виды, характерные для мидиевой культуры (Халаман, Кулаковский, 1993) и отсутствующие в ненарушенном сообществе (станции G, H, T, U, V и W).

Бентосная съемка сопровождалась одновременным сбором проб грунта с помощью грунтовой трубки для определения количества органического вещества в осадках методом «сухого сжигания». Воздушно-сухие навески грунта сжигали в муфельной печи при температуре 500 °С. Содержание органического вещества приведено в процентах на 100 г сухого грунта. Дополнительные пробы грунта с пяти станций на значительном удалении от мидиевых хозяйств были получены в 1992 г. С каждой станции получено от трех до пяти проб грунта.

Математический анализ полученных данных выполнен на основе многомерных математических методов по программам, разработанным в отделе морских экосистем Государственного научно-исследовательского института охраны природы Арктики и Севера (пакет CLASS) и в Плимутской морской лаборатории (Плимут, Великобритания) (пакет PRIMER).

Классификация и ординация станций выполнены с использова-

нием показателя сходства Брея–Куртиса (Bray, Curtis, 1957). При этом численность и биомассу гидробионтов трансформировали, извлекая из их значений корень четвертой степени для выравнивания значимости редких и обычных видов (Clarke, Green, 1988). Результаты классификации (или иерархической кластеризации) станций представлены в виде дендрограммы, при составлении которой использовали взвешенный парногрупповой метод. Ординация бентосных станций выполнена методом многомерного шкалирования (MDS – multidimensional scaling) (Kruskal, Wish, 1978), с помощью которого станции можно расположить в двумерном пространстве с учетом сходства/несходства видового состава и количественных характеристик бентоса.

Сравнительная оценка состояния обследованных сообществ выполнена на основе метода определения уровня воздействия по графическому сравнению кумулятивных кривых численности и биомассы (Warwick, 1986; Warwick et al., 1987). Как известно, в случае ненарушенного сообщества кривая биомассы лежит выше кривой численности, а в случае нарушенного сообщества наблюдается противоположенная картина.

После дополнительного отбора проб грунта на значительном удалении от мидиевых хозяйств установлено, что среднее содержание органических веществ (ОВ) в грунте в 1992 г. на глубинах от 15 до 30 м составляло $4,8 \pm 0,78\%$. Мидиевые хозяйства выступают мощным источником дополнительных ОВ для естественных бентосных сообществ. По различным оценкам в бентосное сообщество дополнительно поступает от 1,5 (Чивилев, Миничев, 1993) до $2,7 \text{ кг/м}^2$ (Sukhotin, 1992; пересчет наш) сухого ОВ в год. Поступившее на дно ОВ частично утилизируется гетеротрофами, а частично накапливается в осадках.

С момента установки первого хозяйства до начала наших наблюдений (т. е. за два года) концентрация ОВ в грунте увеличилась почти в два раза. Под вторым хозяйством за четыре года концентрация ОВ в осадках по сравнению с фоновыми уровнем увеличилась незначительно.

В общей сложности в бентосе под МХ обнаружено 100 видов; более подробную информацию можно почерпнуть в опубликованной ранее работе (Чивилев, Миничев, 1993). Из этого списка в дальнейшем анализе были исключены организмы 14 видов, которые попали на дно с мидиевых хозяйств. Как следует из наблюдений, эти

организмы-вселенцы не выдерживают резкой смены условий обитания и вскоре гибнут. Фауна нарушенного сообщества была беднее (70 видов), что связано, очевидно, с меньшим количеством проб. Мера видового разнообразия — индекс Пеннона–Уивера, в зоне воздействия ОВ закономерно уменьшается от года к году (таблица).

Классификация позволяет разделить все станции на две или шесть групп: на уровне сходства 0,5 и на уровне сходства 0,69 соответственно (рис. 2). На более низком уровне сходства станции распадаются на две группы: с мало нарушенной структурой бентосного сообщества и с сильно нарушенной. На более высоком уровне сходства характеристики станций, входящих в кластеры, отражают постепенные деградационные изменения в бентосном сообществе.

На более высоком уровне сходства кластеризация демонстрирует более дробную шкалу изменений в структуре сообщества. В кластер 6 объединяются станции с максимально упрощенной структурой сообщества под первым МХ на пике деградационных изменений, когда «старый» фаунистический комплекс уже исчез, а «новый» только начал развиваться. В кластеры 4 и 5 объединены станции, взятые под первым МХ в следующем году, когда «новый» фаунистический комплекс, состоящий в основном из видов-оппортунистов, стабилизируется. В кластер 5 попали станции, расположенные на углах первого МХ, где все негативные процессы не столь ярко выражены, как в центральных частях МХ (кластер 4). Кластер 2 объединяет станции 1990 г. из центральных частей первого МХ и угловые станции А3 и С3 1991 г., характеризующиеся умеренным изменением структуры бентосного сообщества. Сюда же попала фоновая станция G1, очевидно, в силу того, что на ней был отмечен явный вид-доминант.

В кластер 1 объединены угловые станции первого года наблюдений и все, за исключением G1, станции, расположенные за пределами первого МХ. Особо надо отметить, что в этот кластер попали все станции (L, M, S), расположенные под вторым мидиевым хозяйством. Очевидно, в кластер 1 объединились станции с ненарушенной или мало нарушенной структурой бентосного сообщества. В этом кластере станция D7 занимает несколько обособленное положение, она объединяется с основным телом кластера только на уровне сходства 0,71. Включение этой станции в первый кластер позволяет предположить, что за год, прошедший после ликвидации первого МХ, фауна успешно прошла первые шаги восстанови-

Характеристика бентосных станций в районе мидиевых хозяйств в губе Никольской

Станция	Дата	Глубина, м	Количество видов	Плотность поселения, экз./м ²	Индекс Шеннона- Уивера по плотности	Биомасса, г/м ²	Индекс Шеннона- Уивера по биомассе
A1	07.1990	27	32	3999	2,834	94,563	2,159
B1	07.1990	27	34	4652	2,448	151,944	1,928
C1	07.1990	26	29	2801	2,384	86,580	1,921
D1	07.1990	28	35	5814	2,329	135,718	2,12
E1	07.1990	28	30	4718	2,607	137,597	1,924
G1	07.1990	40	24	7155	2,032	171,251	0,922
H1	07.1990	28	34	3345	2,778	42,643	2,136
A2	09.1990	27	41	6158	2,802	72,628	2,592
B2	09.1990	27	25	4305	2,559	60,592	2,337
C2	09.1990	26	24	5151	2,099	35,518	2,259
D2	09.1990	28	25	4750	2,049	62,461	2,347
E2	09.1990	28	32	5626	2,274	61,061	2,349
A3	07.1991	27	18	5261	1,746	35,638	1,777
B3	07.1991	27	5	1409	0,541	16,001	0,732
C3	07.1991	26	12	6346	1,35	68,706	1,273
D3	07.1991	28	1	493	0	4,707	0
E3	07.1991	28	3	907	0,338	9,730	0,279
H3	07.1991	28	29	1904	2,891	42,082	2,074
B4	09.1991	27	6	797	0,614	9,936	0,341

Станция	Дата	Глубина, м	Количество видов	Плотность поселения, экз./м ²	Индекс Шеннона- Уивера по плотности	Биомасса, г/м ²	Индекс Шеннона- Уивера по биомассе
D4	09.1991	28	3	651	0,195	9,257	0,178
A5	07.1992	27	11	3532	0,341	21,960	1,247
B5	07.1992	27	7	11159	0,109	36,802	0,745
C5	07.1992	26	10	6546	0,278	33,315	1,289
D5	07.1992	28	6	12945	0,069	40,046	0,716
L6	07.1993	25	37	5311	3,040	99,911	2,427
M6	07.1993	15	31	4954	2,891	143,732	2,131
S6	07.1993	15	39	4768	3,049	171,767	2,073
D7	07.1994	27	17	2447	1,589	26,001	1,466
M7	07.1994	17	38	6974	2,853	160,824	2,634
S7	07.1994	17	31	5735	2,734	122,148	2,256
L7	07.1994	17	26	3591	2,707	29,660	2,372
T7	07.1994	24	26	2802	2,683	28,737	1,962
U7	07.1994	19	25	2155	2,619	13,846	2,567
V7	07.1994	17	27	1578	2,913	31,246	1,118
W7	07.1994	25	27	2847	2,734	15,420	2,553

тельного процесса. Здесь отмечено 17 видов при индексе видового разнообразия 1,6.

Результаты более чувствительной, чем кластерный анализ, процедуры многомерного шкалирования (MDS) отлично совпадают с результатами кластеризации. Все точки-станции распадаются на две отчетливых группы (рис. 3). Внутри каждой группы можно выделить отдельные подгруппы, которые совпадают с кластерами, выделенными на уровне сходства 0,69. Непараметрический критерий согласия равен 0,064, а это означает достоверную связь между точками.

При сравнении величины средних концентраций ОВ в осадках (таблица) с кластерами станций (рис. 2) отмечается некоторая зависимость. Если отразить концентрацию ОВ в размерах символов MDS-графика, то эта зависимость проявится еще в большей степени (рис. 3). Мы можем легко увидеть общую тенденцию: более крупные символы сосредоточены в правой части графика, т. е. расположение станций на плоскости имеет тенденцию к размещению согласно градиенту концентрации ОВ в осадках. Станция D7 попадает в группу станций с низким и средним содержанием ОВ в осадках (т. е. в левую часть рисунка), так как на этой станции плотность поселения бентоса уже начала восстанавливаться, но ОВ в осадках пока еще много (таблица).

Графический ABC-анализ показывает, что в первой серии наблюдений (через два года после установки первого МХ) структура бентосного сообщества имеет умеренные нарушения только на станции D1 -- в центре МХ (рис. 4). Через два месяца нарушения структуры наблюдаются уже на всех станциях, а в центре МХ нарушения очень сильные (станция D2). Через три года после установки первого МХ сообщество, отдаленно напоминающее первоначальное, сохраняется только на угловых станциях (A3 и C3). В центральной части МХ: станции D3 и D4 (таблица), структура сообщества полностью разрушена. На следующий год деградация охватывает всю площадь под МХ.

Начиная с июля 1991 г. в бентосе доминируют два вида полихет *Capitella capitata* и *Scalibregma inflatum*. В 1992 г. на их долю приходилось 80% биомассы и 98% численности сообщества. На станциях, характеризующих ненарушенное сообщество, кривые биомассы проходят обычно над кривыми численности (рис. 5). Высокое значение биомассы вида №1 ранжированной нумерации на станции

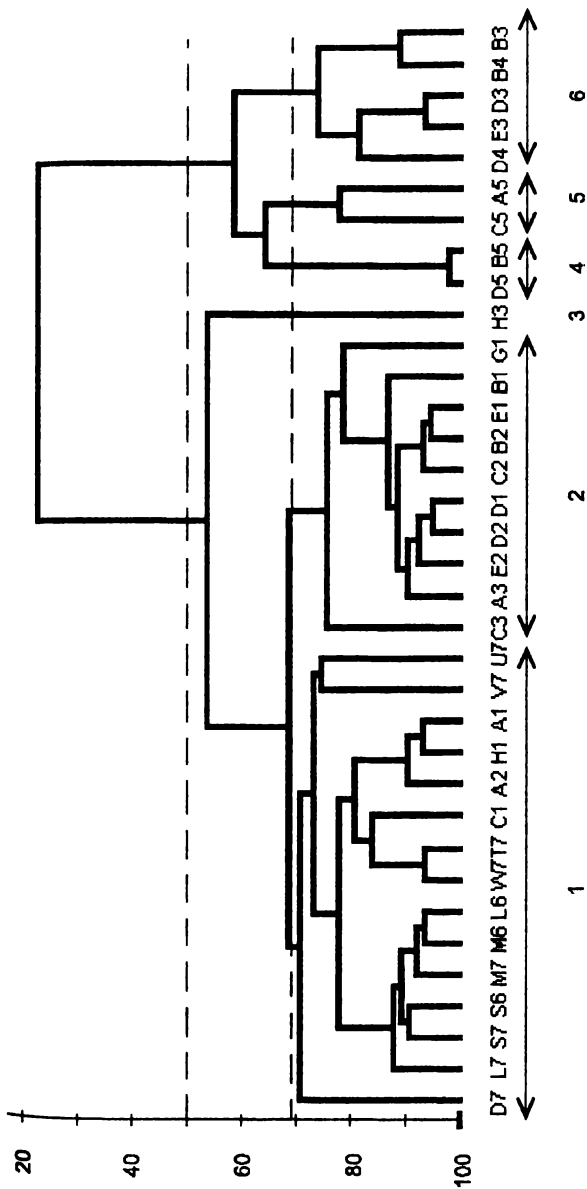


Рис. 2. Дендрограмма сходства (по величине трансформированной плотности поселения) сообществ бенгосных станций в зоне избытка органических веществ.

По вертикали — индекс сходства Брея-Куртиса, по горизонтали — обозначения бенгосных станций. Пунктирные линии расположены на уровнях сходства 0,5 и 0,69. 1-6 — номера кластеров.

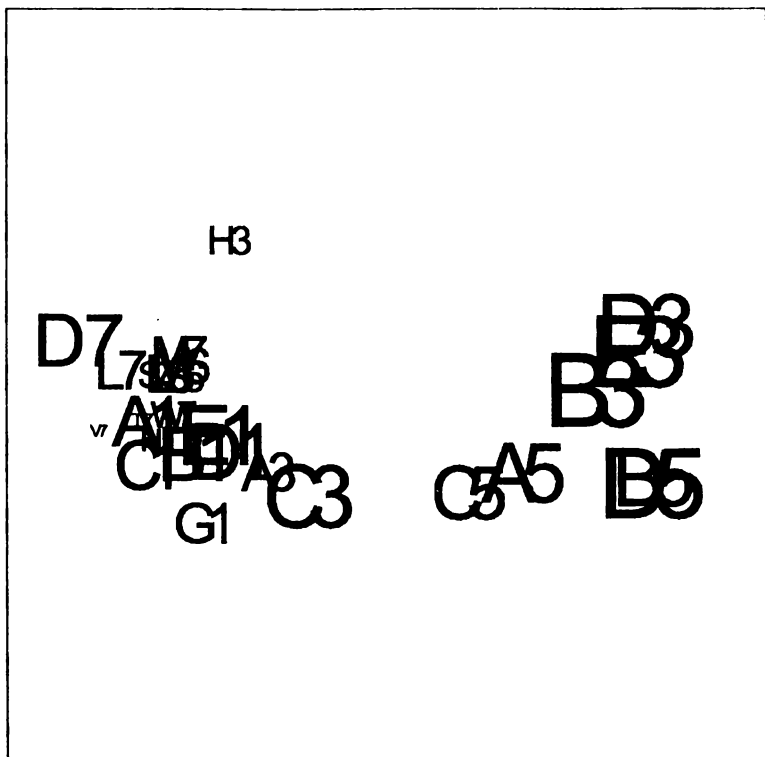


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования бентосных станций по величине трансформированной плотности поселений в зоне избытка органических веществ.

Размеры символов отражают концентрацию органических веществ в грунте.

G1 определяется тем, что здесь резко доминируют моллюски *Potamandia arctica*.

Такое же расположение кривых на АВС-графиках мы получили при анализе материала с бентосных станций под вторым МХ (рис. 6). Здесь, несмотря на сопоставимый уровень воздействия со стороны МХ, бентосное сообщество процветает (индекс Шеннона Уивера от 2 до 3, количество видов на станции 26–39).

Мы полагаем, что бентосное сообщество реагирует на поступление дополнительного ОВ следующим образом. Можно выделить две стадии сукцессии бентосного сообщества под МХ. На первой

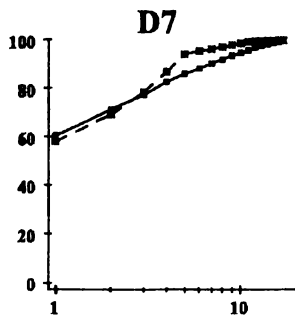
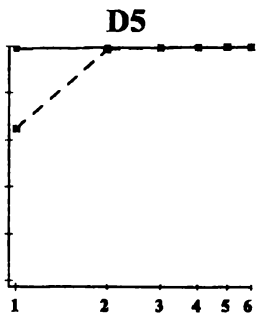
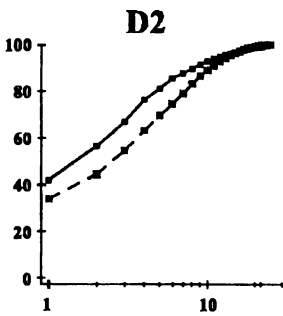
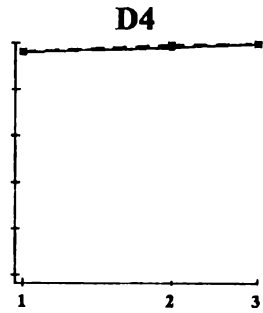
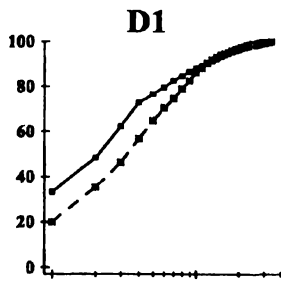


Рис. 4. ABC-графики для видов макрозообентоса на станции в центре первого мидиевого хозяйства.

