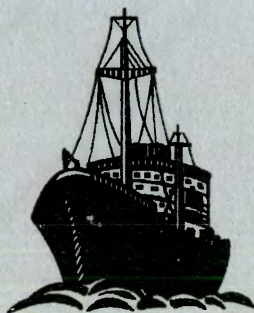


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Э. Е. КУЛАКОВСКИЙ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ  
МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ  
В БЕЛОМ МОРЕ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ  
50(58)

Э.Е. КУЛАКОВСКИЙ  
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ  
МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ  
В БЕЛОМ МОРЕ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2000

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
ZOOLOGICAL INSTITUTE

EXPLORATIONS OF THE FAUNA OF THE SEAS  
50(58)

E. E. KULAKOWSKI

THE BIOLOGICAL BASES OF MUSSEL MARICULTURE  
ON THE WHITE SEA

Главный редактор – А. Ф. АЛИМОВ

Редакционная коллегия:

Б. И. Сиренко (отв. ред.), Г. Н. Бужинская (учен. секр.), А. П. Андрияшев,  
С. В. Василенко, В. М. Колтун, Е. Л. Мархасева, А. В. Неелов, С. Д. Степаньянц

Рецензенты:

Н. В. Максимович, В. В. Хлебович

**УДК 639.4. Кулаковский Э. Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море.** В серии: Исследования фауны морей. Вып. 50(58). СПб., 2000. 9 ил., 168 с.

В монографии на основании результатов многолетних разносторонних исследований обоснована возможность и перспективность промышленного культивирования двусторчатых моллюсков-мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях арктического водоема. Показано, что марикультура базируется на раскрытии и использовании адаптационных возможностей объекта культивирования. Предложена оригинальная концепция информационных связей, объясняющая общие закономерности и основные механизмы адаптационной стратегии биологических систем. Проанализированы основные последовательные стадии формирования мидиевого сообщества обрастателей на искусственных субстратах в экспериментальных, опытно-промышленных и промышленных масштабах марикультуры. Показана ведущая роль водообмена в развитии культивируемых моллюсков. Подчеркивается, что одним из основных условий развития промышленной марикультуры мидий в Белом море должна быть ее экологическая безопасность. Намечены конкретные пути реализации научных разработок в промышленную практику.

Предназначена для морских биологов, студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, специалистов рыбного хозяйства.

© Э.Е. Кулаковский, 2000

© Зоологический институт РАН, 2000

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Нет надобности подробно останавливаться на положении о том, что марикультура (т. е. целенаправленное культивирование тех или иных представителей морской флоры и фауны) является актуальной задачей на современном этапе развития человечества. Вопросам марикультуры постоянно уделяется большое внимание, как в зарубежной, так и в отечественной литературе. Это естественно, поскольку корни марикультуры уходят вглубь веков, а ее развитие, вызванное необходимостью получения прежде всего пищевого продукта, происходило параллельно с развитием человеческого общества.

Марикультура, в современном ее понимании, объединяет в себе результаты исследований ряда наук (прежде всего биологической) и претворяет реализацию научной информации в промышленную практику. Собственно, марикультуру по характеру становления, целям, задачам, значимости и способам осуществления в определенной степени можно сравнить с сельским хозяйством — и в том и другом случае научному их обоснованию предшествовал сначала длительный период отбора и накопления результатов эмпирических наблюдений, способствующих и облегчающих выживание человека. На современном этапе развития общества осуществление всего комплекса хозяйственных мероприятий в этих специфических отраслях хозяйства не является прерогативой какой-то одной социальной группы людей (ученые, производственники, социологи и др.), а представляет собой их совместную и согласованную деятельность в общегосударственных интересах.

Все более возрастающий интерес к марикультуре вообще, а к марикультуре беспозвоночных животных в частности, объясняется, прежде всего, тремя основными моментами:

- 1) возможностью получения высококачественных пищевых продуктов и технического сырья, которые невозможно получить на суше;
- 2) возможностью использования марикультуры для сохранения и повышения биоресурсов моря;
- 3) возможностью использования сырья из морепродуктов в медико-биологических целях, что связано с получением биологически активных веществ широкого спектра действия и применения.

Эти три основные направления далеко не исчерпывают потенциальные возможности марикультуры. Так, усиливается интерес к использованию марикультуры (особенно моллюсков-фильтраторов) для создания зон биофильтров в наиболее подверженных антропогенному загрязнению акваториях. Прорабатывается возможность использования культивируемых морских беспозвоночных гидробионтов в качестве корма для других объектов как марикультуры, так и ряда

ценных и редких представителей фауны естественных популяций. В этом плане можно рассматривать марикультуру как средство, способствующее охране окружающей среды и поддержанию видового разнообразия в экосистемах.

И, наконец, марикультура представляет собой широкое поле для исследований в различных областях фундаментальной биологии, особенно при изучении закономерностей функционирования водных экосистем, так как здесь имеет место концентрация во времени и наиболее яркое проявление многих процессов, которые менее выражено протекают и в естественных условиях.

В предлагаемой книге подытоживаются почти 30-летние целенаправленные исследования одного из подразделений Зоологического института РАН – Беломорской биологической станции имени академика О.А. Скарлато – по обоснованию возможности промышленного культивирования двустворчатого моллюска (мидии) в условиях арктического водоема, каковым, по сути дела, и является Белое море. Основанием к постановке такого вопроса, который прежде в мировой практике для арктических морей вообще не ставился, явились многолетние исследования различных аспектов биологии массовых представителей беломорской фауны в зависимости от условий существования, проводимых на Беломорской биологической станции ЗИН РАН, созданной в 1957 г. Академией наук СССР именно для этой цели.

Результаты выполненных исследований по этой тематике в значительной степени и послужили отправной точкой для уже специального изучения возможностей культивирования мидий, тем более что проявилась непосредственная заинтересованность рыбной промышленности в развитии данного направления. Все это вместе взятое и обусловило становление мидиевой марикультуры на Белом море, что является, наверное, одним из немногих (если не единственных) примеров, когда инициатором и полноправным участником создания промышленной марикультуры, создания, по сути дела, совершенно новой отрасли хозяйства на Севере нашей страны, стал академический институт.

Естественно, начиная работы на Белом море в этом направлении, мы учитывали сложившиеся как в мировой практике, так и в нашей стране общие тенденции развития марикультуры и использовали их в своих исследованиях. Однако специфика академического учреждения, каковым является Зоологический институт РАН, с его богатейшими научными традициями в области фундаментальной биологии и сама постановка задачи – доказательство возможности культивирования мидий в Белом море и оценка влияния марикультуры на окружающую среду – наложили свой отпечаток на подход к решению этой задачи, а последующие работы и, главное, их результат, показали правильность выбранного направления, особенно в плане долговременной перспективы.

Исходя из такого подхода в настоящей работе, наряду с общепринятыми в области марикультуры исследованиями гидробиологического и океанологического характера, значительное внимание уделяется общим теоретическим проблемам современной биологии, особенно проблемам адаптации и регуляции в морских экосистемах

Эти проблемы рассматриваются с позиций концепции информационных связей, обоснованной автором во многом благодаря исследованиям именно в области марикультуры мидий на Белом море. Для понимания принципов концепции информационных связей, определяющих адаптационную стратегию как на организменном, так и на экосистемном уровнях, определяющих характер функционирования биологических систем во времени и пространстве, вкратце приводятся оригинальные данные по становлению и развитию общеорганизменных регуляторных систем и, прежде всего, нейросекреторной. При этом с анализом феномена нейросекреции затрагиваются и вопросы образования нервной и эндокринной систем и взаимодействия этих главных общеорганизменных регуляторных систем в эволюции животных вообще. Более подробная информация по этим вопросам приводится в соответствующей цитированной литературе.

Мы считаем, что многие важные общебиологические проблемы, лежащие в основе марикультуры, такие как адаптационная пластичность объекта культивирования, особенности его онтогенетического развития, характер формирования сообщества обрастания, влияние марикультуры на окружающую среду и регуляция в самих экосистемах, для своего адекватного решения требуют привлечения данных, вытекающих из фундаментального направления исследований структуры и функции общеорганизменных регуляторных систем, из взаимодействия механизмов внутри- и межорганизменной регуляторной химической коммуникации.

Весь опыт наших работ по марикультуре мидий на Белом море свидетельствует о том, что привлечение результатов анализа общих теоретических проблем современной биологии является необходимым условием для перспективного развития экономически эффективной и экологически безопасной промышленной марикультуры. Собственно, это подтверждает давно известное положение о том, что нет ничего практичнее хорошей теории. В свою очередь, создание хорошей теории основывается на верификации тех или иных (всех) ее постулатов при анализе их проявления в конкретных реальных условиях. Марикультура как раз и представляет хорошую возможность за относительно короткий срок апробировать теоретические положения в практической деятельности.

Исходя из такого подхода, все выполненные разносторонние исследования объединялись общей задачей – на основе общетеоретических положений по функционированию биологических систем в пространстве и времени как можно полнее показать закономерности формирования массового поселения мидий в конкретных контролируемых условиях и оценить влияние марикультуры мидий на окружающую среду.

Специфика марикультуры как отрасли хозяйства, помимо сугубо научного ее обоснования, предусматривает также решение и целого ряда сугубо практических вопросов по организации промышленных хозяйств, характеру их обслуживания, включая сбор урожая, транспортировку сырья, его переработку, реализацию готовой продукции и много других, связанных с созданием соответствующей инфраструктуры. Некоторые из этих вопросов были также успешно

решены в процессе работ по промышленному культивированию мидий на Белом море.

Следует особо подчеркнуть, что с самого начала наших работ по промышленной марикультуре мидий они осуществлялись в тесном контакте и совместно с представителями рыбной промышленности Севера при активной поддержке местных властей. Нельзя также не отметить, что весь комплекс работ, приведший к созданию промышленной мидиевой марикультуры в Белом море, был бы абсолютно невозможен, если бы во главе этой программы с самого начала не стояли такие видные руководители науки и промышленности, как директор ЗИН АН СССР, ведущий малаколог с мировым именем, академик Орест Александрович Скарлато и начальник ВРПО «Севрыба» (г. Мурманск) Михаил Иванович Каргин. Они не только обеспечивали работы всем необходимым (включая использование вертолетов для выполнения исследований зимой), но и каждый год сами посещали мидиевые хозяйства, профессионально оценивали их состояние и оперативно оказывали соответствующую помощь. Благодаря такому деловому сотрудничеству нам удалось избежать совершенно ненужных противопоставлений науки и производства, и все, что делалось, — это и наши общие успехи так же, как и общие неудачи. Проводимый совместно анализ каждого очередного этапа развития промышленной марикультуры позволял нам корректировать направление работ, направляя усилия всех участников на решение конкретных вопросов, именно тех, которые позволяли осуществить следующий шаг в области мидиевой марикультуры на Белом море.

По мере развития работ и увеличения направлений исследований к выполнению этой тематики нами были подключены (в рамках проекта «Белое море») также сотрудники многих отраслевых и академических институтов и ряда университетов нашей страны. Общее научное руководство до завершения этапа опытно-промышленного культивирования продолжал осуществлять ЗИН РАН. Сейчас совершенно очевидно, что только благодаря такому деловому целенаправленному сотрудничеству и стало возможно становление промышленной мидиевой марикультуры на Белом море.

Произошедшие бурные события в жизни нашей страны негативно сказались на поступательном развитии марикультуры и, прежде всего, на разрыве так долго складывавшихся связей всех участников этого нового направления хозяйственной деятельности на Севере России. Здесь мы не будем развивать обсуждение традиционных вопросов российской интеллигенции — «кто виноват?» и «что делать?». Мы надеемся, что вопросы развития марикультуры мидий на Белом море рано или поздно вновь привлекут пристальное внимание и представителей власти (всех уровней) и бизнесменов (всех масштабов), а предлагаемая книга в какой-то степени конкретно отвечает на вопрос, что делать в этом направлении.

## Г Л А В А 1    МАРИКУЛЬТУРА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Среди различных объектов марикультуры большое внимание в мировой практике уделяется представителям беспозвоночных животных. Среди же беспозвоночных животных особое значение (в плане их культивирования) имеют двустворчатые моллюски, и одно из первых мест занимают, несомненно, мидии (Душкина, 1998; Кулаковский, Кунин, 1983; Скарлато и др., 1985; Bayne, 1976; Gosling 1992; Kogginga, 1976; Lutz, 1980). Это объясняется главным образом их широким распространением в Мировом океане, большой плодовитостью, наличием подвижных личиночных стадий в планктоне, относительной простотой выращивания и высокой пищевой ценностью.