Звездочками отмечена биомасса, квадратами — численность. D1 D7 — бентосные станции. По вертикали — кумулятивные проценты, по горизонтали — ранжированная нумерация видов.

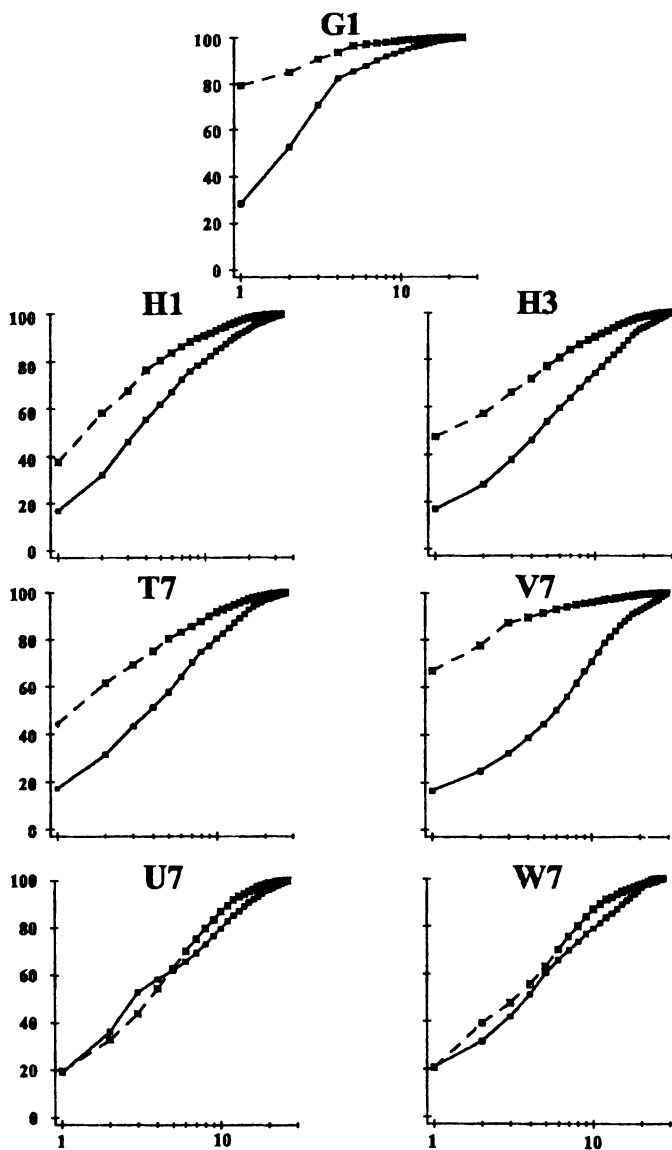


Рис. 5. ABC-графики для видов макрозообентоса на станциях вдаль от источника органических веществ.

G1, H1, H3, T7, U7, V7, W7 – бентосные станции. Остальные обозначения, как на рис. 4.

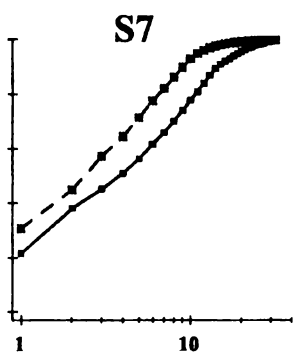
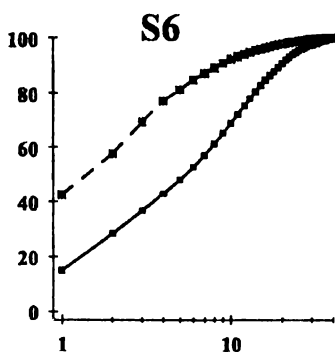
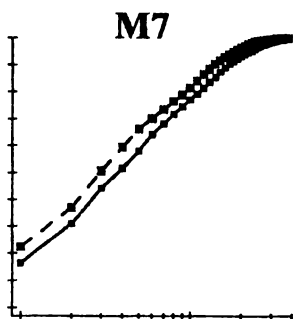
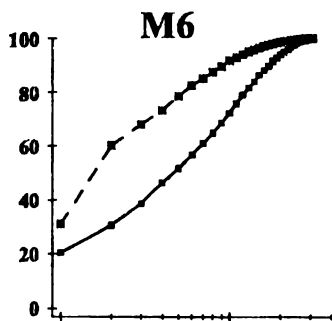
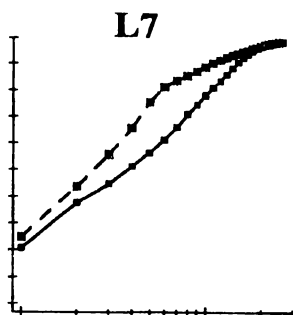
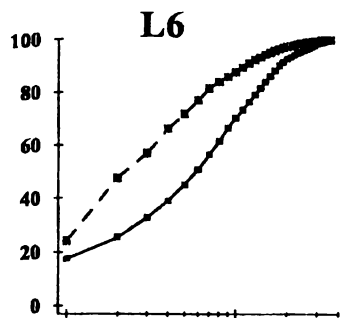


Рис. 6. ABC-графики для видов макрозообентоса на станциях под вторым мидиевым хозяйством.

L6, L7, M6, M7, S6, S7 -- бентосные станции. Остальные обозначения, как на рис. 4.

стадии биомасса *M. edulis* на субстратах мала, на дно поступает мало дополнительных ОВ. В это время могут формироваться новые трофические цепи и может изменяться структура сообщества: возрастает роль детритофагов (особенно Polychaeta), увеличивается общая биомасса, возможно увеличение видового разнообразия. На второй стадии сукцессии биомасса мидий и поступление ОВ на дно очень высоки. В это время биомасса и видовое разнообразие бентоса уменьшаются, доминантами в сообществе становятся виды-оппортунисты, структура первоначального сообщества полностью изменяется.

Сукцессия бентоса не всегда проходит обе стадии. Повышенное поступление ОВ на дно может стимулировать позитивное развитие бентоса и не вызывать негативных изменений (Veer Henk, 1989). Под вторым участком (станции L, M и S) деградации сообщества не произошло после пятилетнего воздействия МХ (таблица). Под первым же участком культивирования уже на третий год донное сообщество сильно деградировало.

Первый и второй участки культивирования различаются глубиной акватории. Первый участок (МХ1) оказывает воздействие на арктическую фауну, а второй (МХ2) на бореально-арктическую. Главная причина различий откликов на избыточное поступление ОВ кроется не в разнице видового состава донных фаунистических комплексов, а в разных температурных режимах. Беломорское бореально-арктическое сообщество утилизирует добавочное количество ОВ при относительно высокой температуре — более +10 °С, не менее трех месяцев в году. В арктическом сообществе летняя температура не поднимается выше +1 °С на глубине 30 м и +0,5 °С на глубине 40 м. Такие условия благоприятствуют накоплению в осадках ОВ и формированию недостатка растворенного кислорода в грунте. Косвенно о концентрации кислорода в придонной воде и осадках можно судить по толщине слоя окисленных осадков. В 1990 г. толщина окисленного слоя осадков под первым МХ была не менее 4 см, в 1992 г. только 0,3–0,5 см, причем часто грунт имел отчетливый запах сероводорода.

Удобным интегральным показателем нарушенности бентосного сообщества избыточными нетоксичными ОВ может быть концентрация ОВ в осадках. Для арктического бентоса концентрация ОВ в осадках 9–10% — предельно допустимая. Превышение этой критической концентрации ведет к деградационным изменениям струк-

туры сообщества. Допустимое воздействие данного фактора в арктических морях будет, очевидно, менее 1,5 кг сухого ОВ на 1 м² в год. Для бореальной и бореально-арктической фауны в условиях более высокого прогрева воды критические значения концентрации ОВ в осадках выше. Судя по данным шведских исследователей (Mattisson, Linden, 1983), критическая концентрация ОВ в мелководных осадках Балтийского моря будет около 15%.

После снятия воздействия избыточного количества ОВ, т. е. после ликвидации МХ, арктическое бентосное сообщество способно наполовину восстановить свои первоначальные характеристики за год. Причем такое восстановление может быть достигнуто в условиях избыточного содержания органических веществ в осадках. Очевидно, что это связано с преобладанием в сообществе видов-оппортунистов, ранее пребывавших в угнетенном состоянии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И., Голиков А. И. Гидробиокомплексы Белого моря. Л., 1984. 102 с.
- Беклемишев К. В., Пантюлин А. Н., Семенова Н. Л. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря // Тр. Беломорской биол. станции Москов. ун-та. 1980. Т. 5. С. 20-28.
- Гурьянова Е. Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948. 132 с.
- Халаман В. В., Кулаковский Э. Е. Формирование сообщества макрообитания на искусственных субстратах в условиях мидиевой мариккультуры на Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 83-100.
- Чивилев С. М., Миничев Ю. С. Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос // Там же. С. 110-122.
- Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. Vol. 27. P. 325-349.
- Clarke K. R., Green R. H. Statistical design and analysis for a «biological effects» study // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. Vol. 46. P. 213-226.
- Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional scaling. Beverley Hills, 1978.
- Mattisson J., Linden O. Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on hanging longlines // Sarsia. 1983. Vol. 68. № 2. P. 97-102.
- Sukhotin A. A. Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. 1992. Vol. 101. P. 41-57.
- Veer Henk W. van der. Eutrophication and mussel culture in the western Dutch Wadden Sea: impact on the benthic ecosystem; hypothesis // Helgoland. Meeres-centersuch. 1989. Vol. 43. № 3-4. P. 517-527.
- Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. 1986. Vol. 92. P. 557-562.
- Warwick R. M., Pearson T. H., Ruswahyuni. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method // Mar. Biol. 1987. Vol. 95. P. 193-200.

ПИТАНИЕ И ЭКСКРЕЦИЯ МИДИЙ ПРИ ПОДВЕСНОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Ю. С. МИНИЧЕВ, Н. В. МАКСИМОВИЧ

С.-Петербургский государственный университет

Одна из важнейших задач при создании высокопродуктивной марикультуры состоит в выяснении кормности конкретных участков акватории и количества поглощаемой моллюсками пищи за определенный период времени. Важность этой задачи определяется прежде всего тем обстоятельством, что пелагические личинки ряда донных беспозвоночных не образуют рассеянного по морю облака, но формируют локальные субпопуляции в каждой полузамкнутой акватории. Эта закономерность показана для мидий (Максимович, Шилин, 1990; Шилин, 1991); для некоторых других беспозвоночных установлены поведенческие адаптации, способствующие удержанию личинок на месте и невымыванию их скоплений из определенного района приливо-отливными течениями (Davis, Butler, 1989; Marthivat-Lallier, Cazaux, 1990). Существование гидрологически изолированных субпопуляций личинок свидетельствует, что в полузамкнутых акваториях, возможно, формируются самоорганизующиеся субпопуляционные биосистемы, причем одним из факторов, регулирующих их плотность, является количество пищи для личинок и взрослых моллюсков.

Фильтрационные механизмы питания двустворчатых моллюсков, в частности мидий, исследовались многими авторами в различных морях (Красота, 1986; Крук, 1986; Цихон-Луканина и др., 1990; Lucas, 1982; Jorgensen et al., 1986; Clemmensen, Jorgensen, 1987; de Vooys, 1987; Wayne, Hawkins, 1989; Beninger et al., 1991; и др.). К настоящему времени достаточно подробно изучены продукционные характеристики бактериопланктона и фитопланктона Белого моря (Белое море... 1995; Маслов, настоящий сборник). Кроме того,

в районах мидиевых хозяйств исследована динамика концентрации белка и фитопланктона при прохождении водного потока через поселение моллюсков. Цель данного сообщения -- выявление закономерностей экскреторной активности и питания культивируемых мидий. Работа основана на результатах экспериментальных исследований скорости экскреции мидий в условиях марикультуры и при содержании в специальных садках (сборниках). Скорость экскреции моллюсков была изучена в ходе полевых экспериментов. Сбор экскретов, выделяемых группой особей сходных размеров, осуществлялся в течение нескольких дней. Использование в каждом эксперименте группы мидий было определено нашим желанием снять эффекты возможных особенностей физиологического состояния отдельных особей, а с помощью длительности опыта -- эффекты точной ритмики фильтрационной активности моллюсков (Алимов, 1981). Для сбора экскретов мидий было создано несколько вариантов садков. Наиболее удобными и надежными оказались двухкамерные сборники. Их верхняя камера представляет собой обруч диаметром 12 см с низкими (не более 2 см) стенками. Вертикально перемещение мидий в камере ограничено крупноячеистой делю. Камера прикреплялась к полиэтиленовой крышке, в которой вырезали центральную часть. Крышку с верхней камерой надевали на стеклянную банку емкостью 0,5 л -- нижнюю камеру (сборник). Такая конструкция позволяла легко менять нижнюю камеру, практически не тревожа дружку экспериментальных моллюсков. Перед опытом мидий выдерживали в камере несколько часов до их прикрепления биссусными нитями. Во время опыта для контроля на той же глубине выставляли пустые сборники. Летом 1989 и 1990 гг. было проведено девять серий экспериментов с литоральными, сублиторальными и культивируемыми мидиями на глубине 0,5, 3 и 5 м. Время опыта составляло двое-четверо суток. Температура поверхностного слоя воды (0-5 м) в период экспериментальных работ находилась в пределах 15-19 °С. Длина опытных животных колебалась от 14 до 47 мм, а их численность в садках составляла от 3 до 30 особей. После эксперимента воду из нижней емкости профильтровывали, высушивали и определяли сухую массу экскретов (мг/ч). Для коррекции эффектов естественной седиментации от полученного значения отнимали величину сухой массы детрита, попавшего в контрольный пробоотборник.

Для определения количества твердых органических веществ, по-

ступающих на грунт непосредственно в марихозяйстве, использовали сборники в виде полиэтиленовых обручей диаметром 0,5 1,0 м с натянутым полотном из мельничного газа или многослойной марли. Сборники подвешивали в районе марихозяйства в губе Никольской на глубине 3 м. В течение 1989–1990 гг. проведено восемь серий экспериментов по две–четыре недели и один эксперимент продолжительностью 5 ч. Для определения количества экскретов вырезали кусочки субстрата с седиментом и высушивали их до постоянной массы, затем рассчитывали массу органического вещества.

Оценивая количественные показатели питания мидий по величине их экскреции, мы принимали следующие допущения. Коэффициент усвояемости пищи мидиями составляет 0,7 (Цихон-Луканина, 1987). Энергетический эквивалент 1 г сухой массы экскретов -- 1300 кал (Сухогин и др., 1992). Концентрация органической взвеси в 1 м³ приверхностного слоя воды в губе Никольской составляет 0,75 г, что соответствует примерно 400 мг белка (Маслов и др., 1990; Маслов, настоящий сборник). Калорийность белка 5000 кал/г (Алимов, 1981). Если растительные белки составляют основу пищевого рациона культивируемых мидий, то выделение ими 1 г сухих экскретов будет соответствовать потреблению приблизительно 1,5 г взвеси, т. е. профильтровыванию 2 м³ воды.

Таблица 1. Скорость экскреции (мг сух. массы/ч) мидий естественных поселений при выдерживании их на глубине 2 м 49 (опыт 1) и 70 ч (опыт 2)

<i>L</i> , мм	<i>N</i> , экз.	Опыт	
		1	2
19	13	0,10	0,13
30	4	0,68	0,73
37	4	0,40	0,47
47	3	0,91	0,82

Примечание. *L* -- средняя длина раковины экспериментальных мидий, *N* -- их количество в садке.

Для отработки метода в районе пролива Подпахта было установлено четыре садка, в которые были помещены моллюски нескольких фиксированных размеров (табл. 1), собранные из естественных поселений. Садки с мидиями выставляли на два срока: сначала на 49 ч (первый опыт), затем нижние камеры заменяли и садки выдерживали повторно 70 ч (второй опыт). Анализируя результаты

(табл. 1), можно отметить, что масса экскретов (включая и псевдофекалии) зависит от размеров моллюсков. Из общего ряда выпадают данные по размерной группе 3, неоднородной по возрастному составу особей. Возможно, это не ошибка измерения, и связь массы экскретов мидий с их возрастом требует специального изучения. Отметим также, что питание моллюсков происходит равномерно с течением времени, во всяком случае в каждой размерной группе количественные показатели экскреции варьировали незначительно.

Следующий эксперимент был проведен по сходной методике, но садки размещались на трех горизонтах попарно — с крупными (42,7–48,8 мм) и мелкими (16,8–19,2 мм) моллюсками. В сборник помещали или 5 крупных, или 20 мелких особей, время опыта 49 ч. Из анализа результатов (табл. 2) следует, что масса экскретов (а следовательно, и количество потребленной мидиями пищи), в целом, уменьшаются с глубиной; эта закономерность наблюдается и у мелких и у крупных особей. Из таблицы также видно, что в верхнем горизонте скорость экскреции особей каждой из групп, напротив, несколько ниже, чем в слое 3,0 м. Однако эти различия не превышают ошибок определения. Отметим, что скорость экскреции мидий с длиной раковины 47 мм в первом опыте (табл. 1) вполне согласуется с данными второй серии опытов (табл. 2, крупные мидии).

Таблица 2. Скорость экскреции (мг сух. массы/ч) мидий естественных поселений при разных условиях опыта

П	Опыт				
	1 (48,5)	2 (70,0)	3 (48,5)	4 (53,0)	5 (72,0)
0,5	1,0	0,8	0,4	1,2	1,3
	0,2	0,2	0,1	0,3	0,4
3,0	0,9	1,0	1,2	1,3	1,5
	0,2	0,3	0,2	0,3	0,5
5,0	0,6	0,7	0,6	1,0	1,1
	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2

Примечание. *H* — глубина установки садков, м. В первой строке приведены значения для мидий с длиной раковины 43–49 мм, во второй 17–19 мм. В скобках указана продолжительность опыта, ч.

Таким образом, на глубине 0,5–3,0 м пищевое обилие (оцениваемое по экскреции) практически не изменяется; на глубине 5 м

наблюдается уменьшение уровня экскреции в 1,7 раза. Этот результат подтверждает заключение, сделанное при разработке биотехнологии выращивания мидии, о целесообразности размещения марикультуры в верхнем трехметровом слое воды (Кулаковский, 1983).

Для уточнения полученных данных были проведены сходные опыты с культивируемыми мидиями в акватории марихозяйства, размещенного в губе Никольской в 1988 г. (табл. 3). Результаты экспериментов 1989 г., проведенных в проливе Подпахта (нет марихозяйства) и губе Никольской (на марихозяйстве), не противоречат друг другу. У моллюсков одинаковых размеров масса экскретов сопоставима: 0,13–0,73 мг/ч в первом районе и 0,24–0,35 мг/ч во втором. Повторные опыты были проведены в 1990 г. в трех точках в центре того же марихозяйства (табл. 4, опыт 2) и по его краям (опыт 1, 3). В этой серии испытаний экспериментальные животные были примерно одного размера — в пределах 34–36 мм. Средняя скорость их экскреции (1,8 мг/ч) оказалась выше, чем у мидий близких размеров из естественных поселений во второй серии опытов (табл. 2). Скорость экскреции мидий на глубине 3 м несколько ниже, чем у поверхности (табл. 4).

Таблица 3. Скорость экскреции F (мг сух. массы/ч) культивируемых мидий основной генерации на участке марикультуры

Глубина, м	L	F
0,5	14	0,24
1,0	22	0,35
2,0	23	0,28

Таблица 4. Скорость экскреции (мг сух. массы/ч) культивированных мидий с длиной раковины 34–36 мм на участке марикультуры

Глубина, м	Опыт		
	1	2	3
0,5	2,3	1,7	2,2
3,0	1,3	1,5	1,7

Для изучения уровня седиментации под участками марикультуры был произведен сбор осадков на сборники большой площади (диаметр 0,5–1,0 м). В течение суток толщина осадка на сборниках в разных опытах достигала 0,02–0,07 мм. Средняя плотность седимента за сутки под участком марикультуры, установленным в 1988 г., составила 13,3 г/м² в 1989 г. и 16,2 г/м² в 1990 г. Следует подчеркнуть, что на сборники поступали продукты экскреции всего искусственного биоценоза, в котором мидии занимают доминирующее положение.

Полученные данные о скорости экскреции мидий в садках можно суммировать следующим образом. Культивируемые мидии пи-

таются более интенсивно, чем моллюски из естественных поселений. У мидий в подвесной марикультуре скорость экскреции четко зависит от глубины, на которой они находятся. Между группами моллюсков из естественных и искусственных поселений отмечают некоторые различия. У моллюсков, содержащихся в толще воды вне хозяйства марикультуры, наблюдается усиление экскреции на глубине около 3 м и ослабление на глубине 5 м. У культивируемых моллюсков на промышленной плантации скорость экскреции выше. При этом на глубине 3 м отмечается снижение скорости экскреции (примерно на 1/3 по сравнению с приповерхностным слоем воды 0–1 м). Можно отметить также, что в центральных участках мидиевого хозяйства наблюдается существенное уменьшение экскреции у моллюсков, которое обусловлено, прежде всего, меньшим количеством пищевых объектов, поступающих в центр хозяйства при уменьшении водообмена (Бабков, др., 1993).

Отмеченные различия количественных показателей экскреции моллюсков, собранных из искусственных и естественных поселений, отражают как объективные закономерности экскреции и условия питания мидий при подвесной содержании, так и специфику экспериментов. Важно, что в результате удалось получить характеристики экскреции мидий в условиях марикультуры. На втором году существования участков марикультуры г. Никольской, установленных в 1988 г., экскреция культивируемых моллюсков составляет 0,24–0,35, а на третьем — 1,3–2,1 мг/ч. По-видимому, в сходном отношении увеличивается и количество потребляемой моллюсками пищи. Известно (Золотницкий, Крук, 1990), что фильтрационная активность черноморских мидий зависит от концентрации пищи, массы тела, температуры и солености воды, но определяющую роль играет первый фактор.

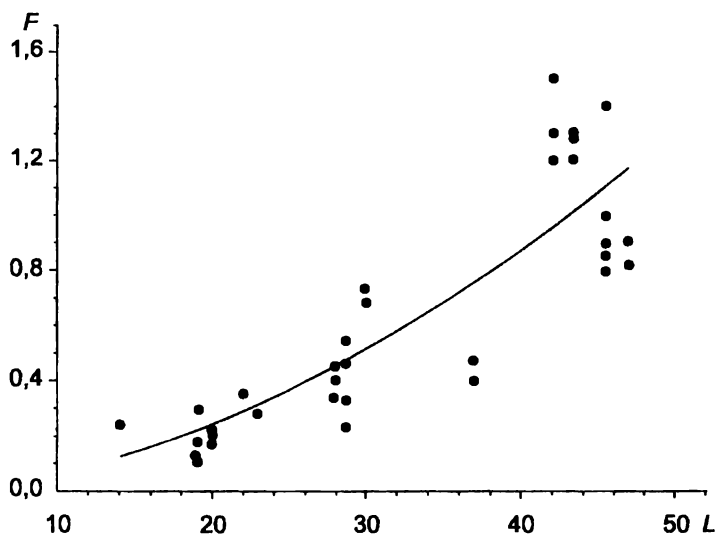
Полученные данные позволяют рассчитать баланс дополнительного органического вещества, поступающего под участки марикультуры. В качестве модели рассмотрим упомянутые выше участки марикультуры в губе Никольской. Их состояние на второй год выращивания мидий можно описать следующим образом (Максимович и др., 1993): площадь акватории, занятая участками, составляет около 4 га; длина субстратов на участках 26 280 и 52 560 м, плотность мидий соответственно 1666 и 1043 экз./м; общее количество моллюсков 98,5 млн экз.; средняя длина их раковины 24 мм. Средний показатель скорости экскреции моллюсков в летний период при-

мем равным 0,29 мг/ч. Соответственно скорость потребления пищи на особь при коэффициенте усвояемости 0,7 составит 0,44 мг/ч (1260 кал/ч). Общий уровень экскреции мидий на обоих участках — 28,6 кг/ч; количество потребляемой ими пищи — примерно 43 кг/ч (124 000 ккал/ч). Получается, что летом с одного квадратного метра акватории, занятой участками марикультуры, мидии на второй год выращивания каждый час осаждают 0,71 г сухой массы экскретов (28 600/40 000). В результате прямого измерения мы оценили среднюю скорость осадконакопления под участком марикультуры на второй сезон выращивая мидий величиной 13,2 г/м² в сутки, или 0,55 г/м² в час. Близость значений (рассчитанного и измеренного) свидетельствует о валидности полученной нами расчетной величины скорости седиментации как функциональной характеристики искусственного поселения мидий. Летом только за сутки все моллюски хозяйства выделяли твердых метаболитов: в 1989 г. около 500 кг, а в 1990 г. около 650 кг. Очевидно, что главные эффекты воздействия участков марикультуры на естественные экосистемы связаны с фильтрационной активностью мидий.

Для экологического мониторинга марикультуры важна возможность превентивной оценки количественных эффектов экскреции мидий по реальным параметрам их поселений. На основе полученных данных можно найти связь между скоростью экскреции и длиной раковины особей, которая легко определяется в полевых условиях. В предыдущей работе (Максимович и др., 1993) была предложена аналогичная зависимость только для культивируемых мидий. Пользуемся случаем отметить, что в указанной публикации значения экскреции приведены в миллиграммах сухой массы в сутки, а не за час — как это ошибочно отмечено в тексте.

Ниже приведены соответствующие графические построения (рисунк) и параметры (a — начало координаты, b — степенной коэффициент, sr — ошибка прогноза, sb — стандартная ошибка степенного коэффициента, R^2 — коэффициент детерминации) степенной зависимости, связывающей скорость экскреции мидий (мг сухой массы/ч) с длиной их раковины (мм):

Статистический параметр	a	sr	b	sb	R^2
Значение	0,00081	0,151	1,88	0,161	0,80



Зависимость скорости экскреции (F , мг сух. массы/ч) культивируемых мидий от максимального линейного размера их раковины (L , мм).

При анализе полученных результатов были отмечены различия скорости экскреции у мидий в садках, установленных на разных глубинах. В регрессионной модели были учтены только результаты экспериментов на глубинах 0,5 и 3 м. При этом были объединены значения для литоральных, сублиторальных и культивируемых мидий. Для практических целей такая операция вполне правомочна. Ранее (Сухотин и др., 1992) было показано, что при помещении литоральных, сублиторальных и культивируемых мидий в одинаковые условия скорость их роста выравнивается.

На графике очевиден значительный разброс экспериментальных данных. В принципе, с небольшими ошибками адекватности регрессионной модели зависимость вполне можно описать как линейную. Мы выбрали степенную функцию, учитывая, что в основе описываемого явления лежит хорошо известная чисто функциональная связь. Для практического использования выведенной нами формулы важно, что несмотря на большой размах варьирования экспериментальных данных зависимость определена с высоким коэффициентом детерминации.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 247 с.
- Бабков А. И., Кулаковский Э. Б., Сузотин А. А. Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий в Белом море // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. СПб., 1993. С. 24-41.
- Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования / Отв. Ред. О. А. Скарлато. Ч. 1, 2 // Исслед. фауны морей. 1995. Вып. 42(50). 248 с.
- Золотницкий А. П., Крук Л. С. Экология фильтрационного питания мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря // Биология моря. 1990. № 5. С. 26-31.
- Красота Л. Л. О зависимости процесса фильтрации воды черноморскими мидиями от экологических факторов среды // Тез. докл. 4-й Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. Ч. 1, 2. Севастополь, 1986. С. 241-242.
- Крук Л. С. Исследование скорости фильтрации черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis*) в зависимости от концентрации пищи, массы тела и температуры воды // Там же. С. 244-245.
- Кулаковский Э. Б. Мариккультура мидий на Северо-Западе СССР // Теоретические основы мариккультуры. М., 1983. С. 136-138.
- Максимович Н. В., Шилин М. В. Распределение и динамика численности личинок массовых видов двустворчатых моллюсков в губе Чупа (Белое море) // Биологический мониторинг Белого моря. М., 1990. С. 83-91.
- Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Б. и др. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подводного выращивания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 253. СПб., 1993. С. 61-82.
- Маслов Ю. И., Ананьева Т. И., Ведокимова И. Е. и др. Оценка массы фитопланктона и взвеси по содержанию хлорофилла и белка в поверхностном горизонте Белого моря // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей сев. Европы. Мурманск, 1990. С. 78-71.
- Сузотин А. А., Кулаковский Э. Б., Максимович Н. В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология. 1992. № 5. С. 71-77.
- Шилин М. В. Сезонная динамика, распределение и продукционные характеристики меропланктона губы Чупа (Белое море): Автореф. канд. дис. Л., 1991. 21 с.
- Цицон-Луканина Е. А. Трофология водных моллюсков. М., 1987. 175 с.
- Цицон-Луканина Е. А., Алимов А. Ф., Санина А. В. Методы изучения двустворчатых моллюсков. Гл. 9. Фильтрационная активность и питание // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 219. СПб., 1990. С. 141-152.
- Waune B. L., Hawkins A. J. S. Filter feeding in bivalve molluscs: control on energy balance // Arch. inst. physiol. biochim. 1989. Vol. 97. № 5. P. 5.
- Beningen P. G., Le Pennec M., Donval A. Mode of particle ingestion in five species of suspension-feeding bivalve molluscs // Mar. Biol. 1991. Vol. 108. № 2. P. 254-261.
- Clemmensen B., Jørgensen C. B. Energetic cost and efficiencies of ciliary filter feeding // Mar. Biol. 1987. Vol. 94. № 3. P. 445-449.

Davis A. R., Butler A. J. Direct observations of larval dispersal in the colonial ascidian *Podoclavella molluccensis* Ssluter: evidence for closed populations // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1989. Vol. 127. № 2. P. 189-203.

Jorgensen C. B., Mohlenberg F., Sten-Knudsen O. Nature of relation between ventilation and oxygen consumption in filter feeders // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1986. Vol. 29. № 1. P. 73-88.

Lucas A. La nutrition des larves de bivalves // *Oceanis.* 1982. Vol. 8. № 5. P. 363-388.

Marthivat-Lallier M. H., Cazaux C. Larval exchange and dispersion of polychaetes between a bay and the ocean // *J. Plankton Res.* 1990. Vol. 12. № 6. P. 1163-1172.

Sukhotin A. A. (Сухотин А. А.) Respiration and energetics in mussel (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture.* 1992. Vol. 101. P. 41-57.

Vooy's C. G. N. de. Elimination of sand in the blue mussel *Mytilus edulis* // *Neth. J. Sea Res.* 1987. Vol. 21. № 1. P. 75-78.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ КОНСЕРВАЦИИ ГАМЕТ И ЛИЧИНОК МИДИЙ В ЦЕЛЯХ МАРИКУЛЬТУРЫ

М. С. МАНОХИНА

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ

В 1975–1979 гг. профессором Б. Н. Вепринцевым была выдвинута и обоснована идея использования низкотемпературной консервации половых клеток и эмбрионов для сохранения биоразнообразия и полноценного воспроизводства биоресурсов Земли в условиях мощного прессинга антропогенной нагрузки на искусственные и естественные экосистемы (Veprintsev, Rott, 1979). В 1990 г. на этой основе была создана научно-техническая программа «Низкотемпературный генетический банк редких и исчезающих видов рыб и водных беспозвоночных» (НТГБ). Тогда же эта идея нашла отражение в американском проекте «Создание банков генетических ресурсов исчезающих видов» (Wildt et al., 1990). Комплексные междисциплинарные задачи программы Б. Н. Вепринцева потребовали участия в ее реализации 25 академических, вузовских и отраслевых научных учреждений нашей страны. Программой предусматривались анализ состояния естественных и искусственных популяций и экосистем, особенностей биологии и размножения видов, выработка основ их криоэмбриологии, принципов формирования генетических криоколлекций, структуры криобанков, использования замороженных репродуктивных материалов для реставрации деградирующих естественных и искусственных популяций. Кроме того, в программе рассматривались вопросы технического оснащения криобанков.