Семейство Mytilidae, к которому принадлежит и род *Mytilus* Linnii 1758, появилось, как полагают, около 400 млн. лет тому назад. Сам род, однако, появился относительно недавно, в плиоцене (Soot-Ryen, 1955). Представители этого рода широко распространены в boreальных и умеренных водах северного и южного полушарий. *Mytilus edulis* L. (мидия съедобная) распространена главным образом в северном полушарии, в европейских водах – от Белого моря до атлантического побережья южной Франции (McDonald et al., 1990).

В Белом море обитает именно *Mytilus edulis*, и здесь мы не будем рассматривать другие виды этого рода (и семейства), поскольку их обитание в Белом море не отмечено. Следует только подчеркнуть, что систематика и определение видовой принадлежности других митилид (в других морях) – вообще крайне неразработанный вопрос и предмет специальной дискуссии (Скарлато, Старобогатов, 1979; Soot-Ryen, 1955). В настоящей работе мы также не будем касаться вопросов общей анатомии и функциональной морфологии представителей этого вида: подробные сведения по этим вопросам приводятся в ряде специальных исследований (White, 1937; Gosling, 1992).

Мидии питаются в основном фитопланктоном и детритом, и при их выращивании в море не нужно искусственных кормов. Являясь фильтраторами, они имеют короткие пищевые цепи и способны производить на единицу массы своего тела большее количество белка, чем представители других видов с более высоким трофическим уровнем (Ryther, Bardach, 1968). В летние и осенние месяцы мидии усваивают около 20–30% от всего отфильтрованного взвешенного органического вещества (Boje, 1965). Не менее важно и то, что мидии во взрослом состоянии образуют массовые поселения и ведут сидячий образ жизни, облегчающий их культивирование и снижающий экономические затраты по выращиванию и сбору урожая в сравнении с подвижными формами позвоночных и беспозвоночных животных (Kinpe, 1970a). Все это (наряду с высокой пищевой ценностью) и предопределило использование мидий в качестве идеального объекта марикультуры. Собственно, эти особенности биологии мидий были отмечены и использованы очень

давно. Так, полагают, что культивирование этих моллюсков в Западной Европе началось еще в XIII веке, и возможность их выращивания, как это нередко происходит, была открыта совершенно случайно ирландским мореплавателем Вальтером, потерпевшим кораблекрушение у берегов Франции. Вбивая деревянные сваи в грунт для строительства причала, он обратил внимание, что через несколько месяцев поверхность этих свай полностью покрылась моллюсками, которых оставалось только собрать и использовать в пищу (Andreu, 1976). Интересно отметить, что этот способ выращивания, известный как метод «бушо», практически в неизменном виде широко используется и в настоящее время в прибрежных водах Франции.

С развитием науки, по мере получения новых данных по особенностям биологии мидий, начинает развиваться уже их целенаправленное культивирование, которое сейчас в ряде стран оформилось в экономически высокоэффективную промышленную индустрию — мидиевую марикультуру. В мировой статистике по продукции марикультуры мидии занимают одно из первых мест. Так, в 1988 г. общая мировая продукция мидий превысила 1.1 млн. т (FAO, 1990), причем подавляющее ее большинство получено в условиях марикультуры. Сейчас около 20 стран фигурируют в отчетах ФАО как производители мидиевой продукции, причем доминируют в этом отношении две страны — Китай (почти 40% всей мировой продукции) и Испания (более 20%).

В Европе наибольшие успехи в культивировании мидий достигнуты в Испании, Франции, Нидерландах. В последнее время сфера марикультуры мидий значительно расширилась как в Европе, так и во всем мире (Италия, Дания, Германия, Норвегия, Швеция, Филиппины, Таиланд, Япония, Корея, США, Канада) (Bougis et al., 1976).

Все существующие в настоящее время способы культивирования мидий основаны, в принципе, на двух основных приемах — выращивание моллюсков **на грунте или в поверхностных слоях воды**. Эти способы выращивания мидий с теми или иными модификациями (в зависимости от конкретных условий) и используются в мировой практике.

В Нидерландах и некоторых других странах (Дания, Германия) с соответствующим прибрежным рельефом дна, отличающимся обширными зонами мелководных пляжей полузакрытого типа, молодь мидий (размером до 2 см), собранная с различных участков мелководья, переносится в более глубокие места. Суть этого «голландского» **способа** культивирования заключается в следующем.

Молодь мидий из естественного места обитания (т. е. из мидиевой банки), где ее развитие затруднено из-за высокой плотности и, соответственно, темп роста (основной «марикультурный» показатель) замедлен, переносят на предварительно подготовленный участок дна, в места с более подходящими условиями для роста, снижая при этом ее изначальную плотность (Korringa, 1970, 1976). После 18–24 месяцев выращивания на этих участках мидий при помощи специальных драг собирают с грунта, и вся операция затем повторяется. При использовании этого способа культивирования для получения товарной продукции необходимо 2–3 года. Производством товарной продукцией таким способом занимаются фермеры, имеющие в своем пользовании небольшие участки прибрежья. Выращивание на грунте, хотя и дает высокую товарную продукцию в условиях Нидерландов (в 1972 г. было собрано 137907 т (Bouugis et al., 1976), осложняется, однако, тем, что мидии

подвержены в значительной степени прессу хищников — морских звезд и крабов. Кроме того, моллюски сильно загрязнены (частицы песка, ила), в связи с чем перед коммерческой реализацией (в качестве пищевого продукта) их в ряде случаев необходимо выдерживать в специальных бассейнах с проточной водой. Все это негативно сказывается на их себестоимости. Следствием нахождения такого поселения моллюсков на грунте является также то, что они подвержены паразитарным инвазиям, которые иногда могут нанести существенный урон мидиевым хозяйствам, что также негативно отражается на их экономической эффективности.

На атлантическом побережье Франции широкое распространение получил уже упомянутый **метод «бушо»**. Суть его заключается в следующем. Большие дубовые кольца (сваи) диаметром 20–30 см укрепляют в вертикальном положении в грунте мелководной прибрежной зоны моря таким образом, чтобы они выступали над поверхностью дна на 2–3 м. Расстояние между отдельными сваями составляет 20–50 см. Все это сооружение (т. е. «бушо») имеет вид своего рода забора длиной около 50 м, состоящего из 120 свай. Каждый такой забор расположен под прямым углом к берегу. Обычно устанавливают несколько «бушо». Расстояние между ними составляет 15–25 м. На эти сваи по всей их длине по спирали укладывается веревка или какой-нибудь другой подходящий искусственный субстрат, на котором уже находится молодь мидий, собранная на них тем или иным способом (чаще всего путем оседания личинок на эти же субстраты, помещенные в поверхностном слое воды). Имеется довольно много вариантов данного способа, однако все они основаны на использовании исключительно мелководья для установки здесь свай в качестве носителей искусственных субстратов. Существенным недостатком такого способа марикультуры является загрязнение прибрежных зон побережий и относительно высокая стоимость сооружений.

Принципиальной модификацией способа выращивания мидий в толще воды является **метод подвесной марикультуры**. Он основан на использовании различного рода носителей для искусственных субстратов, постоянно находящихся на поверхности воды и закрепленных на якорях. К этим носителям и подвешиваются уже сами искусственные субстраты, на которые происходит и оседание личинок мидий, и последующий рост молодежи. Такой способ культивирования позволяет использовать для марикультуры уже более глубоководные районы акваторий. Кроме того, в этом случае в меньшей степени нарушаются условия водообмена акватории, занятой хозяйством. При подвесной марикультуре для осевших на искусственные субстраты моллюсков имеются наиболее благоприятные условия для развития по сравнению с теми, которые они имеют при использовании предыдущих способов выращивания. Прежде всего — это то, что моллюски постоянно за цикл выращивания, вне зависимости от приливов и отливов, находятся в поверхностном слое воды, в то время как искусственные субстраты не соприкасаются с грунтом. Такая ситуация благоприятно сказывается на темпах роста моллюсков, которые в этом случае в гораздо меньшей степени подвержены как паразитарным инвазиям, так и загрязнениям частицами грунта.

Имеются два основных варианта метода подвесной марикультуры. На первых этапах использования этого способа культивирования искусственные субстраты подвешивались к находящимся на поверхности

воды носителям – плотам различных конструкций (отсюда нередко в специальной литературе этот метод носит название «плотового»). Подвесное культивирование с использованием плотов различной конструкции активно развивается на атлантическом побережье Испании, где ранее применялся, правда, без особого успеха, метод «бушо». Используя эту новую биотехнологию культивирования, Испания в 1970 г. заняла первое место в Европе среди производителей мидий (109727 т). В последнее время годовая продукция выращенной мидии в Испании составляет 200 тыс. т, получаемой с 3,3 тыс. плотов (Perez-Camacho et al., 1991). Успех, достигнутый в этой стране, побудил и другие страны применять сходную, в принципе, биотехнологию выращивания. Мидиевая марикультура в Испании базируется исключительно на использовании плотов в качестве носителей искусственных субстратов. Широкую известность получили так называемые «галисийские плоты» (по месту акватории культивирования, расположенной возле р. Галисии на северо-западе страны). Каждый такой галисийский плот имеет общую площадь от 100 до 500 м<sup>2</sup> и несет от 200 до 700 искусственных субстратов. Длина каждого отдельного субстрата составляет в среднем около 10 м. В водной толще субстраты располагаются вертикально. Молодь мидий на искусственные субстраты обычно собирают с естественных мидиевых поселений, затем субстраты на 5–6 месяцев подвешивают к плотам. После того как моллюски подрастут до 45–55 мм, их перемещают на другие субстраты, уменьшая при этом изначальную плотность поселения в 3 раза. Здесь они растут в течение 12–18 месяцев до времени сбора урожая (при достижении длины раковины 70–100 мм). Несмотря на значительные затраты по организации мидиевых хозяйств и большую долю ручного труда, выращивание мидий таким способом в Испании экономически эффективно.

При использовании в других странах испанской биотехнологии культивирования мидий такие громоздкие плоты оказались неудобными в эксплуатации, главным образом из-за их высокой парусности, что затрудняло культивирование в более открытых участках побережья. Дальнейшее развитие и усовершенствование этого метода культивирования мидий привело к использованию так называемого «longlines»-способа. Мидиевое хозяйство в этом случае представляет собой ряд линий, каждая из которых состоит из носителя искусственных субстратов (каната), закрепленного на своих концах якорями и поддерживаемого на поверхности посредством серии поплавков (буев). К канатам (носителям) подвешиваются искусственные субстраты. Использование таких линий (длина которых определяется конкретными условиями данной акватории) представляет ряд существенных преимуществ перед плотовым способом культивирования: они значительно дешевле, проще в изготовлении и эксплуатации, устойчивы к ветровым и волновым воздействиям. Такие линии можно размещать в более открытых акваториях, где условия для роста мидий лучше, благодаря более интенсивному водообмену. Этот способ культивирования сейчас наиболее распространен в 13 странах, и даже в Голландии, с ее традиционным направлением культивирования мидий на грунте. Проведены испытания выращивания моллюсков на таких длинных линиях (Gorski, 1991).

В настоящее время принцип метода подвесного культивирования в различных модификациях широко используется во всех странах, где ведется промышленная марикультура моллюсков, при сохранении и остальных методов.

Следует отметить неуклонное наращивание мирового производства мидий. Так, например, в конце 70-х годов мировой промысел мидий составил 540 тыс. т в год. Половина этой величины приходится на европейские страны. Из общего количества на долю мидий, полученных путем культивирования, приходится 80–90% (Моисеев, 1984).

Интересны некоторые сравнительные показатели в зависимости от способа получения товарной продукции. Так, при сборе мидий с естественных поселений (банок) величина их добычи составляет 150–200 кг/га. При выращивании методом «бушо» можно получать уже 5 т/га. Урожай, собранный при подращивании молоди мидий на грунте (голландский метод), составляет 15–25 т/га. Метод же подвесной марикультуры позволяет получать (по разным оценкам) 300–600 т/га. (Лавровская, 1979). Имеются в виду моллюски размером 50 мм и больше.

География мидиевой марикультуры неуклонно расширяется. Большой интерес к ней проявляют в скандинавских странах и Канаде. Так, в 1972 г. в Норвегии используя метод подвесной марикультуры, получили 30 тыс. т мидий (Lars-Ove Loo, Rosenberg, 1983). За относительно короткое время культивирование мидий в Норвегии и Швеции достигло значительных успехов, и сейчас промышленную продукцию мидиевых хозяйств из этих стран можно увидеть и на российском рынке.

В нашей стране марикультура вообще (и культивирование мидий в частности) не имеет столь длительной истории и традиций, как в странах Западной Европы и Юго-Восточной Азии (Китай и Япония, прежде всего). Колыбелью марикультуры в бывшем СССР по праву является Азово-Черноморский бассейн (Черное море). Обнадеживающие результаты по культивированию средиземноморской мидии получены для многих районов Черного моря, и на основе разработанных биотехнологий осуществляется их промышленное культивирование (Золотницкий, Штыркина, 1983; Иванов А.И., 1971; Супрунович, 1988; Ivanov V.N., 1990 и др.).