При обосновании программных направлений исследований принималось во внимание обилие видов гидробионтов (особенно у водных беспозвоночных), поэтому рекомендовались разработки базо-

вых, типовых криотехнологий для видов, сходных по биологии размножения и эколого-физиологическим особенностям раннего онтогенеза. В связи с этим в качестве базовых моделей выбирались хорошо изученные виды, для которых разработана технология аквакультуры.

К концу 80-х годов по вопросам криоконсервации гамет и зародышей гидробионтов (в отличие от млекопитающих) было опубликовано очень мало сообщений. Это объяснялось не только большей сложностью криоконсервации половых клеток и эмбрионов гидробионтов, но и более поздним осознанием учеными практического значения проблемы. Меньше всего трудностей возникало при разработке методов криоконсервации спермы гидробионтов, а если они и появлялись, то оказывались преодолимыми (Гахова, 1994; Dunn, McLachlan, 1973; Asahina, Takahashi, 1978; Zell et al., 1978; Billard, 1979; Lehman, 1988; Ananiev, 1996 и др.). Создание криотехнологий для банков спермы водных беспозвоночных стало вполне реальным, как, между прочим, и для банков спермы многих видов рыб. В марте 1996 г. на конференции по проблемам холода и аквакультуры в Бордо был представлен ряд сообщений о возможностях криоконсервации спермы примерно 200 видов рыб и водных беспозвоночных и создании ее криобанков (Ananjev, 1996; Maisee, 1996; Rana, 1996). О том что спермии после размораживания могут быть весьма жизнеспособны, свидетельствуют, например, результаты Р. Дженксона и Д. Моссе (Jenkson, Mosse, 1991). Они разработали простую среду для криоконсервации спермы устриц трех видов, обеспечивающую высокую жизнеспособность и не менее высокую оплодотворяющую способность размороженных спермиев (71,4; 78,3 и 93% в зависимости от вида устриц).

Однако технологии консервации спермы не решают полностью проблемы сохранения генофонда видов, так как из обращения исключаются геномы женских особей. Раннее формирование независимости зародышей гидробионтов от материнского организма отражается на структуре и физиологии яйцеклеток, зигот и ранних эмбрионов. Основы энергетического, пластического и регуляционного обеспечения автономности раннего развития, изоляции зиготы и эмбриона от вредных внешних воздействий закладываются в яйцеклетках (Иванова-Казас, 1977; Преснов, Исаева, 1985). Это приводит к увеличению их размеров, росту неоднородности физико-химических характеристик различных зон яйца, формированию до-

полнительных оболочек вокруг яйцеклетки, практически исключая проникновение в нее воды. В связи с такими особенностями при замораживании яйцеклеток и ранних эмбрионов должна резко снижаться их толерантность к криовоздействиям, возрастать вероятность повреждения их структуры вне- и внутриклеточным льдом, механическими разрывами из-за неравномерности скорости замерзания различных зон. Вследствие плохой проницаемости оболочек применение криоконсервантов оказывается неэффективным. Более чем скромные результаты экспериментов по криоконсервации яйцеклеток, зигот и ранних эмбрионов гидробионтов в 80-х годах подтвердили это (Harton, Ott, 1976; Asahina, Takahashi, 1978; Harvey et al., 1983; Chen et al., 1988; Lehman, 1988; Jobert et al., 1989; Renard, Cochard, 1989; Bernard, 1991). Икринки рыб по сравнению с яйцеклетками и эмбрионами млекопитающих имеют гигантские размеры и очень обводнены (в икринках *Salmotrutta caspicus* диаметром 5–7 мм 74% воды), никакие известные физико-химические ухищрения (криопротекторы, вариации скоростей замораживания и т. п.) не гарантируют даже 1% выживающих после замораживания икринок (Harvey, 1983; Chen et al., 1988; Bernard, 1991; Ananjev, 1996; Billard, Suquet, 1996). Икринки морских моллюсков с личинкой велигер намного мельче, чем икринки рыб. К тому же проницаемость их оболочки для воды после оплодотворения постепенно возрастает, т. е. становится возможной внутриклеточная защита криопротекторами. В связи с этим очень небольшое количество ранних эмбрионов, клетки которых в момент замораживания не находятся в процессе митоза, после размораживания оказываются способными к развитию (Renard, 1991). Перед началом наших работ появились сообщения об удачной криоконсервации зародышей морских ежей и баланусов на более поздних стадиях раннего эмбриогенеза (Гахова и др., 1988, 1990). Эмбрионы являются носителями и мужской и женской наследственности, поэтому их криоконсервация, компенсирующая исключение яйцеклеток из генетических криоколлекций, позволила бы сохранить генофонд и создать банки элитного посевного материала для аквакультуры.

Рабочая группа Биологического научно-исследовательского института, включившаяся в исследования с самого начала реализации программы, занималась разработкой типовой технологии криоконсервации генетического материала для морских моллюсков с планктонной личинкой. В качестве базового модельного объекта были

выбраны мидии *Mytilus edulis* L. Белого моря: их биология хорошо изучена, кроме того, созданы биотехнологии разведения моллюсков в лабораторных условиях, а также в марикультуре (об этом свидетельствуют публикации данного сборника).

Проверка пригодности разработанных на беломорских мидиях методов криоконсервации для других морских моллюсков проводилась на более теплолюбивых видах: гребешках, устрицах и мидиях Японского моря, черноморских мидиях. Состав рабочей группы БиНИИ (М. С. Манохина — цитолог, С. А. Лохматова и Ю. Р. Пастухова — цитологи-эмбриологи, А. Р. Прочуханова — зоолог беспозвоночных, В. Н. Каменцев — физик, В. И. Лилле — биофизик) определялся междисциплинарными задачами. Ими же диктовалась необходимость кооперации исследований с другими участниками программы НТГБ гидробионтов, а именно с сотрудниками Института биологии моря ДВО РАН (г. Владивосток), Института биофизики клетки РАН (г. Пущино), Института криобиологии АН Украины (г. Харьков), Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (г. Владивосток). Результаты работ представлены в научных отчетах Межведомственной ихтиологической комиссии, осуществлявшей руководство программой, а также рядом публикаций.

В данной публикации представлены обобщенные результаты исследований 1990–1995 гг. Проводимые нами с 1990 г. исследования на мидиях, устрицах и гребешках были направлены на решение проблемы длительного сохранения геномов как мужских, так и женских организмов моллюсков. Вопросы пригодности физико-химических режимов замораживания, выбранных для мидий, проверялись как базовые и типовые для других моллюсков (устрицы и гребешки) со сходными эколого-физиологическими и эмбриологическими характеристиками. Основные результаты анализа наших криобиологических экспериментов, проведенных с использованием цитологических методов (световая и электронная микроскопия, цитохимия), можно суммировать следующим образом.

В экспериментах проверялась чувствительность личинок разных возрастов к криопротекторам и режимам замораживания. Наиболее устойчивой к физико-химическим воздействиям криоконсервации, по нашим наблюдениям, оказалась личинка на стадии раннего велигера перед переходом к самостоятельному питанию. К этому времени завершены все морфогенетические процессы, определяющиеся сложной дифференцировкой цитоплазмы яйцеклетки. Из

результатов структурно-химического анализа следует, что эмбриональные клетки в этот период мелкие, питательные включения израсходованы, метаболические процессы снижены, нет митозов и активных клеточных перемещений. При защите криопротекторами типа диметилсульфоксида (ДМСО) клеточные повреждения минимальны и обратимы. С переходом личинок к активному питанию морфогенетические процессы вновь активизируются. С формированием нейроэндокринной системы и совершенствованием двигательного аппарата криотолерантность личинок понижается.

У педивелигеров снова возникают препятствия для проникновения криопротекторов (при помещении личинки в инкубационную среду створки раковины так плотно захлопываются, что криопротектор не попадает в мантийную полость). Это приводит к гибели размороженных личинок или к развитию у них уродств.

В качестве базовых были выбраны физико-химических режимы криоконсервации, предложенные Э.Н.Гаховой с коллегами для личинок морских ежей и баланусов. Наиболее подходящим криопротектором оказался ДМСО, разбавленный морской водой. В экспериментах удавалось получать до 70% размороженных подвижных ранних велигеров, способных развиваться до педивелигера (дальше наблюдения не велись).

Введение в среды для замораживания новых криопротекторных соединений, активно влияющих и на внеклеточное льдообразование, позволило осуществить успешное замораживание эмбрионов на ранних стадиях развития (вплоть до 4–8-клеточных бластомеров), что свидетельствует об уменьшении криоповреждений при работе с модифицированными средами. В приведенной таблице обобщены результаты поиска криоустойчивых стадий и сред, увеличивающих криозащиту замораживаемых эмбрионов и личинок беломорских мидий.

Из результатов экспериментов следует, что на успех криоконсервации велигеров влияют состояние моллюсков-производителей перед нерестом, условия нереста (гормональная стимуляция, температура воды, ее соленость и т. п.), условия среды. Для повышения криоустойчивости личинок в ряде экспериментов проводили акклиматизацию производителей перед нерестом, синхронизацию развития зародышей, закалку личинок перед криоконсервацией (для торможения пролиферативных и метаболических процессов и выработки в клетках естественных криопротекторов).

**Оптимальные криозащитные среды при замораживании эмбрионов
и личинок беломорских мидий**

Стадия развития	Защитная среда	Выжившие зародыши, %
4-8 бластомеров	МВ	0
	ДМСО (2 моль/л)	3,0±0,8
	ДМСО (1,5 моль/л), МЦ-1	15,5±5,0
Стерробластула	МВ	0
	ДМСО (2 моль/л)	45,5±7,5
	ДМСО (1,5 моль/л), МЦ-1	66,0±10,0
Ранний велигер	МВ	0
	ДМСО (2 моль/л)	56,0±10,0
	ДМСО (1,5 моль/л), МЦ-1	80,0±11,0

Примечание. МВ — морская вода; МЦ-1 — новый криозащитный фактор, по которому ведется патентный поиск. Растворы ДМСО приготовлены на морской воде. Процент выживших личинок определен на основе анализа 1000 особей.

Воспроизводимость результатов криоконсервации напрямую зависит от жесткой стандартизации всех процедур работы, начиная с подбора и преднерестного содержания производителей, условий нереста, синхронизации развития зародышей, стандартизации условий культивирования эмбрионов и микроводорослей для их питания, а также всех процедур замораживания, свойств применяемых реагентов, хранения и размораживания зародышей. Стандартизация как непременное условие удачной криоконсервации и воспроизводимости результатов объясняется незначительной длительностью периодов развития, не чувствительных к воздействиям криоконсервации. Успех французских, тайваньских, английских исследователей в создании криотехнологий для фермерских хозяйств марикультуры объясняется прежде всего высоким уровнем технического обеспечения работ по криоконсервации и аквакультуре моллюсков, позволяющим выполнить такую стандартизацию. Мы не сможем получать воспроизводимые результаты, не решив проблемы стандартизации материала, технического обеспечения работ.

С первых шагов криобиологических исследований по программе НТГБ нами была ясно осознана необходимость стандартизации материала и процедур криоконсервации. В связи с этим параллельно поиску базовых режимов замораживания велигеров велись работы по обеспечению лабораторных исследований на морских моллюсках низкотемпературным аквариумом с искусственной морской водой (конструкция О. И. Шубравого, спецзаказ), проводилась раз-

работка системы из лабораторных культиваторов микроводорослей (питание личинок) и культиватора эмбрионов-личинок моллюсков для выращивания их в управляемых и контролируемых условиях. В. Н. Каменцев отмакстировал комплекс аппаратуры. Были выполнены рабочие чертежи опытного образца, техническое задание на его изготовление.

Для получения воспроизводимых результатов криоконсервации не менее важна стандартизация применяемых режимов замораживания-размораживания. На основе определенных нами особенностей физико-химических режимов было составлено техническое задание на создание макета, а потом и опытного образца замораживателя гамет и эмбрионов морских беспозвоночных. Они были сконструированы и изготовлены в опытном конструкторском бюро Института криобиологии АН Украины (г. Харьков). Кроме того, в работе использовалась экспедиционная модель замораживателя конструкции опытного конструкторского бюро Института биофизики РАН (г. Пущино).

Во время экспериментальных работ с программными замораживателями была проверена пригодность физико-химических режимов, используемых при замораживании эмбрионов и личинок мидий, для других моллюсков с подобными личинками, обладающих, правда, меньшей криоустойчивостью, так как животные обитают в более теплых морях. Полученные данные свидетельствовали о возможности разработки типовых решений криотехнологий для животных со сходными эколого-физиологическими и эмбриологическими характеристиками репродукции. Это обстоятельство весьма важно при создании технологий для НТГБ гидробионтов с их изобилием видов и невозможностью длительных экспериментальных поисков для каждого вида в отдельности, как это происходило в работе с гаметами и эмбрионами сельскохозяйственных животных и человека.

Ранние велигеры, как было выяснено экспериментально, способны выживать в морской воде в переохлажденном состоянии собственно без замерзания при температурах до $10\div-15^{\circ}\text{C}$ (достигается очень медленным охлаждением в течение 12–24 ч) на протяжении одной–двух недель. Хранение в переохлажденном состоянии может оказаться перспективным для яйцеклеток и ранних эмбрионов, что необходимо специально исследовать.

Намечены принципы формирования эталонных коллекций

НТГБ моллюсков, коллекций элитного материала для марикультуры, а также криобанков на основе популяционно-генетических и биоэкологических подходов.

В силу необходимости интеграции в НТГБ гидробионтов ревизированной биологической информации по коллекционируемым видам система криобанков становится мощным аккумулятором не только генетической информации видов, но и всех биологических знаний о них.

ЛИТЕРАТУРА

Газова Э. Н. Генетические криобанки как стратегия сохранения биоразнообразия водных беспозвоночных // Биофизика живой клетки. Т. 6. Л., 1994. С. 21-28.

Газова Э. Н., Крафтс И. В., Найдено Т. Х. и др. Развитие морского ежа после низкотемпературной консервации // Онтогенез. 1988. Т. 15. № 2. С. 175-180.

Газова Э. Н., Корн О. И., Буцук С. В. Замораживание личинок усонного рака (*Balanus improvisus*) до температуры -196°C // Ж. биол. моря. 1990. Т. 7. № 4. С. 62-65.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск, 1977. С. 101-198.

Преснов Е. В., Исаева В. В. Перестройки топологии при морфогенезе. М., 1985. 190 с.

Ananjev V. J. Problems of conservation and stable employment of biological diversity with the use of deep-freezing methods // Intern. Colloq. «Refrigeration and aquaculture». Bordeaux (France), 1996.

Asahina E., Takahashi T. Cryopreservation of sea urchin embryos and sperm // Dev. Growth Diff. 1978. Vol. 21. P. 423-430.

Bernard A. G. A review of oocyte cryopreservation // Cryobiology. 1991. Vol. 28. № 6. P. 513.

Billard R. Some data on gametes preservation and artificial insemination in teleosts fish // Publ. CNELO. Actes de colloq. 1979. Vol. 8. P. 59-73.

Billard R., Suquet M. Dreauna la conservation a court terme des gametes de poissons // Intern. Colloq. «Refrigeration and aquaculture». Bordeaux (France), 1996.

Chen X. H., Hua T. C., Zhang Z. J. et al. Experimental study of freezing damage factors and feature analysis of microscopic images of fish embryos // Cryobiology. 1988. Vol. 25. № 6. P. 564-565.

Dunn R. S., McLachlan J. Cryopreservation of echinoderm sperm // Canad. J. Zool. 1973. Vol. 51. P. 666-669.

Harvey B. Cooling of embryonic cells, isolated blastoderms and intact embryos of the zebra fish *Brachio daniorerio* to -198°C // Cryobiology. 1983. Vol. 20. P. 440-447.

Harton G. F., Ott A. G. Cryopreservation of fish spermatozoa and ova // J. Fish Res. Board. Canada. 1976. Vol. 33. № 1. P. 125-134.

Jenkson R., Moyse D. Cryopreservation of *Crassostrea tulipe* and other three oysters sperm // Aquaculture. 1991. Vol. 97. № 2-3. P. 259-287.

Jobert F., Hisashi K., Shogora K. Preliminary studies of the cryopreservation of the blue mussel embryos // Biol. Jap. Sov. Sci. Fish. 1989. Vol. 9. P. 1661-1665.

Lehman E. Preliminary investigations on cryopreservation of marine bivalve gametes and larvae // NOAA. Techn. Rept. NMFS. 1988. Vol. 70. P. 55-59.

Maisse G. Cryopreservation of fish semen. A review // Intern. Colloq. «Refrigeration and aquaculture». Bordeaux (France), 1996.

Rana K. J. Low temperature preservation and storage of gametes in aquaculture // Intern. Colloq. «Refrigeration and aquaculture». Bordeaux (France), 1996.

Renard P. H., Cochard J. C. Effect of various cryoprotectants on pacific oyster *Crassostrea gigas* thunberg, manila clam *Ruditapes philippinarum* Reeve and king scalop *Pecten maximus* (L.) embryos: influence of the biochemical and osmotic effects // Cryo-letters. 1989. Vol. 10. P. 169-180.

Renard P. H. Cooling and freezing tolerance in embryos of the pacific oyster *Crassostrea gigas*. Methanol and sucrose effects // Aquaculture. 1991. Vol. 92. P. 43-57.

Veprintsev B. N., Rott N. N. Conserving genetic resources of animal species // Nature. 1979. Vol. 28. P. 633-634.

Wild D. E., Rall W. E., Seal U. S. Establishing genetic resource banks for endangered species. London, 1990. 315 p.

Zell S. R., Bamford M. H., Hidu H. Cryopreservation of the spermatozoa of *Crassostrea tulipa* and three other oysters // Aquaculture. 1978. Vol. 97. P. 259-267.

ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ В СВЯЗИ С РАЗВИТИЕМ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ НА БЕЛОМ МОРЕ

Э. Б. КУЛАКОВСКИЙ

Зоологический институт РАН

В процессе работ по созданию и развитию марикультуры мидий на Белом море мы неоднократно акцентировали внимание на важности изучения регуляторных процессов как на уровне отдельных организмов, так и на уровне сообществ (Кулаковский, 1987; 1990; 1995; Кулаковский, Шамарин, 1989). Мы считаем, что для оценки влияния марикультуры мидий на окружающую среду (без чего невозможна промышленная марикультура) недостаточно простой констатации тех или иных изменений в экосистеме. Для их объяснения и возможности прогнозирования необходимо иметь в виду общие принципы регуляторных процессов, которые в значительной степени и определяют функционирование экосистем. Интенсификация работ в области промышленной мидиевой марикультуры сопряжена с возможностью негативных воздействий на экосистемы водоемов. Данное положение особенно справедливо для морей Арктического бассейна, к которому относится и Белое море. Экосистемы этого северного водоема более чувствительны к различным антропогенным нагрузкам, чем экосистемы акваторий умеренных широт. При развитии промышленной марикультуры (в том числе, мидиевой) в морях Арктического бассейна вероятность негативных последствий может значительно возрасти, особенно в случае несоблюдения соответствующей биотехнологии культивирования, что нередко происходит на первоначальных этапах становления промышленной марикультуры (Скарлато, Кулаковский,

1990). Негативные последствия обусловлены разрушением исторически сложившихся функциональных связей в данной экосистеме. Таким образом, развитие марикультуры, безотносительно объекта и места культивирования, со всей остротой ставит проблему регуляции на экосистемном уровне. Решение данной проблемы сопряжено с изучением роли информационных связей в различных биологических системах, в том числе и в экосистемах.

Функционирование любых экосистем основано, по сути дела, на взаимодействии трех главных составляющих — потоков энергии, веществ и информации. И если первым двум составляющим (особенно первой) уделено и продолжает уделяться большое внимание (Винберг, 1962; Алимов, 1987 и др.), то последняя исследована крайне недостаточно, хотя практически во всех больших работах и сводках по общему анализу экосистем или сообществ при их определении эта составляющая тем или иным образом упоминается. Так, Р. Уиттекер (Whittaker, 1975), определяя сообщество как сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своим собственным составом, структурой, указывал и на взаимоотношения этой системы со средой, обуславливающие развитие и функцию этой системы.

Следует отметить, что категория информации одна из самых неясных и противоречивых в современной биологии. Специалисты самых разных отраслей наук неоднократно обращались и продолжают обращаться к этой теме, но пока еще не выработано обоснованного и общепринятого определения информации. В научной литературе на этот счет существуют различные мнения и соответственно в понятие информации вкладывается разное содержание. Подчеркивается, что история науки еще не знала такого широкого спектра разноречивых толкований, какой приходится на долю этой категории (Жуков, 1966). Ни одно из толкований, несмотря на желание их авторов, не может свести все многообразие информации к единому содержанию. Все это — свидетельство бурного и противоречивого развития (экстенсивно-интенсивного) понятия информации в современной науке, которое и в философских работах породило многообразие мнений и противоположных точек зрения (Урсул, 1975).

Обстоятельный анализ теории информации с биологических позиций приводится в работах прежде всего Л. Н. Серавина (1973,

1997) и Ю. И. Оноприенко (1985). Из этих работ вытекают два важных, на наш взгляд, положения. Первое — информация по своей природе принципиально отличается от вещества и энергии. Второе — для биологических систем первостепенное значение имеет качественная сторона информации. По мнению этих и ряда других авторов, которое разделяем и мы, именно в игнорировании качественной стороны информации, а соответственно и ее ценности, кроется одна из главных причин «неприложимости» статистической теории информации К. Шеннона (1963) к биологическим процессам.

В настоящей работе в связи с анализом роли информационных связей в биологических системах предлагается оригинальный подход к решению проблемы регуляции в морских экосистемах, основанный на положении о принципиальной общности процессов и механизмов регуляции на всех уровнях организации живой материи (Кулаковский, 1996). Ниже, по ходу изложения материала в тексте будут приводиться наши определения основных используемых в данной работе понятий

Известно, что важнейшей характеристикой экосистемы является ее структура, формирующаяся на основе комплекса биотических взаимоотношений слагающих ее компонентов при постоянном воздействии абиотических факторов среды на эти отношения. Собственно, то же самое справедливо и на уровне организма. Иначе говоря, эти взаимоотношения и представляют собой информационные связи. Очевидно, что информационные связи необходимы не только при формировании структуры той или иной системы, но и при ее функционировании. Под *информационной связью* мы понимаем свойство, проявляемое при взаимодействии живых систем с источником информации, обусловленное необходимостью соответствия данных живых систем конкретным условиям бытия. Информационная связь включает три разных, но функционально единых звена следующей триады: источник информации; канал связи (передача информации) и, наконец, потребитель информации (ответная реакция, включающая принцип обратной связи).

Как видно, здесь представлены те же основные звенья, которые отмечены и в известной схеме информационной системы Шеннона. Однако имеется одно, но весьма принципиальное отличие — в предлагаемой нами триаде информационной связи заложена качественная характеристика информации (ответная реакция), т.е. ее ценность и необходимость для потребителя (Kulakowski, 1998). При

таком понимании сущности потока информации, становится ясно, что информационная связь — это не какая-то информация вообще, а прежде всего функциональная информация, т. е. необходимая и достаточная для функционирования живой системы в настоящий момент.

Для наглядности приведем такой пример. Нас (так же как и любую другую живую систему) все время, с момента рождения и до самой смерти, постоянно «пронизывает» различная информация (радио-, телеинформация и т. п.), однако ценность ее для нас, ее необходимость будут определяться не только тем, имеем ли мы приемник, включенный и настроенный на соответствующую волну передатчика, но, самое главное, тем, что конкретно именно для нас в настоящее время означает такая информация и как мы на нее реагируем. Если ответной реакции (обратной связи) не возникает несмотря на массу информации, нет информационной связи как таковой.

Для того чтобы подчеркнуть важность именно качественной стороны информации, мы предлагаем различать информационные связи (или потоки информации) абиотической и биотической природы. *Абиотическая информационная связь* определяет общий характер функционирования живых систем при данных условиях внешней среды и осуществляется посредством всей совокупности абиотических факторов. Иначе говоря, абиотическая информационная связь (т. е. функциональная информация) может проявляться только при взаимодействии абиотической информации с живыми системами. *Биотическая информационная связь* определяет специфический характер функционирования живых систем в пределах, обусловленных абиотической информацией, и включает в себя совокупность специфических биотических взаимоотношений биологических систем на разных уровнях организации в данных условиях среды. Принцип обратной связи наиболее ярко проявляется в случае биотической информации.

Хотя две эти формы информационной связи самым тесным образом взаимодействуют между собой, биотическая в основном опосредует (прямо или косвенно) влияние абиотической на живые системы. Можно сказать, что соответствие живых систем абиотической информации осуществляется посредством биотической информационной связи. Абиотические и биотические информационные связи отличаются от таковых же факторов внешней среды главным

образом своими причинно-следственными отношениями, включающими отмечавшееся выше функциональное единство информационной триады, которое обеспечивает обратную связь.

Биотическая информационная связь основана на принципе *регуляторной химической коммуникации* — одной из наиболее древних форм регуляции на любом уровне организации живой материи. На уровне целостной живой системы любые возможные способы передачи информации (сигналы в каналах связи): механические, электромагнитные световые, звуковые, визуальные, химические и др., в конечном счете опосредуются (через соответствующие рецепторы) именно регуляторной химической коммуникацией.

Важность регуляторной химической коммуникации неоднократно отмечалась многими учеными. В нашей стране это направление наиболее плодотворно развивалось академиком Станиславом Семеновичем Шварцем, его учениками и последователями. Один из основных выводов этих исследований состоит в том, что 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. Химическая коммуникация животных осуществляется сигналами разных типов, их специфичность проистекает из генетической и физиологической характеристики конкретных индивидов. Сигналы (вещества) создают химический фон, определяющий развитие как отдельных видов, так и биоценоза в целом (Шварц и др., 1976). С этими представлениями перекликаются и выводы, полученные при изучении взаимодействий в водорослевых сообществах. Подчеркивается, что водная среда является не только местом с соответствующими физико-химическими характеристиками для жизни водорослей, но и переносчиком различных химических сигналов, которые среди других факторов координируют разнообразные процессы жизнедеятельности, в том числе и важнейший из них — репродуктивную способность организмов (Maier, Muller, 1986). В настоящее время в литературе имеется достаточно данных о химической регуляции на уровне отдельных организмов и сообществ. В основном констатируется факт такой регуляции и ее распространенность (Хайлов, 1971; Jorgensen, 1982 и др.). В последнее время приводятся данные о химической природе некоторых регуляторных веществ и их функции в водных экосистемах (иссле-

довались в основном процессы регуляции личиночного развития и избирательного оседания личинок ряда морских беспозвоночных). Эти вещества поступают в окружающую среду (морскую воду) в процессе метаболизма представителей биоты, далее с током воды они распространяются в экосистеме и оказывают регулирующее направленное воздействие на личинок соответствующих гидробионтов, что приводит, в конечном счете, к их оседанию и метаморфозу (Morse, Morse, 1988).

Таким образом, в исследовании феномена химической регуляторной коммуникации на экосистемном уровне сложилась, на наш взгляд, следующая ситуация. С одной стороны, работ по взаимодействиям между собой различных представителей биоты уже достаточно много для того, чтобы констатировать важную роль химической регуляции в функционировании экосистем. Для регуляторных веществ, находящихся в водной среде и оказывающих самое разнообразное воздействие на организмы, в свое время предложен и соответствующий термин — *экомоны* (Seglen, 1974). Заметим, что данное положение о регуляторных веществах до некоторой степени перекликается с положением о биологическом языке экосистем А. П. Левича (1983). С другой стороны, несмотря на признание химических компонентов выделений представителей биоты в окружающую среду обязательными элементами функционирования экосистем, их роль в экосистемах до сих пор недостаточно исследована. Между тем выяснение этой роли чрезвычайно важно, поскольку обогащение или обеднение среды подобными биологически активными веществами может существенно влиять на развитие популяций, соотношение полов, выживаемость потомства, соотношение видов животных (Соколов, Зинкевич, 1986).

Здесь мы попытаемся, исходя из вышесказанного, представить сущность регуляторной химической коммуникации как основного звена информационной связи в нашем ее понимании. Специально подчеркнем, что имеем в виду и в дальнейшем изложении будем рассматривать общие принципы химической регуляции. Кроме того, подчеркнем, что регуляторная химическая коммуникация постоянно имеет место на внутри- и межорганизменном уровне со времени образования живой материи. И в обоих случаях, подчеркнем еще раз, носителями биотической информации выступают определенные биологически активные вещества, изначально занимавшие ключевые позиции в регуляции внутриклеточного (внутриоргани-

менного) метаболизма. Такие же специфические вещества постоянно (в процессе метаболизма) поступают в окружающую среду, а значит, используются в качестве носителей регуляторной коммуникации на уровне межорганизменных взаимоотношений.

Таким образом, важно иметь в виду, что одни и те же или очень сходные по химическому составу и способу воздействия вещества осуществляют основные регуляторные функции как на организменном, так и межорганизменном уровнях. Иными словами, регуляторная химическая коммуникация универсальна, что обуславливает и принципиально сходные механизмы регуляции во всех живых системах.

Все живые системы постоянно находятся в состоянии *адаптации*, этом первичном эволюционном процессе (Kinpe, 1963). Адаптационная способность представляет собой совокупность реакций живых систем, направленных на достижение их соответствия конкретным условиям существования. Последние постоянно изменяются, и живые системы должны иметь возможность оценивать изменения и соответствовать им. Иначе говоря, живые системы должны постоянно получать соответствующую информацию и адекватно реагировать на нее (в этом и проявляется принцип информационной связи, отражающий качественную сторону информации). Как уже отмечалось, информация опосредуется регуляторной химической коммуникацией, определяющей (посредством специфических биологически активных веществ) функционирование тех или иных (всех) систем организма. Любая живая система способна существовать в довольно широком диапазоне условий среды обитания, отличном от оптимальных условий (толерантный и резистентный диапазоны), соответственно она должна постоянно иметь возможность для соответствующей регуляции всех функций при изменении условий жизни. Это достигается благодаря особенностям функционирования регуляторной системы, о чем будет сказано ниже. Кроме того, будет проведена аналогия регуляции на внутри- и межорганизменном уровне, включая экосистемный. Провести подобную аналогию, по нашему мнению, необходимо как для понимания общих процессов регуляции биологических систем, так и для реальной оценки возможностей марикультуры.

Так, в водные экосистемы регуляторные вещества постоянно поступают в результате жизнедеятельности всех представителей биоты, главным образом в составе растворенных органических веществ

(РОВ). Исходя из вышесказанного, биологическая важность РОВ, на наш взгляд, в значительной степени определяется как раз тем, что многие компоненты РОВ представляют собой биологически активные вещества, осуществляющие регуляторную химическую коммуникацию на межорганизменном уровне и определяющие (биотическая информационная связь) функционирование экосистемы в целом и отдельных ее составляющих. Каким же образом осуществляется такая регуляция? Как различные организмы, от простейших до самых высокоорганизованных, обитающие в разных сообществах, имеющие сложнейшие жизненные циклы, могут в океане разнообразных химических веществ распознавать, воспринимать определенные, специфические для них сигналы и адекватно отвечать на них?

На наш взгляд, для понимания (а не только констатации) такой регуляции необходимо (в контексте концепции информационной связи) рассмотреть основные регуляторные механизмы, их происхождение, эволюцию и принципы действия. Целесообразно начать рассмотрение с анализа регуляторных систем на уровне целого организма, так как именно на этом уровне они более всего исследованы. Чтобы в дальнейшем перенести принципы и механизмы регуляции с организменного на межорганизменный, экосистемный уровень, представим (только для образности) экосистему как некий многоклеточный организм. Тогда отдельные компоненты биоты экосистемы (отдельные особи, популяции, сообщества) — это клетки, ткани, органы, а среда (в данном случае морская вода) — циркулирующая жидкость (кровь) гипотетического организма. Возможность такого подхода определяется, по-видимому, тем, что биологически активные вещества, воздействуя в сообществе через водную среду на организмы (сообщества организмов) оказывают на них такое же регуляторное влияние, какое через кровь (или иную циркулирующую жидкость организма) осуществляют на внутриклеточные структуры, клетки, ткани, органы в организме. В том и другом случае при определенных (обусловленных конкретной информационной связью) ситуациях эти вещества способны вызывать цепь реакций, начинающихся со взаимодействия с рецепторами соответствующих клеток-мишеней. Первоначальные реакции на молекулярном уровне определяют соответствующие изменения функционирования тех или иных систем (в том числе и регуляторных, согласно принципу обратной связи) отдельного организма и, по-

средством метаболитов, всей биоты экосистемы. Естественно, изменения функционирования экосистемы проявляются не столь четко и быстро, сколь изменения функционирования отдельных организмов. Однако следует иметь в виду, что какими бы сложными ни были формы надорганизменной организации живой материи, общие закономерности жизненного цикла индивидуума прослеживаются и в жизнедеятельности сложных систем. В популяциях, в сообществах организмов имеются более сложные биотические взаимоотношения, более сложные проявления информационных связей, что, собственно, и определяет эмергентные (лат. *emergere* — выплывать, выходить, появляться) свойства системы любого надорганизменного уровня. Однако такие же свойства имеются и на уровне отдельного организма, который (если он многоклеточный) представляет собой не просто совокупность образующих его клеток, тканей, органов, но и всю гамму взаимодействий между ними. Подобную же картину можно представить и для одноклеточных организмов, короче, для любого уровня организации живой материи. К настоящему времени уже имеются и продолжают появляться все новые данные о химической регуляторной коммуникации на уровне бактерий и других примитивных организмов (Bezdek, Soska, 1972; Miyake, 1978; Гольдфарб, 1980; Verni, Rosati, 1982). Показано, что регуляция жизненного цикла простейших организмов осуществляется специфическими веществами — *гармонами*, в основном пептидной и моноаминовой природы. У многоклеточных животных вещества такой же природы выполняют различные регуляторные функции и могут выступать в качестве гормонов, нейротрансмиттеров, модуляторов, в зависимости от сложности организации и систем, где они вырабатываются и функционируют (Le Roit et al., 1980; Martin, Spencer, 1983). Здесь уместно напомнить, что задолго до появления многоклеточных животных и соответственно задолго до образования нервной системы у одноклеточных организмов существовали практически все основные функциональные компоненты этой системы, включая и специфические рецепторы (Бузников, 1967).