Значительный объем исследований и промышленная марикультура тихоокеанской мидии осуществляется на Дальнем Востоке (Жирмунский, 1979; Жирмунский, Левин, 1988).

Несколько позднее, чем в вышеотмеченных бассейнах, работы по марикультуре мидий начались также и на северо-западе России. Так, эксперименты, выполненные ПИПРО (Мурманск), показали возможность культивирования мидий в Баренцевом море (Садыхова и др., 1982; Федоров, 1983, 1987).

В настоящее время можно считать, что у нас в стране имеются достаточно перспективные научные разработки по культивированию двустворчатых моллюсков в тех или иных водоемах (Душкина, 1988; Скарлато и др., 1989), однако в силу известных причин, связанных с общим экономическим положением, они ещё не получили своего должного воплощения в промышленную практику.

При анализе различных аспектов мидиевой марикультуры становится очевидно, что для успешного претворения ее в промышленную практику первостепенное значение имеет оценка условий жизни и биологии объекта культивирования в конкретном водоеме. Это тем более необходимо учитывать при культивировании мидий в Белом море, так как (подчеркнем еще раз) прежде нигде в мире в таких суровых условиях работ по промышленной марикультуре мидий не проводили.

## Г Л А В А 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНОСТЬЮ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ МИДИЙ

Белое море – относительно небольшой по площади водоем, глубоко вдающийся в материк. Его границей с Баренцевым морем принято считать линию, соединяющую два мыса – Святой нос и Канин нос. Южнее этой линии расположена Воронка – расширенная часть пролива, соединяющая оба моря. Узкая часть пролива, расположенная юго-восточнее от Воронки (так называемое Горло), в свою очередь на северо-востоке примыкает к Мезенскому заливу Среди внутренних районов Белого моря различают Бассейн, Кандалакшский, Онежский и Двинский заливы (рис. 1).

Белое море является одним из своеобразнейших водоемов нашей планеты. Его особенность определяется, прежде всего, происхождением, обусловившим мозаичность и разнообразие физико-географических условий. История формирования Белого моря и его населения, распределение биоценозов в различных частях акватории достаточно подробно освещены в ряде специальных работ (Бабков, Голиков, 1984; Гурьянова, 1948; Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1960 и др.).

Бассейн Белого моря глубоко врезался в материк, что обуславливает континентальные черты его климата – лето относительно теплое, зима же продолжительная и суровая. Если ограничить пределы моря на севере районом Горла, то его объем составит  $4470 \text{ км}^3$ , площадь –  $59.4 \text{ тыс. км}^2$ . Средняя глубина моря составляет 75 м.

Береговая линия имеет довольно сложный профиль. В Кандалакшском заливе береговая линия сильно изрезана; здесь имеется много губ фиордного типа, множество островов, луд и корг. Основные черты гидрологического режима Белого моря определяются его географическим положением, отчлененностью от Баренцева моря относительно мелководным проливом (Горлом) и большим объемом стока пресных вод (около  $200 \text{ км}^3/\text{год}$ ). В бассейне и заливах моря температура воды летом на поверхности достигает  $15^\circ\text{C}$ , а на мелководьях и в кутовых участках заливов она бывает значительно выше – до  $26^\circ\text{C}$  (Бабков, 1982). Благодаря волновому и ветровому перемешиванию водных масс, довольно значительные положительные величины температуры достигают в среднем глубины 15 м, ниже которой температура резко снижается.

Представление о температурном режиме вод района работ по марикультуре мидий в Белом море дают данные 20-летних наблюдений на так называемой декадной станции, т. е. определенной точке в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива ( $\varphi = 66^\circ 19' 50'' \text{ N}$ ,  $\lambda = 33^\circ 40' 06'' \text{ E}$ ), расположенной вблизи Беломорской биостанции

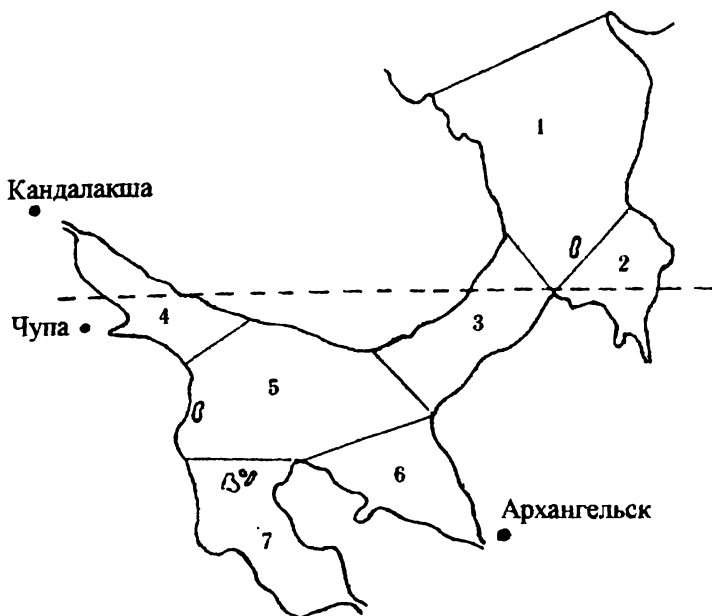


Рис. 1. Схема Белого моря:

1 - Воронка, 2 - Мезенский залив, 3 - Горло, 4 - Кандалакшский залив, 5 - Бассейн, 6 - Двинский залив, 7 - Онежский залив. Прямые линии - границы районов, штриховая линия - Северный полярный круг.

ЗИН РАН (мыс Картеш), на которой ежедекадно в течение более 30 лет осуществляется комплекс гидрологических и гидробиологических исследований (табл. 1).

Начиная с глубин 70-100 м и до самого дна, в Белом море в течение круглого года отмечается отрицательная температура вод порядка - 1.4°C (Григорьев, 1878; Дерюгин, 1923, 1928).

Соленость поверхностных слоев воды в пределах собственно Белого моря колеблется от 24 до 27‰. В вершинах заливов летом наблюдается значительное распреснение вод, до 20‰. Еще более сильное распреснение имеет место весной, во время таяния льда и снега. Среднемесячные значения солености воды на декадной станции приводятся в табл. 2.

Характерной чертой Белого моря, отличающей его от значительной части более северного по расположению Баренцева моря, является ежегодное образование ледового припая у берегов и плавающих льдов

Таблица 1

**Среднемесячные значения температуры (°С) в устьевой части губы Чула  
(Бабков, Голиков, 1984)**

Глубина, м	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0	-0.9	-0.8	-0.8	-0.2	3.1	9.1	13.2	13.8	9.5	4.8	1.8	-0.3
10	-0.9	-1.0	-1.0	-0.9	0.3	4.0	8.8	11.2	8.6	4.8	2.1	-0.1
25	-0.7	-0.6	-0.7	-0.8	-0.6	0.4	2.4	4.2	4.6	3.7	2.2	0.2
50	-0.3	-0.4	-0.5	-0.7	-0.7	-0.4	0.2	1.0	1.8	1.8	1.6	0.8
65	-0.2	-0.4	-0.5	-0.7	-0.8	-0.6	0.0	0.9	1.7	1.6	1.6	0.9

Таблица 2

**Среднемесячные значения солёности (‰) воды в устьевой части губы Чула  
(Бабков, Голиков, 1984)**

Глубина, м	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0	22.4	18.2	18.4	14.6	16.8	22.3	23.4	24.2	25.1	25.7	26.2	25.3
10	27.2	27.3	27.4	27.2	26.6	25.6	25.2	25.4	26.0	26.3	26.7	27.0
25	27.4	27.7	28.0	28.1	27.9	27.6	27.1	27.1	27.3	27.1	27.2	27.3
50	27.7	28.1	28.4	28.4	28.3	28.3	28.1	28.0	27.9	27.9	27.7	27.5
65	27.9	28.2	28.4	28.5	28.4	28.4	28.1	28.0	28.0	28.0	27.8	27.7

в центральной части моря. В различных участках акватории ледовый припай образуется не одновременно; имеются также отличия и по годам. В губах Кандалакшского залива продолжительность существования ледового покрытия в отдельные годы может составлять 6–7 месяцев в году (Кузнецов, 1960). Наличие зимнего ледового припая определяет своеобразные гидрометеорологические условия над литоральной зоной и над верхним отделом sublиторали.

С одной стороны, ледовые массы могут уничтожать все живое поселение на каменистых грунтах, особенно во время весенних подвижек льда, а с другой — ледовый панцирь защищает население литорали от низких температур воздуха. Температура воздуха, находящегося между нижней поверхностью льда и грунтом (на отливе), обычно не опускается ниже температуры воды. Весной, когда увеличивается солнечная радиация и прозрачность льда, температура воздуха подо льдом может значительно превышать температуру наружного воздуха (Кузнецов, 1960).

Приливы в Белом море правильные, полусуточные. Приливная волна входит из Баренцева моря в Воронку и Горло и вызывает здесь значительные по высоте приливы (в устье р. Мезени до 7 м). В Бассейне моря и в заливах величина прилива уменьшается и не превышает обычно 2 м. Скорости приливо-отливных течений довольно велики и достигают 2–5 узлов.

Для Белого моря в историческом плане характерно быстрое изменение физико-химических характеристик, интенсивные тектонические процессы. Значительный материковый сток, интенсивные приливо-отливные течения и другие факторы приводят к изменению рельефа дна и очертанию берегов. Все это, наряду с периодическими колебаниями климата, накладывает отпечаток на флорофаунистический состав и определяет процессы жизнедеятельности населяющих море организмов.

Разнообразные условия окружающей среды создают возможность сосуществования в этом водоеме организмов различной биогеографической принадлежности (арктических, бореальных) и разной степени эврибионтности. Исходя из истории формирования водоема, климатических особенностей, характера гидрологического режима, состава флоры и фауны, Белое море относят к бореально-арктическим морям (Бабков, Голиков, 1984).

Флора и фауна Белого моря значительно обеднены по сравнению с Баренцевым морем, в основном благодаря своеобразному порогу, каковым является Горло Белого моря. Оно представляет собой мелководный пролив с сильными течениями и интенсивным перемешиванием вод, что обуславливает отсутствие стратификации величин температуры и солености во все времена года. В результате такого «барьерного» эффекта Горла обитатели вод Белого моря составляют в среднем 50–70% от числа видов Баренцева моря, а представителей стеногалинных систематических групп еще меньше (так, в Белом море обитает всего 30% иглокожих, по сравнению с восточной частью Баренцева моря).

Благодаря тому, что Белое море сформировалось как водоем в послеледниковое время, соотношение в нем количества таксонов того или иного ранга (в пределах каждой из систематических групп)

отражает лишь результаты прошлой дивергенции, имевшей место в северных частях Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов, и влияния тех или иных гидрографических преград на проникновение в Белое море различных видовых генотипов и морфофункциональных уровней организации. Имеющиеся многолетние фактические данные позволяют заключить, что население Белого моря является в основном обедненным дериватом такого Баренцева моря (Голиков, 1976 а).

Благодаря своим (прежде всего, гидрологическим) особенностям, Белое море уникально тем, что здесь как бы сосуществуют принципиально различные фауны – бореальная (преимущественно на мелководье) и арктическая с бореально-арктической (на глубинах с постоянно отрицательными температурами вод) (Бабков, Голиков, 1984).

История формирования современной фауны Белого моря достаточно подробно изложена в ряде специальных работ (Гурьянова, 1948; 1949а, 1949б; Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1970; Федяков, 1986 и др.). Массовое заселение Белого моря эврибионтными бореально-арктическими видами, способными к обитанию как в арктических, так и в охлажденных бореальных водах, началось около 9–8 тыс. лет тому назад (Говберг, 1970).

Большинство бореально-арктических видов имеет тихоокеанское происхождение. Когда в Белом море создались условия, соответствующие такому атлантической высокобореальной водной массе (потепление поверхностных вод, соленость которых достигла 24‰ при летней температуре 8–10°C), началось его заселение бореальными вселенцами. Первоначально такие условия сложились в самой прибрежной зоне, и первыми бореальными вселенцами около 8 тыс. лет назад оказались виды, обитающие на мелководье, такие, например, как мидия (Голиков, 1974; Зезина, Семенова, 1979).

Съедобная мидия – *Mytilus edulis* L. – является одним из самых массовых представителей двустворчатых моллюсков Белого моря. Мидии распространены практически по всему мелководью моря (Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1960; Паленичко, 1947, 1948 и др.) Распределение их в различных биотопах зависит от ряда факторов, среди которых определяющую роль играет температура и соленость воды, а также характер грунта, скорости течений, наличие соответствующей пищи.

Массовые поселения этих моллюсков (банки) приурочены к верхним горизонтам ложа моря (литораль, sublитораль), наиболее прогреваемым в летний период. Несмотря на встречаемость мидий в различных (по глубине) участках ложа моря (Дерюгин, 1928; Книпович, 1906б), их массовые поселения находятся в довольно узкой вертикальной зоне – от среднего горизонта литорали до глубин порядка 10–15 м (Бергер и др. 1984; Кулаковский, 1987; Луканин, 1989).

Мидии образуют скопления главным образом на твердых грунтах, в узких проливах, в кутовых участках губ, т. е. в местах, характеризующихся пригодным для поселения моллюсков субстратом и интенсивным водообменом. Многочисленные мидиевые поселения встречаются и в зарослях прибрежных растений – фукусов, аскофиллума, нитчатых водорослей (Савилов, 1953). Большие поселения мидий отмечались также и в зарослях морской травы – зостеры

(*Zostera marina* L.) до ее массовой гибели (Паленичко, 1948). Места обитания мидий довольно различны, но в каждом из них моллюски занимают оптимальное для жизнедеятельности место, что позволяет им образовывать здесь долговременные массовые поселения. Так, например, в некоторых эстуарных районах моря мидиевые поселения расположены на глубинах 10–15 м, хотя вышележащая зона ложа дна по всем параметрам (кроме величин солености воды) наиболее подходит для обитания здесь этих моллюсков (Бергер, Ковалева, 1976).

Вопросу распределения естественных поселений мидий и их запасам в различных районах Белого моря посвящен целый ряд специальных исследований (Бабков, Голиков, 1984; Луканин, 1989; Паленичко, 1947 и др.). В принципе в вышеотмеченном горизонте ложа мидии распространены по всему морю, однако в каждом конкретном районе имеются свои особенности по характеристике грунта и гидрологическому режиму, что отражается и на жизнедеятельности моллюсков, образующих массовые поселения именно в этих местах обитания.

Наиболее мощные локальные мидиевые поселения находятся в Кандалакшском заливе и приурочены в основном к островным и эстуарным его районам. Весьма показательно в этом отношении поселение в губе Педуниха, которая принадлежит к ковшовому типу и отделена от моря узким и мелководным проливом. Благодаря интенсивным приливо-отливным течениям, мидиевая банка, локализованная в проливе, не заиляется, и моллюски характеризуются здесь высоким темпом роста и, несмотря на многослойность поселения (соответственно и высокую плотность), образуют большие биомассы. Так, в центральной части данного поселения отмечены биомассы  $59 \text{ кг/м}^2$ , а по его периферии –  $31 \text{ кг/м}^2$ . Большая часть моллюсков обитает в верхней сублиторали, на глубинах 1–2 м; в то же время значительная часть мидий находится и на литорали. Здесь их биомасса достигает  $9 \text{ кг/м}^2$ , что соответствует средней величине для литоральных мидиевых поселений Кандалакшского залива (Луканин и др., 1983).

В зависимости от принадлежности мидиевых поселений к тем или иным биотопам их относят к 3 основным типам:

1. Поселения эстуарных районов (как правило, сублиторальные банки).
2. Поселения литоральные и сублиторальные, локализованные в мелководных проливах, на порогах.
3. Литоральные поселения, встречающиеся на открытых побережьях и в губах.

Всем мидиевым поселениям Белого моря, вне зависимости от биотопа, свойственна циклическая динамика, зависящая как от внешних (температура, соленость, пища, субстрат), так и от совокупности внешних и внутренних (определяемыми самими поселениями моллюсков) факторов. Полагают, что зарождение мидиевого поселения в том или ином биотопе определяется в основном внешними факторами, а цикличность поселений – внутренними (Луканин, 1989).

Наиболее продуктивными являются мидиевые поселения эстуарных районов, где темпы роста и биомасса моллюсков – наибольшие по сравнению с другими местообитаниями.

Для осуществления масштабных работ по промышленной марикультуре мидий (прежде всего здесь имеется в виду достаточность заселения выставляемых в море искусственных субстратов личинками) необходимы данные по наличию мидий в разных заливах моря. Специально выполненные исследования по распределению и количественным показателям естественных мидиевых поселений в различных районах Белого моря свидетельствуют о благоприятной (в этом отношении) ситуации для марикультуры.

В Кандалакшском заливе общие запасы мидий оцениваются в 500 тыс. т (Луканин, 1985).

В Онежском заливе мидии встречаются по всей его акватории, вплоть до самых больших глубин (Кудерский, 1966). Это связано с особенностями гидродинамики залива, когда в летний сезон температура воды придонных слоев близка к таковой поверхностных. На литорали крупных поселений мидий не отмечено; небольшие отдельные поселения моллюсков встречаются неравномерно. Мидии здесь мелкие, и биомасса редко превышает  $3 \text{ кг/м}^2$ . Сублиторальные поселения сильно разрежены, и биомасса мидий не превышает  $2 \text{ кг/м}^2$ , но, поскольку мидии встречаются практически по всей площади дна данного залива, общие их запасы оцениваются в 1.5 млн. т.

В холодноводном Двинском заливе мидии встречаются вдоль всего побережья, на границе литорали и sublиторали. Поскольку здесь довольно пологое ложе дна, то ширина этой зоны занимает около 300 м. Поселения мидий очень разрежены и характеризуются мелкими, тугорослыми особями. Суммарный запас мидий по всему этому заливу оценивается в 50 тыс. т.

Суммарный запас мидий в поселениях побережья самого Бассейна Белого моря оценивается в 26 тыс. т, а Горла – в 1 тыс. т (Луканин, 1985, 1989).

В общем случае можно отметить, что характер распределения и размерно-возрастная структура поселения мидий в конкретном биотопе в значительной степени определяются комбинацией различных факторов среды и отношением к ним тех или иных стадий онтогенетического развития моллюсков. Это в большей степени проявляется в литоральных мидиевых поселениях (Луканин, Лангуев, 1982; Бергер и др., 1985).

Мидия входит в состав различных биоценозов и в ряде случаев является их ведущим компонентом. Общее число видов макробентоса в мидиевых поселениях может быть значительным. Так, например, в губе Чупа Кандалакшского залива оно может достигать 34, варьируя в основном от 14 весной до 20 осенью (Голиков, 1979).

Экологии размножения и исследованию репродуктивного цикла мидий Белого моря посвящены работы главным образом Кауфмана (1977), Максимовича (1985), Савилова (1953), Паленичко (1947; 1948).

Соотношение полов у мидий практически равное, с небольшим преобладанием самцов. Половозрелости моллюски достигают при размерах (длина створок раковины) 10–14 мм в поселениях на литорали и 20–26 мм в sublиторали. Половозрелость мидий рассматривается как функция их возраста, а не размера.

Доля половозрелых особей в различных мидиевых поселениях губы Чупа колеблется от 10 до 95%, а в среднем составляет примерно 60% от плотности поселения. Плодовитость мидий – довольно изменчивый показатель и зависит от комплекса факторов. Так, например, у

сублиторальных самок с длиной раковины 50–55 мм количество ооцитов в гонаде колеблется от 0.4 до 1.5 млн (Максимович, Герасимова, 1997).

Вымет половых продуктов происходит при температуре поверхностного слоя воды (0–3 м) 10°C или несколько выше. Обычно это имеет место в июне. В условиях Белого моря мидии размножаются только раз в году. В акватории губы Чупа наблюдаются в основном два пика нереста. Массовый нерест особей из данного биотопа длится несколько дней (до недели), в течение которых происходит вымет гамет.

Массовое появление личинок мидий в планктоне обычно приходится на середину июля. В конце июля начинается интенсивное оседание личинок в нижнем горизонте литорали и в самой верхней сублиторали на различные естественные (главным образом «нитчатые») субстраты, среди которых следует отметить водоросли – *Styctiosyphon subarcticulatus*, *Polisiphonia nigrescens*, *Dictiosyphon* 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 находится морская звезда (*Asterias rubens* L.).

Известно, что мидии обладают большим разнообразием паразитов и комменсалов. Так, для съедобной мидии отмечаются 28 видов паразитов и комменсалов, относящихся к 6 классам (Cheng, 1967). Мидии, обитающие на литорали и в верхней сублиторали Белого моря, на 46.9% инвазированы метацеркариями трематод. Экстенсивность заражения в зависимости от места сбора моллюсков варьирует от 8.8 до 100%, а интенсивность – от 5 до 108 экз. метацеркарий на особь (Кулачкова, Муравьева, 1982).

На открытых, мелководных, густо заселенных мидиевых банках в тканях моллюсков поселяется зеленая водоросль *Choricystis* sp. Скопления этих водорослей заметны на тканях мидий в виде темно-зеленых пятен. Раковины таких моллюсков деформированы с переднего края, а пораженные части гонад имеют недоразвитый вид. Поселение этой водоросли вызывает дегенерацию гонад мидий, морфологически выраженную в уменьшении числа ацинусов и в общем отставании их развития от гонад непораженных особей. Пораженность моллюсков водорослью на различных мидиевых банках составляет от 19 до 30% (Максимович, 1985).

Таким образом, исходя из особенности существования мидий в Белом море, здесь (применительно к возможности ее мариккультуры) в комплексе абиотических и биотических условий следует выделить положительные и отрицательные моменты.

Положительной стороной, благотворно влияющей на популяцию мидий, следует в первую очередь считать значительный летний прогрев поверхностных слоев воды, по сравнению, например, с более северным Баренцевым морем. Следует отметить, 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, привносящий биогены, обеспечивающие относительно высокую продукцию фитопланктона (одного из

основных компонентов питания мидий) – все это создает разнообразие условий, среди которых имеются и максимально благоприятные для поселений моллюсков по особенностям водообмена, наличию соответствующего естественного субстрата, защищенности от ветровых и ледовых влияний.

Следствием существования более или менее постоянных, мозаично расположенных по всему побережью природных поселений мидий является высокая численность (практически в каждый сезон, в соответствующее время) их личинок в планктоне.

Следует отметить, что по сравнению с большинством других морей, где обитают эти моллюски, в Белом море для мидий имеется относительно меньшее количество конкурентов за пищу, врагов и паразитов, что облегчает существование популяций данного вида вблизи границы своего ареала. Отсутствуют в Белом море и так называемые «красные приливы», вызываемые динофлагеллятами, преимущественно морскими одноклеточными организмами. Массовое развитие этих организмов может вызвать гибель культивируемых мидий, благодаря токсинам, вырабатываемым клетками динофлагеллят (Околотков, 1999; Matsuyama et al., 1997).

Отрицательной стороной Белого моря, с точки зрения особенностей существования в нем мидий и их культивирования, оказывается суровая зима (проявление континентальности климата) с ее многомесячным охлаждением вод, вплоть до отрицательной температуры. Следствием этого является низкий метаболизм зимой и практически полное прекращение роста мидий в течение почти полугода. В этот же период на литорали образуется порой двухметровой толщины пласт припайного льда. Этот лед, опираясь своим «морским» краем на валуны, может защищать обитателей литорали от прямого воздействия холодного воздуха, создавая своеобразный, благоприятный для обитателей литорали микроклимат. Тем не менее для большинства литоральных мидий толстый припайный лед является, безусловно, отрицательным фактором, поскольку многомесячное вмораживание в лед и механическое разрушение ледовых масс весной может вызвать (и вызывает) массовую гибель моллюсков. Поэтому, в частности, на скалистой литорали Белого моря отсутствуют массовые, в виде сплошного ковра, поселения мидий, столь характерные для нижнего горизонта литорали скалистых берегов Баренцева моря.

Не менее сильное механическое воздействие, чем обрушивание пластов припайного льда, оказывают на условия жизни 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 при своем перемещении «наваливаются» на отдельные участки берега, уничтожая при этом все живое.

Следствием сурового ледового режима и обильного снежного покрова является ежегодное сильное весеннее распреснение поверхностных 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 2 недель находится под губительным воздействием

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 и, кроме того, будучи связан с анаэробным обменом, приводит к накоплению (в результате асфиксии) кислых продуктов метаболизма, что, в конечном счете, приводит к гибели моллюсков (Алякринская, 1972; Голиков, Смирнова, 1974; Meenaksi, 1957).

Таким образом, ледовый режим Белого моря определяет целый комплекс отрицательных воздействий на естественные поселения моллюсков, прежде всего на литорали.

Сублиторальные поселения мидий также испытывают последствия суровых беломорских зим. Так, основная масса вод Белого моря сильно охлаждается за счет зимних морозов, и теплолюбивая бореальная фауна, к которой относится и мидия, может существовать лишь в сравнительно небольшом слое прогреваемых летом поверхностных вод, поэтому и нижняя граница массовых поселений мидий не превышает обычно 20–30 м.

Исходя из сказанного очевидно, что естественные поселения мидий в Белом море оказываются как бы «зажатыми» в узкий горизонт, вне которого их жизнедеятельность ограничивается в основном температурными условиями, действующими непосредственно или опосредованно через влияние льда или пресной воды, образующейся в результате весеннего таяния снега и льда.