С появлением многоклеточных животных началось становление систем общеорганизменной регуляторной химической коммуникации, что привело к образованию сначала нейросекреторной, далее нервной и эндокринной системы. Клеточные элементы этих систем специализировались на выработке определенных биологически активных регуляторных веществ и выведению их в крове-

ток. Отметим, что все перечисленные системы имеются только у довольно высокоорганизованных животных. Очень важно иметь в виду, что регуляторные вещества синтезируются не только в специализированных клетках данных систем. Они вырабатываются и в клетках, не относящихся к общеорганизменной регуляторной системе (системам), и выполняют у многоклеточных животных иные функции. Так, вещество, вырабатываемое в разных клетках, может выполнять различные роли: внутриклеточного регулятора, локального гормона, нейротрансмиттера, нейрогормона и нейромодулятора. Более того, вещество, синтезируемое одними и теми же клетками, может выступать в роли локального гормона, действующего, например, на соседние мышечные клетки, или типичного гормона, влияющего на отдаленные ткани (органы) через кровоток (Egspamer, 1975). Такая картина определяет иерархию биотической информационной связи, когда наряду с постоянной и обязательной регуляцией общих процессов адаптации живых систем осуществляется временная, специализированная регуляция различных процессов (например, при размножении привлечение партнера посредством феромонов; в онтогенезе инициация оседания и метаморфоза личинок), которые периодически повторяются (нерест, линька и др.) или происходят только раз в жизненном цикле организма (метаморфоз). Инициация подобной регуляции осуществляется благодаря функционированию специализированных образований (клеток, органов), не включенных в состав общеорганизменной регуляторной системы, но находящихся под ее контролем. Можно сказать, что специализированные регуляторные элементы как бы настраивают всю систему общеорганизменной регуляторной химической коммуникации (по принципу обратной связи) для регуляции (на общеорганизменном уровне) процесса в целом. Основные этапы морфологического становления главнейших регуляторных систем на организменном уровне показаны нами в соответствующих работах (Кулаковский, 1988; Поленов, Кулаковский, 1989).

Важнейшей и филогенетически наиболее древней регуляторной системой у подавляющего большинства многоклеточных животных является *нейросекреторная система* (НСС). Со времени открытия феномена нейросекреции в результате многочисленных исследований продемонстрирована важная регуляторная роль нейрогормонов как на уровне общих реакций организма, так и на молекулярном уровне, включая регуляцию наследственного аппарата кле-

ток. Из анализа накопленных данных следует вывод, что буквально все процессы в течение жизненного цикла животных находятся под нейрогормональным контролем (Gabe, 1966; Поленов, 1968, 1983; Кулаковский, 1976, 1981; Gersch, 1976; Highnam, Hill, 1977 и др.). Источником нейрогормонов служат нейросекреторные клетки (НСК). В настоящее время к нейросекреторным относят клетки, локализованные в основном в филогенетически древних отделах центральной нервной системы (ЦНС). Эти клетки вырабатывают биологически активные вещества главным образом пептидной и моноаминовой природы. Нейросекрет поступает в циркулирующую жидкость животных и осуществляет функцию нейрогормона. Можно сказать, что НСК у многоклеточных животных выступают в качестве основного звена информационной связи.

Поскольку в основе нейросекреции лежит регуляторная химическая коммуникация, присущая, подчеркнем, всем представителям животного мира (а не только многоклеточным животным, имеющим нервную систему), нами предложена новая концепция феномена нейросекреции с учетом его общебиологического значения. Согласно этой концепции, явление нейросекреции распространяется на все уровни организации, по крайней мере животных, а не ограничивается представителями Metazoa с ЦНС (Кулаковский, 1988; Поленов, Кулаковский, 1989; 1993; Kulakowski, 1998). Мы уже отмечали, что в длительной эволюции Protozoa определились основные регуляторные вещества, с помощью которых осуществляется регуляция организменных функций Metazoa и межорганизменная регуляция в экосистемах. Химическая структура этих веществ одинакова или очень сходна во всем животном мире. Более того, сходство регуляторных веществ показано для всей живой материи (Муромцев, Данилина, 1996). Поэтому неудивительно, что одно и то же биологически активное вещество при определенных ситуациях (обусловленных информационной связью) будет оказывать специфическое воздействие на самых разных по степени организации животных.

Так, показано, что инфузория *Tetrahymena pyriformis* способна отвечать на воздействие некоторых гормонов позвоночных животных. Подверженный воздействию инсулина, тироксина и его предшественников этот организм проявлял в большинстве случаев специфический ответ, т.е. реакции на клеточном уровне оказались идентичными таковым позвоночных животных, причем гормоны

специфически взаимодействовали с соответствующими рецепторами на клеточной мембране (Csaba, 1980). Нейрогормоны морских ракообразных оказывают направленное воздействие на ткани-мишени позвоночных, в частности вызывают изменение проницаемости для воды осморегулирующих органов последних, т.е. их действие аналогично влиянию гормонов позвоночных животных (Шахматова и др., 1983).

Эти данные свидетельствуют о том, что одноклеточные организмы, беспозвоночные и позвоночные животные имеют рецепторные макромолекулярные структуры на мембране соответствующих клеток, которые способны не только воспринимать молекулу чужого сигнала (гормона), но и адекватно отвечать на данный сигнал на уровне целого организма. Иными словами (подчеркнем еще раз), на всех уровнях организации живой материи действует универсальный механизм регуляторной химической коммуникации, лежащий в основе информационной связи. Суммируя данные по цитоморфологии НСК у различных по степени организации животных, можно сделать заключение, что функционирование отдельных групп НСК и НСС в целом осуществляется таким образом, что на протяжении большей части жизненного цикла организмов в их циркулирующей жидкости постоянно находится некоторый избыток нейрогормонов. Отметим, что при дальнейшем изложении будет использоваться в основном термин «нейрогормон» (в нашем понимании) для обозначения регуляторных веществ, оказывающих влияние на организменном уровне (Кулаковский, 1971; 1973; 1981; 1988). Можно сказать, что такой избыток представляет своего рода стратегический резерв, который используется при определенных модификациях условий существования, а значит, согласно конкретным информационным связям. Отметим еще раз, что любая живая система (организм, сообщество организмов), постоянно находясь в динамичном состоянии адаптации, должна быть постоянно готова для приема, анализа и соответствующей реакции на ту или иную информацию.

На организменном уровне отношение любого организма к факторам среды оценивается обычно по толерантности и резистентности к этим факторам (Проссер, 1977). *Толерантный диапазон* представляет такую амплитуду изменений факторов среды, в пределах которой организм способен поддерживать свою жизнедеятельность, и включает в себя *диапазон оптимальных условий* жизнедеятель-

ности. *Резистентный диапазон* шире толерантного и представляет потенциально возможный диапазон жизнедеятельности особей данного вида. Таким образом, имеется три основных диапазона жизнедеятельности любой живой системы — оптимальный, толерантный и резистентный. Их проявление (границы) определяется специфическими информационными связями. Поэтому указанные диапазоны организмов одного и того же вида, принадлежащих к разным популяциям, обычно различаются. Это, в свою очередь, отражается и на особенностях функционирования всех систем, обеспечивающих жизнедеятельность организмов данных популяций.

Согласно концепции информационных связей можно предложить следующее объяснение сущности этих диапазонов. Оптимальный диапазон жизнедеятельности организма соответствует такому состоянию функционирования системы общеорганизменной регуляторной химической коммуникации, при котором имеющийся избыток нейrogормонов не принимает участия в регуляции процессов жизнедеятельности при изменении условий обитания в пределах этого диапазона. В пределах толерантного диапазона происходят определенные изменения функционирования регуляторной системы согласно изменившимся условиям существования, и избыток нейrogормона востребуется. Одновременно НСС начинает функционировать на новом уровне. Чем значительнее изменения переменных среды, чем больше (по сравнению с оптимальным диапазоном) нагрузка на живую систему, тем сильнее изменения функционирования НСС. Можно сказать, что границы толерантного диапазона определяются тем избытком нейrogормонов, который имеется в оптимальном диапазоне жизнедеятельности. Этот избыток и позволяет организмам, живущим в оптимальном диапазоне, сохранять и поддерживать жизнедеятельность (т. е. адаптироваться) при изменении среды обитания в их толерантном диапазоне.

Иначе говоря, организм, попадающий из оптимальных условий в любую зону своего толерантного диапазона, способен в ней выжить. На границах толерантного диапазона все нейrogормональные ресурсы (избыток) используются на регуляторные цели, и в этом случае можно говорить о стрессе. Чтобы выйти за границы исходного толерантного диапазона, необходима длительная адаптация живой системы к «пограничным» условиям. Если организм из оптимальных условий сразу попадет в условия, выходящие за пределы толерантного диапазона, он непременно погибнет. Рези-

стентный диапазон включает и такие условия жизнедеятельности живых систем, при которых их существование возможно только после предварительной длительной адаптации на границах первоначального толерантного диапазона. Границы резистентного диапазона — это границы жизнедеятельности конкретной живой системы в данное время в определенном месте. Следует отметить, что амплитуды указанных диапазонов зависят от уровня организации (особь, популяция, вид).

Указанные диапазоны жизнедеятельности определяются, в целом, соответствующими информационными связями. Это необходимо иметь в виду при интерпретации различий диапазонов жизнедеятельности живых систем разного уровня организации, обитающих в разных условиях. Например, организмы одной из популяций вида, обитающие на границе ареала, адаптированы к данным условиям существования. Вышеупомянутые диапазоны у этих организмов могут значительно отличаться от таковых у аналогичных живых систем, обитающих в оптимальных условиях. В этой связи возникают важные вопросы. Что такое оптимальные, или нормальные условия жизни? Что такое норма реакции живых систем? Подчеркнем, что эти вопросы имеют непосредственное отношение к марикультуре. Особенности жизнедеятельности различных представителей данного вида, обитающих в разных частях его ареала, определяются соответствующим балансом (качественным и количественным) нейrogормонов, принимающих участие в регуляции функций и не принимающих, т. е. находящихся в избытке. В настоящее время довольно затруднительно определить точный нейrogормональный баланс. В общем случае можно считать, что оптимальными условиями жизни будут такие, когда регуляторные вещества обеспечивают главным образом процессы роста и репродукции и в меньшей степени используются для поддержания способности живой системы противодействовать неблагоприятному влиянию условий среды обитания. Следовательно, условия того местообитания, где значения этих показателей жизнедеятельности выше и стабильнее, и будут представлять оптимальные, или нормальные условия жизни особей (популяций) данного вида. Таким образом, оптимальные условия находятся в пределах оптимального диапазона жизнедеятельности. Норму реакции живых систем можно определить как совокупность их свойств в оптимальных условиях, т. е. в пределах оптимального диапазона жизнедеятельности. Подчеркнем, что все

эти определения корректны только лишь с учетом конкретных времени и места.

Очевидно, что все мероприятия, связанные с марикультурой, должны базироваться прежде всего на определении оптимального диапазона жизнедеятельности объекта культивирования и использовании его потенциальных возможностей. Естественно, необходимо параллельно определить и значения показателей жизнедеятельности всей экосистемы акватории мидиевых хозяйств, без чего трудно соблюсти одно из главных условий, предъявляемых к промышленной марикультуре, — ее экологическую безопасность. На экосистемном уровне аутоэкологическим понятиям — толерантности и резистентности, соответствуют понятия устойчивости и стабильности сообществ. Под *устойчивостью сообщества* понимается размах возможных отклонений его характеристик от некоего среднего уровня, свойственного данному сообществу, как исторически сложившемуся в определенных условиях. Под *стабильностью сообщества* понимается относительное постоянство его структурных и функциональных характеристик в течение определенного времени. Сообщество или экосистема находятся в стабильном состоянии, пока они развиваются в неизменяющихся условиях. Из разных имеющихся в литературе определений устойчивости и стабильности сообществ (экосистем) нами за основу взяты те, где наиболее полно учитывается связь структурных и функциональных характеристик биологических систем (Алимов, 1989). Цель нашей работы как раз и состоит в выявлении общих механизмов, обеспечивающих структурное и функциональное соответствие любых живых систем постоянно изменяющимся условиям существования. Поскольку жизнедеятельность любой живой системы определяется информационными связями через универсальный механизм регуляции, нам представляется целесообразным использовать единую терминологию для разных, но взаимосвязанных состояний адаптации любых биологических систем. Мы предлагаем использовать термины «оптимальный, толерантный и резистентный диапазоны» или «оптимум, толерантность, резистентность» для обозначения разных сторон единого общеприродного понятия адаптации, т. е. совокупности реакций биологической системы, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды (Шкорбатов, 1971), тем более что и механизмы адаптации, как мы отмечали выше, по сути, общие для всей живой материи.

Понятие информационной связи позволяет подойти к решению вопроса о качественной характеристике (специфике) информационного сигнала. Так, в окружающей особь (популяцию, вид, сообщество) среде постоянно находятся разнообразные биологически активные вещества, производные всех представителей биоты данной экосистемы. Такая же, в сущности, ситуация имеет место и на уровне отдельного организма — в крови (циркулирующей жидкости) тоже постоянно находятся разнообразные биологически активные вещества, производные всех элементов регуляторной системы данного организма. Каким же образом на фоне постоянного шума осуществляется исключительно точная и тонкая регуляция функционирования всех и каждой в отдельности биологических систем любого уровня организации? Иными словами, каким образом из огромного количества имеющейся информации конкретная живая система выделяет необходимую именно ей, именно в данное время конкретную информацию, воспринимает и адекватно реагирует только на нее? Это большие и сложные вопросы, требующие специального анализа. Здесь на них в общих чертах, учитывая все вышесказанное, можно ответить следующим образом. Характер регуляции определяется совокупностью генетически детерминированных особенностей живых систем в конкретных условиях их существования (т. е. при конкретной информационной связи). Специфичность проявляется через биологическую целесообразность (качественная сторона информации), в значительной степени определяемую обратной связью.

Межорганизменная регуляторная химическая коммуникация может осуществляться в экосистемах на различных расстояниях, в зависимости от степени важности (иерархии) информации для конкретного организма. Например, акулы способны воспринимать специфическую информацию о жертве (пище) на значительном расстоянии. В общем случае информация от жертвы (или от хищника) посредством тех или иных сигналов в каналах связи (в том числе, и химических) воспринимается соответствующими рецепторами хищника (или жертвы) и передается системе общеорганизменной регуляции. Последняя воспринимает, анализирует, оценивает поступившую информацию (т. е. определяет ее качество) и в зависимости от ее ценности (необходимости) регулирует функционирование тех или иных систем для адекватного реагирования на данную информацию организма в целом. Эта реакция в данном слу-

чае выражается в стремлении хищника настичь жертву, преодолевая значительное расстояние, что возможно только при координации функционирования различных систем организма. В случае же оседания личинок некоторых моллюсков на субстрат информационный сигнал о соответствии места оседания последующему успешному метаморфозу особи и ее росту будет действовать, наоборот, на небольшом расстоянии. В противном случае он (т. е. сигнал, источником которого могут быть животные или водоросли) инициирует определенный процесс в условиях, неприемлемых для жизни организма. Собственно, сходную иерархическую картину регуляции мы видим и на уровне отдельных организмов — пептидные, высокомолекулярные (и долгоживущие) гормоны регулируют функции общеорганизменного значения с относительно длительным временем их проявления. Низкомолекулярные короткоживущие соединения типа моноаминов выполняют локальные, кратковременные функции (например, синаптическая передача). Таким образом, специфика информационных сигналов определяется той задачей, которую они выполняют в системе иерархических информационных связей конкретной биологической системы.