Обобщение данных о характере воздействия на естественные поселения мидий Белого моря 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 мидий защищены от воздействия льда зимой и весеннего опреснения, однако летом их в меньшей степени коснется 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 подвергаются обсыханию, а зимой и, особенно, весной подвержены воздействию льдов и опресненной воды.

Учитывая вышесказанное, из всех основных приемов марикультуры мидий для Белого моря наиболее приемлемым является метод подвешного культивирования, так как он позволяет мидиям постоянно находиться в наиболее благоприятных условиях для роста.

Основное положение при культивировании мидий в Белом море должно заключаться в раскрытии и использовании их потенциальных возможностей жизнедеятельности в этом водоеме для того, чтобы в каждый сезон предельно ослабить влияние факторов, действующих на моллюсков отрицательно, и, наоборот, максимально использовать положительное (в данное время года) их воздействие. Собственно, это – общее положение для культивирования мидий в любых морях, но условия Белого моря (подчеркнем еще раз) в большей степени, чем где-либо, требуют соблюдения этого положения.

Обычно считается (и это отражено во многих крупных соответствующих биогеографических сводках), что *Mytilus edulis* в Белом море находится практически на границе своего ареала, и, соответственно, ее жизнедеятельность здесь, в условиях арктического водоема, угнетена. Это справедливо, если иметь в виду весь вид в целом. В то же время (и это крайне важно подчеркнуть) для беломорской популяции этого вида данные условия являются нормой, которая определилась в ходе длительной адаптации популяции особей, первоначально вселившихся в этот водоем из центральной части ареала данного вида. И это обстоятельство является основой для подхода к вопросу о возможности мидиевой марикультуры в Белом море.

Поскольку марикультура основана на использовании потенциальных возможностей объекта культивирования в конкретных условиях его обитания, необходимо не только определить, но и представить характер и динамику проявления этих возможностей в пространстве и времени. Это, в свою очередь, связано с анализом таких основных общебиологических понятий, как проблема видообразования, видовой разнообразия, определения характеристик функционирования биологических систем во времени и пространстве. Все эти понятия, имеющие самое непосредственное отношение к марикультуре, необходимо рассматривать в общем контексте теории адаптации.

В настоящее время во многих работах по марикультуре этим вопросам, к сожалению, не уделяется должного внимания. Между тем, по нашему мнению, именно они (их анализ) во многом и будут определять будущее марикультуры. В этой связи целесообразно привести слова крупного отечественного биолога, профессора Николая Львовича Гербильского, обосновавшего теорию биологического прогресса вида у осетровых. Он отмечал, что *«учет и анализ адаптаций, благоприятствующих успеху вида или более крупной систематической группы в природе, является первой необходимой и определяющей предпосылкой мероприятий по управлению численностью и ареалом и вместе с тем основой биотехники этих мероприятий»* (Гербильский, 1972, с. 101). Весь опыт наших работ по культивированию мидий полностью подтверждает это положение и способствует его дальнейшему развитию, поэтому в следующей главе основным положениям адаптационной стратегии биологических систем и механизмам, ее обеспечивающим, будет уделено специальное внимание.

### Г Л А В А 3. АДАПТАЦИЯ КАК ФОРМА ПРОЯВЛЕНИЯ ИНФОРМАЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Проблема адаптации занимает центральное положение в биологии. Можно сказать, что она является непреходящей биологической проблемой, актуальность которой не подвержена времени. Это естественно, поскольку сама жизнь представляет собой постоянный и непрерывный адаптационный процесс: не случайно адаптацию относят к первичным механизмам эволюции (Kinpe, 1963). Различным аспектам адаптации посвящено огромное количество работ, поток которых не иссякает и в наше время, однако до сих пор мы еще далеки от создания общей теории адаптации (Мейен, 1990; Уоддингтон, 1970). Одной из причин такого положения является, на наш взгляд, некоторая разобщенность и односторонность в исследованиях этого общебиологического явления. Разобщенность заключается в том, что, исследуя адаптацию либо конкретного организма к условиям среды обитания, либо конкретного органа (системы) данного организма опять-таки к конкретным условиям существования, порой не учитывается то, что все эти адаптации возникли в процессе длительной эволюции данного организма (биологической системы), и адаптация его отдельных систем в данное время должна рассматриваться в неотрывной связи с общеорганизменным и, более того, данным видовым уровнем адаптации во времени. Односторонность же проявляется в том, что в подавляющем большинстве исследований рассматриваются главным образом изменения тех или иных параметров жизнедеятельности организмов (реже систем более высокого уровня организации) вслед за изменением условий среды обитания в данное время. Иными словами, определяется ответная реакция организма (или его клеток, тканей, органов) на определенные изменения условий существования. Собственно, в изучении процесса адаптации и осуществляются в основном именно такого рода работы на разных уровнях организменной организации без учета того, насколько эти изменения соответствуют диапазонам жизнедеятельности биологической системы в данное время и как эти диапазоны могут изменяться в пределах ареала вида (Prosser, 1955; Vernberg W., Vernberg F., 1972; Hochachka, Somero, 1973; Khlebovich, 1981).

Естественно, при изменении тех или иных параметров среды (и в зависимости от величины этих изменений) будет соответственно изменяться и ответные реакции организма. Изучение конкретных параметров изменений функционирования различных организменных систем позволило накопить большое количество данных, которые,

тем не менее, сами по себе не позволяют ответить на ряд принципиальных вопросов, имеющих непосредственное отношение к адаптации с общепроизводческих, эволюционных позиций. Так, остается неясным ответ на такой простой (но в то же время и важнейший) вопрос: а, собственно, почему и каким образом происходят эти изменения функционирования живых систем?

Таким образом, несмотря на несомненную важность исследований по получению конкретных данных характера изменений тех или иных реакций организма при изменении условий существования, только такой подход к изучению адаптационного процесса не позволяет, на наш взгляд, представить его полную, целостную картину, от причины до следствия. Адаптационный процесс присущ всем биологическим системам, и основные закономерности его должны проявляться соответственно на всех уровнях их организации. Это положение имеет особую важность при биологическом обосновании марикультуры, поскольку здесь органически сочетаются ауто- и синэкологические исследования. Раскрытие и использование потенциальных возможностей объекта культивирования основано на изучении его адаптационных возможностей и реализации этих возможностей в условиях конкретной экосистемы, т. е. необходимо учитывать и адаптационную возможность самой экосистемы. Так, для оценки влияния марикультуры мидий на окружающую среду, помимо констатации тех или иных изменений в экосистеме, необходимо оценить, насколько эти изменения отразятся на ее функционировании. Для этого также необходимо рассмотреть общие принципы функционирования водных экосистем, их адаптационные возможности.

По сути дела, функционирование экосистем (в том числе и водных), основано на взаимодействии трех главных составляющих — потоке энергии, потоке веществ и потоке информации. И если первым двум (особенно первой) уделено и уделяется большое внимание (Алимов, 1987; Винберг, 1962 и др.), то последняя исследована еще крайне недостаточно, хотя практически во всех больших работах, посвященных общему анализу экосистем или сообществ, в их определении тем или иным образом упоминается эта составляющая. 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, отмечал и взаимоотношения этой системы со средой, определяющие развитие и функцию данной системы. Эти взаимоотношения обусловлены специфическими биологически активными веществами, производными метаболизма всех представителей биоты. Здесь следует отметить, что, когда речь идет о потоке информации, необходимо иметь в виду качественную сторону этого потока, во многом определяемую регуляторной химической коммуникацией, филогенетически наиболее древней и присущей всем живым системам. Иными словами, регуляторная химическая коммуникация — это только одно из звеньев соответствующей информационной связи. Наиболее четко положение о значимости химической коммуникации отражено в отечественной

литературе исследованиями школы академика С.С. Шварца. Одним из основных выводов этих исследований является то, что уже на самых ранних этапах развития жизни на Земле нормальное существование популяций даже самых примитивных видов требовало не только обеспечения соответствующей энергией, но и получения соответствующей информации о состоянии как слагающих популяцию особей, так и группировок биоты данной экосистемы. Далее отмечалось, что химическая коммуникация организмов осуществляется сигналами разных типов, специфичность которых определяется общей генетической и физиологической характеристикой конкретных индивидов и которые (сигналы) создают химический фон, определяющий и развитие отдельных видов и развитие 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 эта среда (т. е. вода) также является переносчиком различных химических сигналов, которые (среди других факторов) координируют разнообразие процессов жизнедеятельности и, в том числе, важнейший из них — репродуктивную активность организмов (Федоров, Кафар-Заде, 1976; Maig, Müller, 1986).

В литературе имеется много данных, в той или иной степени затрагивающих вопросы химической регуляции, имеющей место на уровне как отдельных организмов, так и различных сообществ. В основном констатируется, что такая регуляция имеется, и она широко распространена (Хайлов, 1971; Jorgensen, 1982). В последнее время появились работы, в которых была определена химическая природа некоторых регуляторных веществ. В основном были исследованы процессы регуляции личиночного развития и избирательного оседания личинок ряда морских беспозвоночных гидробионтов. Показано, что эти вещества, действующие в водных экосистемах, являются в основном биогенными моноаминами и пептидами, т. е. теми же соединениями, которые на уровне организма выполняют важнейшие регуляторные функции (Morse D., Morse A., 1988). Отметим, что работ подобного характера, затрагивающих регуляцию взаимодействия различных представителей биоты, уже достаточно много для того, чтобы констатировать тот факт, что химическая регуляция играет важную роль в функционировании водных экосистем. Для таких регуляторных веществ в свое время был предложен и соответствующий термин — «экомоны» (Seglen, 1974). Вместе с тем отмечается, что, несмотря на признание того факта, что химические компоненты выделений представителей биоты в окружающую среду являются одним из обязательных элементов экосистем, до сих пор их роль в экосистемах практически не изучена. Между тем, обогащение или обеднение среды подобными биологически активными веществами может существенно влиять на темпы развития популяций, соотношения полов, выживаемости потомства, соотношения видов животных и многое другое (Соколов, Зинкевич, 1986). Очевидно, что регуляторные процессы занимают ключевые позиции в жизнедеятельности всех биологических систем, в их адаптационной способности.

Таким образом, проблема адаптации как на организменном, так и на экосистемном уровнях для своего последующего решения требует создания целостной картины общих закономерностей эволюции биологических систем на нашей планете в пространстве и времени. В создании такой целостной картины адаптационной способности биологических систем нам представляется плодотворной концепция информационной связи (Kulakowski, 1998). Под информационной связью понимается свойство, проявляемое при взаимодействии биологических систем с источником информации, обусловленное необходимостью их соответствия конкретным условиям жизни. Информационная связь включает в себя три разные, но функционально взаимосвязанные звенья следующей триады:

- 1) источник информации,
- 2) канал связи (передача информации посредством различного рода сигналов),
- 3) потребитель информации (живые системы, получающие и адекватно реагирующие на необходимую именно для данных систем информацию).

Адекватность реагирования как раз и проявляется в соответствующей ответной реакции организма (других надорганизменных уровней организации биологических систем) путем изменения его функционирования. При биотической информационной связи в функционировании биологических систем ярко проявляется принцип обратной связи.

Таким образом, информационная связь, согласно вышеприведенному ее определению, не означает наличие какой-то абстрактной информации вообще, но, прежде всего, она представляет собой функциональную информацию, которая необходима и достаточна для оптимального функционирования именно данной биологической системы во времени и пространстве. Собственно, это и означает качественную характеристику информации, имеющую первостепенное значение в жизнедеятельности биологических систем (Серавин, 1973, 1997; Оноприенко, 1985).

Можно сказать, что адаптация (адаптационная способность) означает совокупность реакций живой системы, используемых для достижения ее соответствия изменившимся условиям существования. Это определение адаптации весьма близко к таковому данному Шкорбатовым (Шкорбатов, 1971). Мы считаем, что для представления об адаптации как о целостном эволюционном процессе целесообразно вышеприведенные определения рассматривать как проявления информационных связей в живых системах. В этом случае адаптацию живых систем можно рассматривать как форму (способ) проявления информационных связей.

Адаптация (в вышеприведенном ее определении) возникла со времени возникновения биологических систем. Поскольку условия жизни постоянно изменяются во времени и пространстве, эти системы с самого начала должны были иметь постоянную возможность оценивать данные изменения и постоянную же готовность соответствовать (т. е. адаптироваться) им, что и составляет сущность информационной связи. Таким образом, информационная связь

является обязательным условием существования и развития любого уровня организации биологических систем.

Проблема информации представляет огромную важность для понимания закономерностей развития биологических систем как в пространстве и времени, так и для понимания их функционирования в данное время и должна рассматриваться в неотъемлемой связи с главным фактором эволюции — естественным отбором.