Регуляторные биологически активные вещества обеспечивают осуществление адаптационных процессов не только в отдельном организме при абиотической информационной связи. Они способны нести и передавать информацию об изменениях окружающей среды другим особям популяции (проявление биотической межорганизменной информационной связи). Это означает возможность передачи соответствующей информации от одних особей другим в пределах популяции или популяций (взаимодействие абиотической и биотической информационных связей).

Высокая плотность популяций большинства беспозвоночных гидробионтов и соответствие передаваемой информации (качество) тому или иному биологическому процессу у особей данного вида (метаморфоз, начало нереста, адаптация к изменившимся абиотическим факторам среды и т. п.) определяют высокую степень эффективности регуляторной химической коммуникации. Информация, воспринятая одной или несколькими особями данной популяции, может быть передана другим особям популяции, находящимся дальше от источника первоначальной информации, и таким образом: от особи к особи, может распространиться по всей популяции. Наши работы по акклимации к пониженной солености беломорской

полихеты *Nephtys minuta* свидетельствуют о такой возможности (Кулаковский, 1976; Кулаковский, Львова, 1977). Результаты работ этого направления позволили нам тогда высказать положение о нейрогормональной инициации и регуляции процессов, лежащих в основе фенотипических адаптаций, и о механизме выработки и передачи специфической информации от одних особей другим. Это последнее положение в контексте понятия информационной связи мы распространяем сейчас и на процессы регуляции в экосистемах. Отметим еще раз, что имеющаяся к настоящему времени литература по регуляции биологически активными веществами процессов репродукции, оседания и метаморфоза личинок многих видов беспозвоночных гидробионтов (Bonag et al., 1990; Burke, 1983; 1984; Morse, Morse, 1988) свидетельствует о том, что в основе такой регуляции лежат изложенные выше принципы общеорганизменной регуляторной химической коммуникации. В связи с этим мы разделяем мнение одного из пионеров изучения регуляции процессов личиночного развития гидробионтов Даниеля Морзе, что подобное направление исследований способствует преодолению имеющегося разрыва между молекулярной биологией и экологией (Morse, 1990).

Изучение процессов регуляции на экосистемном уровне только начинается, и мы считаем, что наш подход к этой проблеме перспективен. В этой связи работы по марикультуре представляют особый интерес, поскольку позволяют проследить формирование сообщества в несвойственном объекту культивирования биотопе за очень короткий интервал времени. Здесь более отчетливо и ярко проявляются общие для сообществ закономерности регуляции их функционирования. Нами исследованы особенности процесса оседания и роста молодежи мидий на искусственных субстратах, выставляемых в зоне влияния вод существующего мидиевого хозяйства (Кулаковский, Шамарин, 1989). Показаны резкие различия значений исследуемых параметров на искусственных субстратах, установленных в зоне функционирующих хозяйств и в контрольной, т. е. свободной акватории.

Так, сначала и в том и в другом месте наблюдалось интенсивное оседание личинок и рост молодежи мидий. С определенного момента плотность поселения молодежи мидий на субстратах там, куда поступали воды существующего в данной акватории хозяйства, снизилась: размеры молодежи не превышали 600 мкм. В пределах этой акватории вновь осевшие на субстраты мидии остаются на

них непродолжительное время. Достигнув размера 600 мкм, они покидают субстраты. Здесь открепление особей с субстратов преобладает над оседанием, причем оседание на первоначально заселенные субстраты идет гораздо менее интенсивно, чем в контроле. Таким образом, массовая миграция первичного спата при достижении особями определенных размеров свидетельствует о неблагоприятных условиях для их дальнейшего развития в данном месте. В контроле также происходит открепление оседающей молодежи, но, во-первых, не столь интенсивно, а во-вторых, подчеркнем, первоначально осевшие особи продолжают расти на субстратах, а открепляются в основном оседающие позднее. В естественных мидиевых поселениях существуют такие же взаимоотношения вновь оседающей молодежи и взрослых особей данного поселения, однако они проявляются не так четко, как в условиях марикультуры.

Мы объясняем подобное поведение молодежи мидий влиянием регуляторных веществ, входящих в состав метаболитов взрослых особей. О количестве метаболитов в водной среде можно судить на основании данных по функционированию небольшого, площадью 1 га, опытно-промышленного мидиевого хозяйства. Так, из потребленной всеми мидиями данного хозяйства пищи в воду в процессе метаболизма поступает 12,5% РОВ, что (при пересчете на единицу массы) составляет в летний сезон около 30 кг в сутки (Галкина, 1985). Несмотря на довольно высокую скорость течения в данном месте, повышенные концентрации РОВ отмечаются не далее 5 м от границы участка марикультуры. Это объясняется высокой скоростью окисления и ассимиляцией органики бактериопланктоном, поскольку вблизи хозяйства находится и наибольшее количество бактериальных клеток (Галкина, Кулаковский, 1993). Таким образом, рядом с участком марикультуры, т. е. занятым взрослыми особями местом, постоянно существует «барьер» биологически активных веществ, некоторые из них представляют собой качественно важную биотическую информацию для личинок мидий. Можно сказать, что готовые к оседанию особи получают информацию, что данное место занято и они должны искать другое. В случае же, если молодежь здесь все-таки осядет, ее развитие будет угнетено. Даже в пределах одной генерации мидий существует подобная регуляция. Так, мидии одной генерации довольно значительно различаются по темпу роста, что особенно заметно в первые сезоны функционирования хозяйства. Осевшие первыми на субстраты и получившие поэтому

изначально преимущество в росте, быстрорастущие, как мы их называли, особи посредством метаболитов могут тормозить рост и развитие позднее осевших моллюсков (Кулаковский, Сухотин, 1986). Подчеркнем, что такая картина показана нами для мидии съедобной (*Mytilus edulis* L.). Взрослые особи других моллюсков, наоборот, могут способствовать созданию благоприятных условий оседания их молоди в этом же месте.

На наш взгляд, принципы и механизмы проявления информационных связей – общие для всех без исключения биологических систем. Их проявление определяется взаимодействием внутри- и межорганизменной регуляторной химической коммуникации, выработанной в ходе эволюции организмов. Формирование теории информации и исследование ее роли в функционировании биологических систем, по нашему мнению, невозможны без разностороннего анализа качественной стороны информации, а значит, информационных связей. В предлагаемой работе как раз и была сделана попытка по-новому подойти к решению этой задачи.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Исследования биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23. № 6. С. 3–9.
- Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989. 152 с.
- Бузников Г. А. Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития. М., 1967. 265 с.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 11. С. 1618–1639.
- Галкина В. Н. Роль массовых видов животных в круговороте органических веществ в прибрежных водах северных морей: Автореф. канд. дис. 1985. 23 с.
- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон // Исслед. по марикультуре мидий на Белом море. Л., 1993. С. 101–110.
- Гольдфарб Д. М. Генетическая коммуникация у бактерий. Плазмиды и транспозоны и их возможная роль в эволюции генома бактерий // Журн. Всесоюз. хим. об-ва. М., 1980. Т. 25. № 4. С. 362–372.
- Жуков Н. И. Информация (Философский анализ информации – центрального понятия кибернетики). Минск, 1966. 165 с.
- Кулаковский Э. Е. Нейрогормональный контроль хроматофоров у мизид // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196. № 1. С. 234–236.
- Кулаковский Э. Е. О «нейрогемальном органе» у низкоорганизованных ракообразных // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 1. С. 246–250.

- Кулаковский Э. Е. Влияние экстракта мозга беломорской полихеты *Nerthis minuta* Theel на ее акклимацию к пониженной солености среды // Докл. АН СССР. 1976. Т. 229. № 4. С. 998-1000.
- Кулаковский Э. Е. Нейрогормональная регуляция у беспозвоночных животных // Актуальные вопросы современной нейроэндокринологии. М., 1981. С. 95-109.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий на Белом море // Гидробиол. и ихтиол. исслед. на Белом море. Л., 1987. С. 64-76.
- Кулаковский Э. Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Нервная система морских беспозвоночных. Л., 1988. С. 15-23.
- Кулаковский Э. Е. Экосистемный подход к проблеме марикультуры мидий на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. Архангельск, 1990. С. 213-215.
- Кулаковский Э. Е. Проблемы регуляции в морских экосистемах в связи с развитием марикультуры // Тез. докл. Международин. симп. по марикультуре. М., 1995. С. 26-28.
- Кулаковский Э. Е. Некоторые аспекты проблемы регуляции функционирования водных экосистем // Тр. VII съезда Гидробиол. об-ва РАН. 1996. Т. 1. С. 63-64.
- Кулаковский Э. Е., Львова Т. Г. Роль нейросекреторной системы в адаптациях морских беспозвоночных // Механизмы адаптации живых организмов к влиянию факторов среды. Л., 1977. С. 74-75.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35-42.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Экол. исслед. беломорских организмов. Л., 1989. С. 63-75.
- Левич А. П. Языки биологических систем // Человек и биосфера. М., 1983. Вып. 8. С. 68-77.
- Муромцев Г. С., Данилина Е. Э. Эндогенные химические сигналы растений и животных. Сравнительный анализ // Успехи совр. биол. 1986. Т. 116. Вып. 5. С. 533-551.
- Оноприенко Ю. И. Закон сохранения информации в биологии // Владивосток, 1985. 160 с.
- Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. Л., 1968. 159 с.
- Поленов А. Л. Эволюция гипоталамо-гипофизарного нейроэндокринного комплекса // Руководство по физиологии. Эволюционная физиология. В 2 ч. Ч. 2. 1983. С. 53-109.
- Поленов А. Л., Кулаковский Э. Е. Морфологическая и функциональная эволюция нейросекреторных клеток, систем и путей нейрогормональной регуляции у Metazoa // Журн. эвол. биох. и физиол. 1989. № 4. С. 536-548.
- Проссер Л. Л. Сравнительная физиология животных. В 3 т. Т. 1. Пер. с англ. 1977. 608 с.
- Серавин Л. Н. Теория информации с точки зрения биолога. Л., 1973. 160 с.
- Серавин Л. Н. Законы информации и роль информации в человеческом обществе. СПб., 1998. 35 с.

- Скарлато О. А., Кулаковский Э. Е.* Быть или не быть промышленной ма-
рикультуре мидий на Белом море? // Проблемы изуч., рац. использ. и охраны
природн. ресурс. Белого моря. Архангельск, 1990. С. 58-61.
- Соколов В. Е., Зинкевич Э. П.* Основные задачи исследования химической
коммуникации млекопитающих // Химическая коммуникация животных. М.,
1986. С. 73-78.
- Урсул А. Д.* Проблема информации в современной науке. М., 1975. 287 с.
- Хайлов К. М.* Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.
- Шапматова Е. И., Кулаковский Э. Е., Наточин Ю. В.* и др. АДГ-подобные
вещества из нейроэндокринных органов морских ракообразных и особенности
их действия // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 4. С. 1013-1016.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская П. А.* и др. Эффект группы в
популяциях водных животных и химическая экология. М., 1976. 150 с.
- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетики. М., 1963. 829 с.
- Шкорбатов Г. Л.* Основные черты адаптаций биологических систем // Журн.
общ. биологии. 1971. Т. 32. № 2. С. 131-142.
- Bezdek M., Soska J.* Sex-determined chemotaxis in *Salmonella typhimurium*
LT 2 // Folia Microbiol. 1972. Vol. 17. № 5. P. 366-369.
- Bonar D. B., Coon S. L., Walch M. et al.* Control of oyster settlement and
metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues // Bull. Mar. Sci.
Vol. 46. № 2. P. 484-498.
- Burke R. D.* The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae:
stimulus and response // Can. J. Zool. 1983. Vol. 61. № 8. P. 1701-1719.
- Burke R. D.* Pheromonal control of metamorphosis in the Pacific sand dollar,
Dendraster excentricus // Science. 1984. Vol. 225. P. 442-443.
- Csaba G.* Newer theoretical considerations on the phylo- and ontogenetic de-
velopment of hormone receptors // Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 1980. Vol. 31. № 4.
P. 465-474.
- Erspamer V.* Occurrence and distribution of 5-hydroxytryptamine (Enteranin)
in the living organisms // Z. Vitamin-, Hormon- und Fermentforsch. 1975. Bd 9.
Hf. 1/21. S. 74-96.
- Gabe M.* Neurosecretion. Oxford, 1966. 300 p.
- Gersch M.* Biochemistry including mode of cellular action of neurohormones in
Arthropods // Colloques intern. du CNRS, 1976. Vol. 251. P. 281-305.
- Highnam K. C., Hill L.* The comparative endocrinology of the invertebrates //
London, 1977. 357 p.
- Jorgensen C. B.* Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the
mussel *Mytilus edulis* L. // Ophelia. 1982. Vol. 21. № 2. P. 215-221.
- Kinne O.* Adaptation: A primary mechanism of evolution // Phylogeny and
evolution of Crustacea. Cambridge, 1963. P. 27-50.
- Kulakowski E. E.* Information connections as a basis of regulation of the func-
tioning at any level of the organization of living matter // Proceed. Zool. Inst. RAS.
1998. P. 99-107.
- Le Roit D., Shiloach J., Roth J. et al.* A evolutionary origins of vertebrate
hormones: substances similar to mammalian insulins are native to unicellular eu-
karyotes // Proc. Nat. Acad. Sci. 1980. Vol. 77. P. 6184-6188.
- Maier I., Muller D. G.* Sexual pheromones in Algae // Biol. Bull. 1986. Vol. 170.
P. 145-175.

Martin S. M., Spencer A. N. Neurotransmitters in Coelenterates // *Comp. Biochem. Physiol.* 1983. № 1. P. 1-14.

Miyake A. Cell communication, cell union and initiation of meiosis in ciliate conjugation // *Current topics in developmental biol.* 1978. Vol. 12. P. 37-82.

Morse D. E. Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // *Bull. Mar. Sci.* 1990. Vol. 46. № 2. P. 465-483.

Morse D. E., Morse A. N. Learning from larvae // *Oceanus.* 1988. Vol. 31. № 3. P. 37-43.

Seglen P. O. Differones. Control of gene expression and cellular differentiation by hormones and other agents, with particular emphasis on liver tissues // *Norwegian J. Zool.* 1974. Vol. 22. Suppl. № 1. P. 1-132.

Verni F., Rosati G. Cytochemical investigation of enzymatic activity during conjugation of the ciliate *Euploteus crassus* // *Protistologica.* 1982. T. XVIII. Fasc. 2. P. 185-191.

Whittaker R. H. Communities and ecosystems. London, 1975. 346 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	5
Кулаковский Э. Е., Миничев Ю. С. Биотехнология марикультуры <i>Mytilus edulis</i> L. на Белом море.....	7
Бабков А. И., Башмачников И. Л., Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Лягин Ю. И., Фукс В. Р. Результаты океанологических исследований акваторий промышленных мидиевых хозяйств на Белом море.....	21
Раилкин А. И., Зубаза М. А. Первичное оседание личинок <i>Mytilus edulis</i> L.....	35
Добрецов С. В., Раилкин А. И. Стратегия выбора субстрата личинками <i>Mytilus edulis</i> L.....	53
Раилкин А. И. Взаимоотношения мидий и микроорганизмов.....	65
Максимович Н. В., Морозова М. В. Структурные особенности сообществ макрообрастания субстратов промышленной марикультуры мидий (Белое море).....	85
Максимович Н. В., Сухотин А. А. Структура и динамика поселений культивируемых мидий в Белом море.....	109
Максимович Н. В., Загородняя Ю. В. Особенности репродуктивного цикла беломорских мидий в условиях подвешного выращивания.....	124
Маслов Ю. И. Морская взвесь как кормовая база при культивировании мидий.....	144
Фатеев А. Э., Гранович А. И., Слюсарев Г. С. Сравнительный анализ фауны симбионтов <i>Mytilus edulis</i> L. из естественных и искусственных поселений Кандалакшского залива.....	155
Мигунова А. В., Квитко К. В., Миничев Ю. С. Бактериальное загрязнение вод в Керетском архипелаге.....	173

<i>Мизунова А. В., Квитко К. В., Миничев Ю. С., Кирсанова Ж. Г., Тихонова Л. Н.</i> Зеленые водоросли <i>Choricystis</i> sp., вызывающие у мидий хорацистит	181
<i>Чивилев С. М., Иванов М. В.</i> Деструктивное воздействие мидиевых хозяйств на донный арктический фаунистический комплекс Белого моря	193
<i>Миничев Ю. С., Максимович Н. В.</i> Питание и экскреция мидий при подвесном выращивании	208
<i>Манотина М. С.</i> Использование низкотемпературной консервации гамет и личинок мидий в целях марикультуры	218
<i>Кулаковский Э. Е.</i> Принципы регуляции функционирования водных экосистем в связи с развитием марикультуры мидий на Белом море	227

CONTENT

Preface.....	5
<i>Kulakowski E.E., Minichev Yu.S.</i> Biotechnology of <i>Mytilus edulis</i> L. mariculture in the White Sea.....	7
<i>Babkov A.I., Bashmatchnikov I.L., Galkina V.N., Kulakowski E.E., Lykhin Y.I., Fouz V.R.</i> Results of oceanographic researches of the aquatoria for industrial mussel farm in the White Sea.....	21
<i>Railkin A.I., Zubakha M.A.</i> Primary settlement of <i>Mytilus edulis</i> larvae <i>Dobretsov S.V., Railkin A.I.</i> Strategy of the substrate choice by <i>Mytilus edulis</i> larvae.....	35 53
<i>Railkin A.I.</i> Relationships between <i>Mytilus edulis</i> and microorganisms .	65
<i>Mazimovich N.V., Morosova M.V.</i> Structural peculiarities of fouling communities on substrata of mussel mariculture (White sea).....	85
<i>Mazimovich N.V., Sukhotin A.A.</i> Structure and dynamics of cultured mussel settlements in the White Sea.....	109
<i>Mazimovich N.V., Zagorodnjaja Yu.V.</i> Peculiarities of an edible mussels sexual cycle in conditions of mariculture.....	124
<i>Maslov J.I.</i> Sea suspension as feeding basis for the <i>Mytilus edulis</i> cultivation.....	144
<i>Fateev A.E., Granovitch A.I., Sljusarev G.S.</i> A comparative analysis of symbiont fauna of <i>Mytilus edulis</i> L. from natural and artificial populations of the Kandalaksha bay.....	144
<i>Miginova A.V., Kvitko K.V., Minichev Yu.S.</i> Saprobial pollution in Keret's Islands region.....	173
<i>Miginova A.V., Minichev Yu.S., Kvitko K.V., Kirsanova G.H., Tichonova L.N.</i> Green algae <i>Horicystis</i> sp. causing mussels choriocystit.....	181

<i>Chivilev S.M., Ivanov M.V.</i> Destructive influence of blue mussel mariculture on the bottom arctic faunistic complex of the White sea	193
<i>Minichev Yu.S., Mazimovich N.V.</i> Feeding and excretion of mussels at pendant mariculture	208
<i>Manochina M.S.</i> Usage of lowtemperature conservation of the mussels gametes and larvae for mariculture	218
<i>Kulakowski E.E.</i> Principles of regulation of water ecosystems functioning in connection with mussel's mariculture in the White Sea	227

Биотехнология марикультуры *Mytilus edulis* L. на Белом море / Э. Е. Кулаковский, Ю. С. Миничев // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 7–20 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Биотехнология культивирования мидии (*Mytilus edulis* L.) в Белом море основывается на двух главных составляющих. Первая — биологическое обоснование марикультуры, созданное в результате многолетних исследований потенциальных возможностей объекта культивирования и их использовании в условиях промышленной марикультуры. Особое внимание уделяется влиянию мидиевых хозяйств на окружающую среду. Вторая составляющая охватывает социально-экономические вопросы, включая технологические процессы постановки и эксплуатации хозяйств, сбор, переработку и реализацию готовой продукции. Главный принцип биотехнологии промышленной мидиевой марикультуры заключается в получении максимальной товарной продукции без негативных последствий для окружающей среды. Библиогр. 22 назв.

УДК 594.124

Результаты океанологических исследований акваторий промышленных мидиевых хозяйств на Белом море / А. И. Бабков, И. Л. Башмачников, В. Н. Галкина, Э. Е. Кулаковский, Ю. И. Ляхин, В. Р. Фукс // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 21–34 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Одним из основных условий размещения промышленных мидиевых хозяйств, а также надежным индикатором оптимального роста мидий является хороший водообмен в акваториях. Комплекс океанологических исследований в летние сезоны 1992–1994 гг. включал измерения температуры воды на разных горизонтах; наблюдения за течениями; постановку автономных буйковых станций; наблюдения над уровнем моря и определение основных гидрохимических параметров (соленость, биогенные элементы, растворенный кислород). Результаты исследований свидетельствуют о прямой зависимости темпов роста культивируемых моллюсков от интенсивности водообмена. Библиогр. 16 назв. Табл. 2. Ил. 2.

УДК 591.341.2:594.124

Первичное оседание личинок *Mytilus edulis* / А. И. Раилкин, М. А. Зубаха // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 35–52 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Исследовано первичное оседание беломорского моллюска мидии (*Mytilus edulis*) на естественные (7 типов) и искусственные (4 типа) субстраты на литорали и в сублиторали. Изучено влияние ряда физических и биологических

характеристик субстратов на оседание личинок. Максимальные плотности спа-та отмечены на тонких (диаметр 50–200 мкм) искусственных и естественных нитчатых субстратах. Полученные данные подтвердили влияние пленки микро-обращения на оседание мидий. На основе полученных результатов выдвинута гипотеза, объясняющая избирательное оседание и высокую плотность личи-нок и постличинок мидий на нитчатых субстратах. Библиогр. 34 назв. Табл. 2. Ил. 3.

УДК 591.341.2:594.124

Стратегия выбора субстрата личинками *Mytilus edulis* / С. В. Доб-рецов, А. И. Раилкин // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. С. 53–64 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

В полевых условиях (МБС СПбГУ; Белое море, Кандалакшский залив, губа Чупа) были изучены механизмы поиска субстрата личинками мидий съедобной *Mytilus edulis* L. Нами было установлено, что 80% личинок сосредоточено преимущественно в верхнем слое (4,5 м). На этой глубине высока плотность планктонных водорослей (клетки размерами до 150 мкм). По-видимому, это связано с тем, что планктонные водоросли являются основной пищей личинок мидий. Перед оседанием педивелигеры мидий перераспределяются, поднимаясь в поверх-ностные слои воды, и таким образом осуществляют выбор горизонта оседания. Впервые установлена избирательность личинок по отношению к субстратам в разных биоценозах сублиторали (наиболее предпочитаемые — зеленые нитча-тые водоросли; наименее — ламинарии *Laminaria saccharina*). Сформулирована гипотеза о многоступенчатом выборе субстрата (выборе горизонта, биоценоза, участка субстрата) личинками мидий, т.е. о постепенном сужении масштаба поиска субстрата. Библиогр. 27 назв. Табл. 3. Ил. 2.

УДК 579.8(26)/(289):591.341.2 : 594.124

Взаимоотношения мидий и микроорганизмов / А. И. Раилкин // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2000. С. 65–84 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

В настоящем обзоре освещены фундаментальные вопросы взаимоотноше-ний микрообратателей и мидий. Обобщены собственные и литературные дан-ные по видовому составу, сукцессии и экологии сообществ микрообращения в Белом море. Основное внимание уделено влиянию микрообращения на мари-культуру мидий, особенно на оседание личинок. Представлены оригинальные данные, свидетельствующие, что колониальные диатомовые водоросли при их высоком обилии на искусственных субстратах не препятствуют оседанию личи-нок мидий. Напротив, микрообращание выступает важным фактором, способ-ствующим притоку личинок, особенно на шероховатые субстраты. Обсуждает-ся соотношение обращения и бентоса. Библиогр. 60 назв. Табл. 1. Прилож. 4.

Структурные особенности сообществ макрообрастания субстратов промышленной марикультуры мидий (Белое море) / Н. В. Максимович, М. В. Морозова // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб., Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 85–108 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

На примере двух участков марикультуры беломорских мидий изучены закономерности формирования сообществ макрообрастания на подвесных субстратах. Основное внимание обращено на структурные параметры сообществ, в которых мидии не являются доминирующим видом. Выделено 5 характерных сообществ обрастания, в которых отмечено 25 форм макробентоса. Выяснено, что в условиях субдоминирования мидии отличаются относительно низким темпом роста. Библиогр. 26 назв. Табл. 4. Ил. 5.

Структура и динамика поселений культивируемых мидий в Белом море / Н. В. Максимович, А. А. Сухотин // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 109–123 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Проведен долговременный (до 7 лет) мониторинг поселений культивируемых мидий. Определены закономерности динамики размерно-частотного распределения мидий на субстратах участков марикультуры, установленных в разные годы и в разных акваториях. Построены модели линейного роста мидий. Отмечено, что темпы роста быстрорастущих мидий в разных поселениях практически совпадают. К концу пятого сезона роста средний размер мидий основной генерации достигает 60 мм. Однако на участках, установленных в разные годы, динамика средних размеров мидий в возрастных группах достоверно различается. Библиогр. 22 назв. Табл. 3. Ил. 5.

Особенности репродуктивного цикла беломорских мидий в условиях подвешного выращивания / Н. В. Максимович, Ю. В. Загородняя. Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море // Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 124–143 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

В 1992–1995 гг. изучены особенности развития гонад мидий в естественном поселении, в условиях марикультуры и при содержании моллюсков в садках на глубине 4–15 м. Определены закономерности динамики численности личинок мидий в верхнем десятиметровом слое воды. На этой основе обсуждены особенности нерестовой активности моллюсков в зависимости от условий их обитания. В условиях марикультуры нерест мидий происходит на две недели позже, чем в природных поселениях. При содержании моллюсков на больших глубинах (12–15 м) нерест происходит только в конце августа. Возможно, что второй цикл численности личинок мидий в планктоне (в конце июля–августе)

является результатом репродуктивной активности особей искусственных поселений. Библиогр. 20 назв. Табл. 1. Ил. 6.

УДК 577.472(26),574.6.

Морская взвесь как кормовая база при культивировании мидий / Ю. И. Маслов. // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб., Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 144–154 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

В течение 1989–1996 гг. проводили оценку количества хлорофилла *a*, феофитина *a* и общего белка взвеси в морской воде в местах культивирования мидий на Белом море. В первый год жизни мидии питаются в основном мелкими водорослями и, вероятно, бактериями; затем происходит смена объекта питания. Мидии участка марикультуры извлекают 100 мг белка из 1 м³ проходящей через участок воды. В пределах марихозяйства мидии оказывают существенное влияние на биохимический состав взвеси, однако для оценки влияния мидий на окружающие акватории требуются дальнейшие исследования. Библиогр. 4 назв. Табл. 7. Ил. 1.

УДК 576. 890

Сравнительный анализ фауны симбионтов *Mytilus edulis* L. из естественных и искусственных поселений Кандалакшского залива / А. Э. Фатеев, А. И. Гранович, Г. С. Слюсарев // Опыт промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 155–172 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Исследованы состав и динамика симбионтов *Mytilus edulis* из естественных и искусственных поселений Керетского архипелага. Обнаружены паразитические (Trematoda, Algae) и комменсальные (Infusoria, Turbellaria, Crustacea) формы. Заражение мидий естественных и искусственных поселений в разных точках обследованного района имеет общие черты и существенные отличия. Зараженность турбелляриями выше в естественных поселениях, а гарпактицидами — на плантациях. Не обнаружено заражения зелеными водорослями моллюсков марикультуры. Выявлена положительная динамика зараженности культивируемых мидий инфузориями и ракообразными, имеющая в первом случае долговременный (межгодовой), а во втором — внутрисезонный характер. Библиогр. 17 назв. Табл. 4. Ил. 1.

УДК 594.124:576.851.48

Бактериальное загрязнение вод в Керетском архипелаге / А. В. Мигунова, К. В. Квитко, Ю. С. Миничев // Изучение опыта промышленной марикультуры мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 173–180 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Проведено многолетнее изучение сапробности поверхностных вод акваторий Керетского архипелага. Показано, что в районе участков промышленной марикультуры количество энтеробактерий в воде снижается. Отмечены локальные тенденции увеличения сапробности вод вблизи населяемых пунктов. Библиогр. 11 назв. Табл. 1. Ил. 1.

Зеленые водоросли *Choricystis* sp., вызывающие у мидий хорицистит / А.В.Мигунова, К.В.Квитко, Ю.С.Миничев, Ж.Г.Кирсанова, Л.Н.Тихонова // Опыт промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю.С.Миничева, П.В.Максимовича. — СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 181–192 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Приведен краткий обзор зеленых водорослей в тканях мидий Белого моря. В работе указаны морфологические и серологические характеристики водорослей. Дан анализ представленности этого симбиоза в разных экотопах мидий. Показано, что культивируемые мидии не имеют в тканях водорослей. Отмечено, что развитие симбиоза беломорских мидий и водорослей связано с осреснением и загрязнением. Библиогр. 17 назв. Табл. 1. Ил. 3.

Деструктивное воздействие мидиевых хозяйств на донный арктический фаунистический комплекс Белого моря / С.М.Чивилев, М.В.Иванов // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю.С.Миничева, Н.В.Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 193–207 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Рассмотрено влияние беломорской подвесной марикультуры мидий (*Mytilus edulis* L.) на арктический и бореально-арктический фаунистические комплексы. Для бентосного сообщества марикультура мидий служит источником дополнительных органических веществ. С помощью методов многомерного анализа установлено, что избыток органических веществ, поступающих на дно с мидиевых хозяйств, оказывает деструктивное воздействие на бентосное сообщество только на глубинах более 25 м. Хозяйства, расположенные над меньшими глубинами, не оказывают явного негативного воздействия на бентос. При нарушении бентосного сообщества под влиянием марикультуры оно способно восстановить основные первоначальные характеристики (плотность поселения, биомассу, видовое разнообразие) не ранее чем через год после ликвидации хозяйства. Библиогр. 12 назв. Табл. 1. Ил. 6.

Питание и экскреция мидий при подвесном выращивании / Ю.С.Миничев, Н.В.Максимович // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю.С.Миничева, Н.В.Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 208–217 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

В ходе полевых экспериментальных работ изучены эффекты экскреции беломорских мидий как функции линейных размеров моллюсков и условий их обитания. Показано, что на глубине более 3 м темп экскреции мидий достоверно снижается. По показателям экскреции рассмотрены закономерности питания мидий в условиях марикультуры. На основе полученных данных построена регрессионная модель, связывающая скорость экскреции мидий с длиной их раковины. Библиогр. 22 назв. Табл. 4. Ил. 1.

УДК 594.124:591.3

Использование низкотемпературной консервации гамет и личинок мидий в целях марикультуры / М. С. Манохина / Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море // Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2000. С. 218-226 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Краткий обзор исследований в области криобиологии морских гидробионтов. Обобщены результаты экспериментальных исследований по криоконсервации начальных стадий развития мидий Белого моря. Показано, что применение специальных криозащитных сред позволяет получить высокий процент жизнеспособных ранних велигеров после их размораживания. Исследования направлены на разработку биотехнологии глубокого замораживания и длительного сохранения элитного генетического материала с целью дальнейшего усовершенствования марикультуры мидий и других гидробионтов. Библиогр. 24 назв. Табл. 1.

УДК 577.486:639.42

Принципы регуляции функционирования водных экосистем в связи с развитием марикультуры мидий на Белом море / Э. Е. Кулаковски и др. // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море / Под ред. Ю. С. Миничева, Н. В. Максимовича — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2000. С. 227-249 (Труды Биолог. НИИ СПбГУ; Вып. 46).

Рассмотрены общие принципы регуляции функционирования биологических систем в соответствии с концепцией информационных связей. В основе такой регуляции лежит химическая коммуникация, осуществляемая специфическими биологически активными веществами. Она проявляется на самых ранних этапах развития жизни на внутри- и межорганизменном уровне. Функционирование биосистем всех уровней организации определяется спецификой регуляторных процессов в зависимости от конкретной информации. Принципы и механизмы регуляции необходимо учитывать при организации промышленной марикультуры мидий для предотвращения возможных негативных последствий. Библиогр. 55 назв.