Учитывая основные общие современные положения теории эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шмальгаузен, 1968), для более конкретного понимания роли информационных связей в жизнедеятельности организмов (систем) можно упрощенно представить суть эволюционного процесса следующим образом. С одной стороны, основная эволюционная задача любой биологической системы заключается в максимальном использовании любой возможности для сохранения и упрочения своего первоначального уровня жизнедеятельности (организации). Это достигается посредством реализации возможностей конкретного сложившегося генома данной системы без его принципиальных изменений. С другой стороны, эта эволюционная задача состоит в максимальном же использовании любой возможности для «выхода» из этого первоначального уровня и образования при соответствующих ситуациях новых (при возможном сохранении и первоначальном уровне) эволюционных форм. Подобный выход будет означать уже принципиальное изменение первоначального генома. Можно полагать, что это «противоречие» и является движущей силой эволюции, проявлением и результатом деятельности естественного отбора.

Исходя из эволюционного значения адаптаций в реализации потенций биологических систем, можно различать две стадии единого и непрерывного адаптационного процесса — наследуемые и ненаследуемые адаптации. Очевидно, что все существующие в настоящее время виды уже адаптированы к данным условиям обитания, что находит свое выражение в наследуемом генетическом статусе каждого вида. Соответственно, все особенности проявления жизнедеятельности особей (популяций) этих видов определяются их специфическим геномом. В то же время этот геном, в свою очередь, также является материалом для действия естественного отбора, и первая стадия этого действия проявляется главным образом в ненаследуемых адаптациях, некоторые из которых впоследствии могут стать уже наследуемыми.

Таким образом, все особенности проявления жизнедеятельности представителей данного вида (от молекулярного до общеорганизменного уровней) сложились в результате длительного адаптационного процесса (включающего взаимодействие наследуемых и ненаследуемых его стадий) и отражают реализацию возможностей одного и того же генома, специфического для данного вида. Различная реализация видового генома, начинающаяся уже на уровне особей, находит выражение в образовании различных внутривидовых модификаций, проявляемых и закрепляемых в популяционной структуре данного вида. Подобные модификации всегда имеются в природе, что в той или иной степени отражается как на

физиологических реакций особей различных популяций, так и на их морфологии.

В большинстве работ, посвященных адаптации организмов к факторам внешней среды, исследуются в основном ненаследственные адаптации. Часто такие адаптации рассматривают как адаптивные модификации или как акклимацию, хотя в действительности акклимация представляет собой компенсаторную реакцию организма в ответ на изменение какого-то одного фактора среды (Prosser, 1977), однако в природных условиях такие случаи чрезвычайно редки (Segal, 1961). В дальнейшем изложении все ненаследуемые адаптации организмов мы будем обозначать как фенотипические, отражающие проявление возможностей видового генома. Собственно, именно они и являются первичным материалом для естественного отбора, что в последующем (через вторую стадию адаптации) приводит к появлению новых эволюционных форм. Так, например, особи из разных популяций (соответственно и сами популяции) любого вида представляют собой целый спектр фенотипических адаптаций. Некоторые из них в дальнейшем и могут быть реализованы (при соответствующих условиях) для изменения первоначального жизненного уровня данного вида. Таким образом, ненаследуемые адаптации как раз и отражают в первую очередь потенциальную возможность любой биологической системы расширять и изменять свой первоначальный уровень жизнедеятельности. Можно полагать, что переход от первой ко второй стадии адаптации является основным проявлением эволюционных преобразований во времени и пространстве. Соответственно, пока жизнь существует на Земле, потенциальные возможности образования новых жизненных форм конкретной биологической системы (включая виды) и попытки ее реализации будут существовать всегда. Естественно, эти попытки могут быть успешными или нет, в основном благодаря постоянно возрастающей конкуренции. Протяженность процесса образования новых эволюционных форм зависит от уровня организации исходной биологической системы и чаще всего измеряется геологическим временем.

Суммируя сказанное выше, можно заключить, что адаптация в целом (включая две ее стадии) связана с процессом видообразования, что и определяет ее как первичный механизм эволюции. Здесь очень важно подчеркнуть, что постоянный в пространстве и времени адаптационный процесс любой биологической системы обусловлен ее же постоянной готовностью соответствовать изменяющимся условиям жизнедеятельности, и это соответствие определяется информационными связями. Что же лежит в основе такой постоянной готовности биологических систем адекватно реагировать на изменение условий жизни?

Система общеорганизменной регуляторной химической коммуникации (ОРХК) является главной функциональной основой информационной связи. Именно благодаря ей осуществляется трансформация информационного сигнала в биологических системах, что приводит к их адекватной ответной реакции, согласно данной информации. Иначе говоря, ОРХК является связующим звеном между причиной и следствием в адаптационном процессе. На организменном уровне регуляторная химическая коммуникация

осуществляется специфическими биологически активными веществами, изначально в эволюции занимающими ключевые позиции в регуляции клеточного метаболизма (Коштойнц, 1963; Бузников, 1987). В процессе жизнедеятельности организмов многие из этих биологически активных веществ постоянно поступают в окружающую среду. Здесь они (наряду с другими метаболитами) могут выполнять роль информационных сигналов при биотической информационной связи (межорганизменный уровень регуляции). Следует особо подчеркнуть, что данные регуляторные биологически активные вещества являются сходными по химической природе и действию у всех представителей биоты (Муромцев, Данилина, 1996). Это и определяет универсальный характер проявления регуляторной химической коммуникации в соответствующей информационной связи и принципиально сходный механизм регуляции функционирования любого уровня организации биологических систем на нашей планете.

Со времени образования многоклеточных животных система ЦРЖК получает свое морфологическое выражение в формировании нейросекреторной, нервной и эндокринной систем, функционально взаимосвязанных. Нейросекреторная система (НСС) – филогенетически наиболее древняя и координирует функционирование двух других, появившихся у относительно высокоорганизованных многоклеточных животных. Основные элементы НСС (нейросекреторные клетки, локализованные главным образом в церебральных отделах ЦНС практически у всех представителей Metazoa) вырабатывают нейросекреторный материал, который поступает в кроветок (в общем случае – в циркулирующие жидкости организма), и уже в виде нейрогормонов оказывают регулирующее влияние на протекание всех процессов жизнедеятельности (включая и регуляцию функционирования генома) (Поленов, 1968; Gerch, 1976; Highnam, Hill, 1977).

В ряде отечественных работ дана новая интерпретация сущности явления нейросекреции, эволюции и функции основных элементов нейроэндокринной системы (Кулаковский, 1988; Поленов, Кулаковский, 1989). Суть этой интерпретации заключается в следующем. Прежде всего, данное явление (т. е. нейросекреция) присуще всем представителям животного царства, а не только тем, у которых имеется нервная система. Далее было показано, что элементы нейроэндокринной системы функционируют таким образом, что на протяжении большей части жизненного цикла организмов нейрогормоны постоянно (причем в избыточном количестве) присутствуют в их крови. Это означает, что в крови любого организма, находящегося в нормальных условиях своей жизнедеятельности, в то же время постоянно имеется некоторое количество нейрогормонов, не принимающих непосредственного участия в регуляции тех или иных функций организма. Можно сказать, что такой избыток регуляторных веществ является своего рода стратегическим резервом, который может быть использован при определенных изменениях условий жизни организма. Следовательно, любой организм, находящийся в оптимальных условиях жизнедеятельности, имеет в то же время постоянную возможность и готовность существовать за пределами данных оптимальных условий.

Именно такие принципиально важные особенности функционирования системы ОРХК и определяют характер как «повседневной» регуляции жизнедеятельности биологических систем, так и их возможность (и готовность) адекватного реагирования согласно соответствующим информационным связям во времени и пространстве. В связи с этим встает вопрос об определении основных понятий жизнедеятельности биологических систем.

Для оценки жизнедеятельности организмов обычно используются понятия их толерантности и резистентности (толерантный и резистентный диапазоны) по отношению к абиотическим факторам среды обитания. Резистентность (устойчивость) понимается, как неспособность организмов приспособиться к данной среде, что означает их гибель. В том случае, когда организм может жить в диапазоне изменяющихся факторов среды, говорят о его толерантности в этом диапазоне. Соответственно, иногда различают и две формы адаптации — «resistance» и «capacity adaptation» (Kinne, 1971, Precht, 1958; Prosser, 1964). Следует отметить, что до настоящего времени понятия нормы, толерантности и резистентности довольно нечетко определены и порождают иногда значительные трудности в их использовании (Бергер, 1986). Между тем при исследовании адаптационных процессов совершенно необходимо иметь четкое представление о возможностях жизнедеятельности биологических систем в данное время. Ниже, исходя из особенностей функционирования системы ОРХК в соответствующих информационных связях, мы предлагаем наше понимание основных функциональных состояний в жизнедеятельности биологических систем в зависимости от условий среды.

Имеются три основных состояния жизнедеятельности, характеризующих функционирование любой биологической системы в данное время, которые можно обозначить как оптимум, толерантность и резистентность. Каждому такому состоянию свойственны определенные величины изменений факторов среды, представляющие соответствующие диапазоны — оптимальный, толерантный, резистентный. Согласно концепции информационной связи, учитывая ведущую роль системы ОРХК в трансформации информационного сигнала, можно дать следующее объяснение сущности этих диапазонов и их изменений во времени и пространстве.

Оптимальный диапазон жизнедеятельности особой конкретной популяции соответствует такому состоянию функционирования системы общеорганизменной регуляторной химической коммуникации, при котором избыток нейрого르몬ов, имеющийся в данное время, не принимает непосредственного участия в регуляции процессов жизнедеятельности при изменении факторов среды обитания в пределах этого диапазона. Этот избыток может трансформироваться в организме различными путями, и в результате метаболизма те или иные регуляторные вещества (или их дериваты) поступают также и в окружающую среду.

Толерантный диапазон соответствует всем значениям изменений факторов среды, т. е. всему диапазону таких изменений, в пределах которого организм данной популяции, попадающий сюда из оптимальных условий своего существования (из оптимального диапазона).

способен здесь жить. Можно сказать, что в пределах толерантного диапазона реализуется первая стадия адаптации. Таким образом, толерантный диапазон представляет область жизнедеятельности, где уже имеют место определенные изменения условий существования по сравнению с таковыми в оптимальном диапазоне), и чем ближе к границам толерантного диапазона, тем эти изменения значительнее. Подобные изменения условий отражаются, прежде всего, на особенностях функционирования самой регуляторной системы, которые проявляются в вовлечении изначально имеющегося избытка нейроморфонов в регуляцию разнообразных функций согласно изменившимся условиям. Одновременно с этим происходит и становление нового (согласно новым условиям жизни) уровня функционирования самой регуляторной системы: чем более значительны изменения факторов среды, чем больше (по сравнению с оптимальным диапазоном) нагрузка на организм, тем более глубокие изменения происходят и в функционировании системы ОРХК. В общем случае можно сказать, что границы толерантного диапазона определяются тем избытком регуляторных веществ, который имеется при оптимальных условиях жизни данного организма. Собственно, именно это и позволяет организмам, обитающим в оптимальном диапазоне, иметь постоянную возможность и готовность сразу же адаптироваться при всех изменениях среды обитания в их толерантном диапазоне. На самых границах толерантного диапазона уже все нейрогормональные ресурсы (включая и избыток) используются на регуляторные цели, и в этом случае можно говорить о стрессе. Напомним, если организм из оптимальных условий сразу же попадает за пределы своего изначально толерантного диапазона (т. е. в условия резистентного диапазона), то в этом случае он непременно погибнет. Может ли организм данной популяции, находящийся в оптимальных условиях, существовать за пределами своего изначально толерантного диапазона, т. е. в резистентном диапазоне? Да, может, но для этого необходима соответствующая предварительная адаптация на границах его толерантного диапазона. Резистентный диапазон как раз и представляет область жизнедеятельности, где существование организмов данной популяции возможно только лишь после предварительной адаптации на границах их первоначального толерантного диапазона. Переход в резистентный диапазон будет означать соответственно существенное изменение первоначальных оптимального и толерантного диапазонов. Очевидно, что в понятии резистентного диапазона на первый взгляд кроется некоторая противоречивость. В самом деле, о каком диапазоне жизнедеятельности может идти речь, если организм, перенесенный сюда из своего оптимального диапазона, не может здесь жить? Мы считаем, что трудности в понимании всех этих диапазонов (и, прежде всего — резистентного) относительно легко преодолимы при предлагаемом нами понимании адаптации как формы проявления информационных связей. При таком подходе становится понятным смещение всех этих диапазонов в процессе жизнедеятельности биологических систем во времени и пространстве. Так, в природных условиях с учетом временного фактора имеются постоянные постепенные переходы особой

популяций данного вида из одних диапазонов в другие. Здесь можно отметить, что резистентный диапазон шире толерантного и представляет собой потенциально возможные пределы жизнедеятельности особей популяций для данного вида.

Таким образом, конкретные границы всех диапазонов жизнедеятельности определяются конкретными информационными связями, которые по характеру проявления различны во времени и пространстве, поэтому организмы одного и того же вида, но из разных его популяций, обычно отличаются своими диапазонами жизнедеятельности в соответствии с условиями среды обитания. Это, в свою очередь, отражается и на всех особенностях функционирования организмов данных популяций. Собственно, именно эти особенности и изучаются при разного рода популяционных исследованиях. Границы диапазонов изначально определяются историческим развитием данных биологических систем. Так, диапазоны стенобионтных организмов намного уже, чем эврибионтных, но какими бы незначительными они ни были, они всегда есть.

Границы всех этих диапазонов и особенности их изменений зависят от уровня организации биологических систем (особь, популяция, вид). Так, особи и популяции данного вида способны «переходить» границы их первоначального резистентного диапазона и приближаться к границам резистентного диапазона, характерного вообще для этого вида, без существенного изменения своей видовой принадлежности. Что же касается вида как такового, подобный выход за пределы своего резистентного диапазона будет означать образование новой эволюционной формы (подвид, новый вид).

Процесс изменения первоначальных диапазонов жизнедеятельности биологических систем постоянно происходит в природе и, проявляясь во взаимодействии ненаследуемых и наследуемых адаптаций, означает их постоянную эволюцию. В отношении ненаследуемых адаптаций этот процесс в определенной степени (для особей) и очень быстро может быть достигнут в эксперименте. Так, используя метод ступенчатой акклимации, можно изменить первоначальные диапазоны жизнедеятельности особей данных популяций и приблизиться к границам резистентного диапазона данного вида (Khlebovich, Kondratenkov, 1973). Применение этого метода в лабораторных условиях позволяет за относительно короткое время (например, в отношении акклимации беспозвоночных гидробионтов к солености среды изменение диапазонов жизнедеятельности занимает всего около 2–2.5 недель) представить адаптационные процессы, занимающие в природе длительный временной период. Сущность метода ступенчатой акклимации можно объяснить следующим образом. Как уже было отмечено, при помещении организма из оптимальных условий существования сразу же на границы его толерантного диапазона все нейрогормональные резервы (избыток) используются для регуляции функций, обеспечивающих поддержание жизнедеятельности в таких экстремальных условиях. За время, когда эти резервы посредством регуляции функций обеспечивают приспособление (адаптацию) организма, сама регуляторная система вырабатывает новый стабильный уровень функционирования, соответствующий новым условиям жизни, т. е. можно

сказать, что и сама регуляторная система адаптируется к этим новым условиям (Кулаковский, 1976; Львова, Кулаковский, 1979; Kulakowski, Lvova, 1978). Что означает этот новый стабильный уровень функционирования? Это означает изменение (по сравнению с нормой) баланса между нейрогормонами, непосредственно принимающими участие в регуляции функций при новых условиях жизни и теми, которые будут находиться в избытке. В общем случае избыточного количества нейрогормонов при новых условиях существования будет меньше, но в любом случае новый стабильный уровень жизнедеятельности будет характеризоваться наличием определенного избытка регуляторных веществ. Когда регуляторная система организма достигнет такого нового стабильного уровня функционирования, это и будет означать завершение акклимации (адаптации) на границах первоначального толерантного диапазона. Соответственно, это будет означать и установление новых диапазонов жизнедеятельности. При этом новый образовавшийся толерантный диапазон будет занимать уже часть изначального резистентного. Иными словами, теперь организм может жить в тех условиях, в которых раньше он погибал. Отметим еще раз, что все вновь установившиеся диапазоны жизнедеятельности будут в данном случае ограничены по сравнению с исходными. Таким образом, особь в природных условиях может существовать в зоне своего резистентного диапазона только после достижения нового соответствующего функционального уровня его регуляторной системы на границах первоначального толерантного диапазона. После этого возможны и следующие ступени перехода, т. е. изменение уже вновь образовавшихся на предыдущей ступени диапазонов жизнедеятельности. Таким образом, очевидно, что диапазоны жизнедеятельности не являются постоянными в пространстве и времени, а могут смещаться в зависимости от соответствующих информационных связей, и то, что было ранее зоной резистентности для данной биологической системы, может впоследствии становиться толерантным и даже оптимальным ее диапазоном. Подчеркнем, что такая ступенчатая адаптация необходима только лишь в случае «выхода» организма за границы его изначального толерантного диапазона. В пределах же самого толерантного диапазона она, естественно, не нужна.

Проявление диапазонов жизнедеятельности любых биологических систем определяется в целом соответствующими информационными связями. Данное положение крайне важно иметь в виду для понимания различий этих диапазонов в зависимости от условий обитания и уровня организации живых систем. Так, особи одной из популяций данного вида, обитающие возле границ его ареала (например, мидия из Белого моря), адаптированы к таким условиям существования. Следовательно, они должны иметь здесь все вышеупомянутые диапазоны жизнедеятельности, и они, действительно, их имеют. Естественно, эти диапазоны могут значительно отличаться от таковых особей популяций, обитающих в оптимальных условиях существования данного вида, но и в том, и другом случае имеется свой оптимальный диапазон жизнедеятельности особей популяций одного и того же вида, т. е. для каждой популяции данного вида, для каждой особи той или иной популяции имеются

свои диапазоны жизнедеятельности. В этой связи возникают важные вопросы – что такое оптимальные (нормальные) условия жизнедеятельности? Что такое вообще норма реакции биологических систем? Подчеркнем еще раз, что каждый диапазон (его проявление) определяется конкретными информационными связями. Так, в вышеприведенном примере (популяция на границе ареала вида) оптимальный диапазон жизнедеятельности особей этой популяции не является оптимальным *sensu stricto* для данного вида в целом. Этот диапазон является оптимальным исключительно для особей рассматриваемой популяции, и он образовался в результате длительного процесса адаптации особей данной популяции, что как раз и отражает стремление любого вида расширить свое присутствие в новых биотопах и образовать новые эволюционные формы.

Проявление диапазонов жизнедеятельности биологических систем можно следующим образом объяснить с позиций концепции информационной связи. Как было отмечено выше, основным звеном информационной триады является регуляторная система. Стабильное существование организмов возможно только при постоянном наличии избытка регуляторных веществ. Другими словами, имеется определенный баланс между регуляторными веществами, принимающими участие в регуляции функций организма при данных условиях существования, и теми, которые не принимают участия (те находящимися в избытке). Особенности жизнедеятельности (метаболизм) особей различных популяций одного и того же вида как раз и определяются характером такого баланса, в свою очередь отражающим характер конкретной информационной связи. В настоящее время довольно затруднительно определить точный нейрогормональный баланс, выявить его качественные и количественные составляющие и соотнести их с конкретными условиями жизни. В общем случае в качестве интегральной оценки проявления нейрогормонального баланса можно считать, что оптимальные условия жизни организмов соответствуют такому характеру функционирования системы ОРХК, когда регуляторные вещества обеспечивают главным образом процессы роста и репродукции и в меньшей степени используются для поддержания способности организмов противодействовать неблагоприятному влиянию условий среды обитания. Следовательно, условия того местообитания, где эти параметры жизнедеятельности являются наиболее лучшими и стабильными по сравнению с таковыми особей других популяций, и представляют собой оптимальные (или нормальные) условия жизни для всего данного вида. Таким образом, оптимальные (нормальные) условия находятся в пределах оптимального диапазона жизнедеятельности. Норма реакции организма представляет собой любые характеристики его жизнедеятельности в оптимальном диапазоне. Подчеркнем, что все эти определения корректны только лишь учетом конкретных условий среды обитания.

Так, особи различных популяций *Mytilus edulis* значительно различаются по темпам роста. Наиболее высоким темпом роста отличаются особи популяций мидий из Северной Атлантики (Gosling, 1992). Иными словами, именно здесь и имеются оптимальные условия жизнедеятельности для вида в целом. Однако, как уже было

отмечено, любая живая система использует любую возможность для расширения первоначального уровня жизнедеятельности и образования новых модификаций. Так, у мидий (как и у большинства других животных) имеется много популяций, особи которых характеризуются своими диапазонами жизнедеятельности. Эти диапазоны могут значительно отличаться от таковых особей популяций, обитающих в нормальных (подчеркнем, для данного вида в целом) условиях. Благодаря естественной ступенчатой адаптации, особи популяций, обитающих на границах ареала вида, и могут представлять такие модификации. Стабильное существование при таких экстремальных (опять-таки для вида в целом!) условиях возможно только благодаря соответствующим изменениям морфофункциональных характеристик жизнедеятельности особей. Такие особи из нормальных (именно для данной популяции) условий обитания в ряде случаев уже неспособны выжить при помещении их в условия нормы для всего вида в целом, поскольку толерантные диапазоны особей этих популяций (одна — на границе ареала, другая — в условиях нормы для вида в целом) уже не «перекрываются». А это означает, что при вышеуказанных перемещениях особи попадают из нормы сразу же в резистентный диапазон, что означает их гибель. Подобные примеры достаточно хорошо известны (Schlieper, 1958; Binyon, 1961).

Таким образом, особи популяций, обитающих возле границ резистентного диапазона данного вида, в ряде случаев и могут представлять собой или физиологические расы, или подвиды с перспективой в дальнейшем образовать и новый вид. Собственно, здесь хорошо проявляется положение о том, что в каждом данном отрезке времени не только популяции, но и виды могут находиться *in statu nascendi* (т. е. в процессе становления) (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Именно такие переходные формы, уже значительно отличающиеся (и некоторые отличия наследственно закреплены) от нормы для данного вида в целом, но еще не приобретшие стабильных отличительных, новых, наследственно закрепленных видовых признаков и представляют (и всегда будут представлять) определенные трудности для специалистов-систематиков. Очевидно, процесс естественной ступенчатой адаптации очень длительный и в принципе никогда не завершится (имеется в виду процесс образования новых эволюционных форм), как никогда не завершается и процесс видообразования. Палеонтологические данные хорошо подтверждают это положение.

Регуляторные биологические вещества системы ОРХК обеспечивают регуляцию адаптационных процессов при соответствующей информационной связи не только на организменном уровне. Они способны нести и передавать информацию другим особям популяции (сообщества) (проявление биотической межорганизменной информационной связи). Это означает возможность передачи соответствующей информации от одних особей другим, что имеет исключительно важное значение в функционировании всех (в том числе и водных) экосистем (Кулаквский, 1976).

Таким образом, адаптационные процессы на всех уровнях организации биологических систем принципиально сходны и определяются соответствующими информационными связями.

При работах по марикультуре мидий в Белом море необходимо учитывать и использовать положения, вытекающие из концепции информационных связей, поскольку они позволяют определить оптимальные условия культивирования без существенного нарушения сложившихся экосистем этого арктического водоема.

В заключение этой главы необходимо отметить, что, хотя принципы и механизмы регуляции процессов адаптации согласно информационным связям являются, на наш взгляд, общими для всех без исключения биологических систем, их проявление в каждом конкретном случае определяется конкретным взаимодействием внутри- и межорганизменной регуляторной химической коммуникации, выработавшейся в ходе всей предшествующей эволюции организмов, популяций, сообществ, в эволюции экосистем.

Основываясь на вышеизложенных теоретических положениях, определяющих характер функционирования биологических систем, в последующих главах будут приведены результаты исследований по культивированию мидий на разных этапах становления промышленной мидиевой марикультуры в Белом море.

## Г Л А В А 4. РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Для оценки возможности использования метода подвесной марикультуры мидий в Белом море нами первоначально были осуществлены экспериментальные исследования по их культивированию в бухтах Круглая и Кривозерская Чупинской губы, расположенных рядом с биостанцией ЗИН РАН (мыс Картеш).

Цель этого этапа работ заключалась в определении принципиальной возможности марикультуры мидий в Белом море и, исходя из полученных результатов, в постановке следующего вопроса – о возможности уже промышленного культивирования.

Исследования по особенностям развития мидий на искусственных субстратах в целях марикультуры в Белом море были начаты в июне 1975 г. Именно в вышеупомянутых бухтах и начиналась мидиевая марикультура на Белом море. Силами сотрудников станции здесь были изготовлены и установлены первые носители – деревянные плоты, оснащенные искусственными субстратами различного типа (пластинами асбоцементной фанеры, капроновыми канатами, капроновой делью) для изучения характера оседания на них и роста молоди мидий (Кулаковский, Кунин, 1982). Плоты-носители, закрепленные якорями, постоянно находились на поверхности воды и зимой вмерзали в лед.

Искусственные субстраты размещались в верхнем 5-метровом слое воды. За все время экспонирования субстратов в море они не соприкасались ни с грунтом, ни со льдом, поскольку глубина мест постановки плотов составляла около 10 м (в отлив). Для предотвращения вмерзания верхней части субстратов в лед осенью (перед ледоставом) они заглублялись на 1,5 м от нижней поверхности носителей. Весной, когда акватория освобождалась ото льда, субстраты переводились в исходное (летнее) положение.

В июле 1978 г. в связи с расширением задач исследований и апробацией созданной (на основе полученных первоначальных данных) новой биотехнологии в другой бухте – Кривозерской (также вблизи биостанции), в месте, которое условно можно назвать проливом, также силами станции было установлено еще одно экспериментальное хозяйство, носителями для искусственных субстратов которого служили уже плоты оригинальной конструкции, изготовленные из полиэтиленовых труб (Кулаковский, Кунин, 1983).

Поскольку целью этого предварительного этапа исследований являлась оценка принципиальной возможности марикультуры мидий в Белом море, то здесь в основном обращалось внимание на общие характеристики развития мидиевого поселения на искусственных

субстратах и их отличия от таковых естественных поселений. Соответственно, в первую очередь изучался темп роста культивируемых моллюсков.

Для анализа качественного и количественного состава организмов-обработателей с трех горизонтов искусственных субстратов (0.5, 2.5 и 5 м) отбирали соответствующие пробы. В июле 1975 г. сборы материала носили декадный характер, с сентября 1975 и до конца 1976 г. — один раз в месяц, за небольшими исключениями в зимний период. С 1977 г. отбор материала производили 4 раза в год.

Образцы субстратов (пробы) с вышеуказанных горизонтов доставляли в лабораторию, где и осуществлялась количественная и качественная обработка материала по наиболее массовым представителям фауны обрастания, и, естественно, в первую очередь учитывали самих мидий. Все количественные расчеты приводили к 1 м<sup>2</sup> тех или иных искусственных субстратов. Во время съемок отбирали также пробы планктона, определяли температуру и соленость воды на соответствующих горизонтах.

Для выяснения динамики водных масс в месте постановки экспериментальных установок по выращиванию мидий проводили исследования по характеру водообмена в данной акватории. В течение года определяли также величины освещенности на соответствующих горизонтах.

В плане сравнения данных по размерно-возрастному составу культивируемых на искусственных субстратах мидий с особями естественных поселений выполнены исследования на ближайших от места постановки экспериментальных хозяйств мидиевых банках.

С целью выяснения особенностей роста мидий в зависимости от гидрологических условий в разных местах акватории губы Чупа устанавливали серии биев с аналогичными экспериментальным хозяйствам субстратами.

Для получения данных по индивидуальному росту мидий в условиях подвешного культивирования использовали садки, куда помещали меченые особи. Каждый отобранный моллюск имел свой номер, наносимый на створку раковины иглой. Садки с этими мидиями вывешивали на соответствующие горизонты данных хозяйств и периодически проводили измерение длины раковины моллюсков.

Проводили также специальные наблюдения за динамикой численности и интенсивностью развития на искусственных субстратах морской звезды — *Asterias rubens* L.

Оседание личинок мидий на искусственные субстраты началось 21 июля 1975 г. при температуре поверхностного слоя воды 13.5°C. Наибольшая скорость оседания наблюдалась в конце июля-начале августа. Максимумам оседания личинок на субстраты горизонта 0.5 м (10–16 тыс. экз./м<sup>2</sup> в сутки) предшествовали и наиболее высокие величины температуры воды (17–17.5°C).

На этом этапе исследований было отмечено, что оседание личинок происходит более интенсивно на те искусственные субстраты, которые выставляли в море не во время пика численности личинок мидий в планктоне, а примерно за неделю до него. Также было отмечено, что в разные годы время появления массового количества

личинок мидий в планктоне данной акватории и их оседание на субстраты варьировало. Так, в более холодный 1976 г сроки максимального количества осевшей молодежи мидий запаздывали по сравнению с предыдущим годом на 10–15 дней (Сиренко, Кунин, 1977).

Размер раковины (максимальная длина) только что осевшей на субстраты молодежи мидий, по многолетним нашим наблюдениям, примерно одинаковый и составляет в среднем 0.35 мм. Сходные размеры приводятся многими авторами для молодежи мидий из разных морей. Здесь достаточно сослаться на работы Милейковского и Торсона (Милейковский, 1958; Thorson, 1946, 1956).

Анализ размерной структуры молодежи мидий в конце первого сезона роста на искусственных субстратах позволил выявить заметную их дискретность, что является результатом протяженности во времени и различной интенсивности вымета половых продуктов мидиями разных популяций, локализованных в естественных поселениях района наших исследований.

К концу первого сезона наблюдений молодежь мидий на искусственных субстратах по размерам группируется в 6 когорт, более или менее сохраняющихся еще и во втором сезоне (рис. 2). На всех трех горизонтах искусственных субстратов рассматриваемого сезона первая когорта мидий появилась в конце второй декады июля, вторая и третья – в третьей декаде июля, когда наблюдалась максимальная освещенность – 31 тыс. люкс на горизонте 0.5 м; четвертая когорты – в начале августа, пятая – в середине августа и шестая – в начале сентября.

В первой декаде августа, ко времени оседания молодежи большинства когорт, происходит ее интенсивный рост, продолжающийся до начала сентября, когда температура воды снижается до 10°C, а освещенность – до 8 тыс. люкс. С начала сентября до середины ноября темп линейного роста замедляется примерно в 5 раз по сравнению с таковым в августе. Линейный и, в особенности, весовой рост молодежи мидий первых когорт значительно выше последующих на всех трех горизонтах, что, по всей вероятности, обусловлено не одинаковой степенью влияния (продолжительности) одних и тех же величин температуры воды на молодежь одинакового возраста. Соответственно, особенно низкие показатели роста у особей последней, в данном случае шестой когорты. Поскольку по численности в первый сезон преобладают особи последних четырех когорт, они и определяют средний размер особей всей генерации (табл. 3).

В целом за весь период этих исследований как в бухте Круглой, так и в других местах акватории губы Чупа, где устанавливались искусственные субстраты, имеет место тенденция уменьшения скорости роста по мере увеличения глубины поселения моллюсков на искусственных субстратах в условиях подвешенного культивирования. Это связано главным образом с относительным уменьшением значений температуры воды, освещенности и (возможно, как следствие этого) пищевых ресурсов. По этим же причинам скорость роста мидий уменьшается к зимнему периоду. По трехлетним наблюдениям этого предварительного (экспериментального) периода

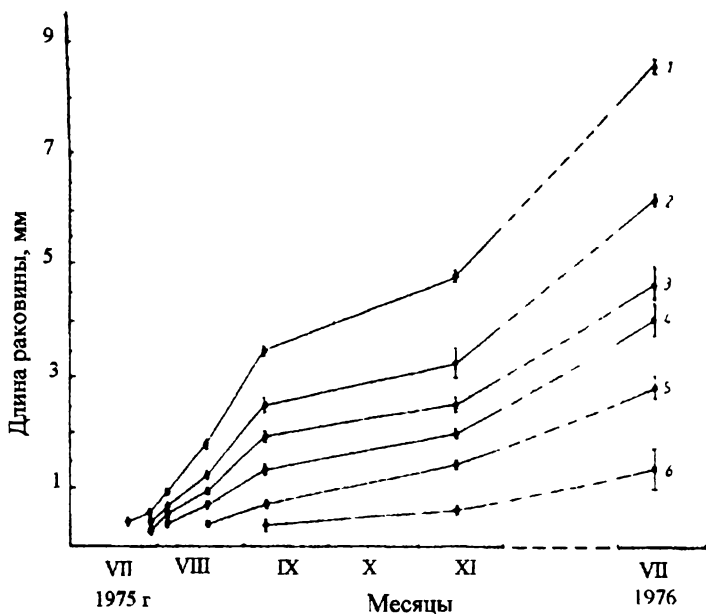


Рис.2. Линейный рост мидий генерации 1975 г. на искусственных субстратах:  
1-6 - когорты.

Таблица 3  
Длина раковины мидий различных когорт к концу первого сезона роста на искусственных субстратах ( бухта Круглая )

Гори- зонт, м	Средняя длина раковины к 13 ноября 1975 г., мм						Средняя длина мидий генерации 1975 г., мм
	когорты						
	I	II	III	IV	V	VI	
0.5	4.80	3.30	2.53	1.96	1.38	0.60	2.43
2.5	4.75	3.50	2.70	2.06	1.11	0.43	2.40
5.0	3.80	2.90	2.30	1.70	1.11	0.40	2.00

работ по марикультуре мидий можно заключить, что в акватории исследований оптимальные для роста моллюсков значения температур находятся в интервале 9,5–17,5°C при колебаниях освещенности поверхностного слоя воды (0,5 м) от 8 до 10 тыс. люкс. Соленость воды в районе исследований колеблется в основном в пределах 17–27‰. Более высокие величины солености приходится на конец осени и зиму. Весной же, во время таяния льда и снега, верхний 2-метровый слой воды подо льдом может распреться очень сильно, до 2–5‰. Существенной корреляции между ростом мидий и величинами солености в бухтах Круглой и Кривоозерской не наблюдалось, по всей вероятности, благодаря тому, что в каждый конкретный сезон величины солености здесь были практически одинаковыми во всем слое воды, занимаемом искусственными субстратами.

Следует подчеркнуть, что наличие выделенных нами 6 когорт молоди мидий в первом сезоне их роста на искусственных субстратах вовсе не означает, что и в других районах моря, или же в другие сезоны в той же самой акватории, этих когорт будет именно шесть. Здесь можно отметить, что разноразмерные группировки молоди мидий (когорты) генерации конкретного года, скорее всего, будут всегда, но их количество, градации, а также сроки появления на искусственных субстратах будут разными в зависимости от конкретных обстоятельств как во времени, так и в пространстве.

Анализ темпов роста мидий каждой когорты и их удельного значения в общей биомассе и численности к концу второго сезона наблюдений в данном районе на примере моллюсков с горизонта 0,5 м показывает, что особи третьей, четвертой и пятой когорты в совокупности составляют 75% общей биомассы и 80% численности. Особи первой и второй когорты составляют около 23% общей биомассы, а шестой – лишь 2%.

Основное количество молоди мидий осело на субстраты экспериментальных установок к 8 сентября 1975 г. Следует отметить, что на горизонте 2,5 м еще некоторое время продолжалось оседание, по всей видимости, в связи с усилением осеннего ветрового влияния, способствующего откреплению с различных естественных субстратов первоначально осевшей молоди, которая приступает уже к вторичному оседанию, в том числе и на искусственные субстраты. На этом же горизонте наблюдались и максимальные за первый сезон роста величины плотности и биомассы моллюсков (788 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 292 г/м<sup>2</sup> соответственно).

В конце первого сезона численность молоди мидий на горизонте 0,5 м была ниже, чем на других. В начале второй декады июля следующего сезона роста максимальные значения плотности поселения и биомассы мидий отмечаются на горизонте 0,5 м. Эти соотношения в течение первого в основном сезона роста подвержены некоторым изменениям по рассматриваемым горизонтам, но с конца второго сезона роста биомасса мидий на горизонте 0,5 м была выше таковой на остальных горизонтах. В дальнейшем до конца третьего сезона роста происходит уменьшение плотности поселения мидий на всех горизонтах при увеличении биомассы оставшихся на субстратах особей. Следует отметить крайне незначительный рост биомассы моллюсков на горизонте 5 м. Собственно, на этом горизонте к концу третьего сезона наблюдений мидии как таковые вообще отсутствовали (табл. 4).

Таблица 4

Численность (экз/м<sup>2</sup>) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) культивируемых мидий (генерация 1975 г.)

Горизонт, м	Показатель	Время съемки материала			
		13.11.75	13.07.76	04.11.76	19.09.77
0.5	Численность	151000	54000	16900	8800
	Биомасса	112	493	11580	21800
2.5	Численность	788000	52000	45500	14000
	Биомасса	292	218	4859	16300
5.0	Численность	37500	37500	2800	300
	Биомасса	259	31	585	241
					30.11.78
					8000
					37140
					6800
					23260
					0
					0

Таблица 14

## Весовые показатели культивируемых мидий (г)

Показатели	Апрель		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь	
	3+	4+	3+	4+	4+	4+	4+	4+	4+	4+	4+	
Общая масса	6.81	8.93	8.36	8.93	8.93	9.52	9.52	10.44	10.44	11.66	11.66	
Масса сырого мяса	1.55	2.20	2.74	2.20	2.20	2.13	2.13	2.50	2.50	2.97	2.97	
Масса сухого мяса	0.25	0.32	0.43	0.32	0.32	0.37	0.37	0.41	0.41	0.56	0.56	
Масса створок	2.0	3.12	2.09	3.12	3.12	2.65	2.65	3.17	3.17	3.17	3.17	
Масса межстворчатой жидкости	3.26	3.61	3.53	3.61	3.61	4.74	4.74	4.77	4.77	5.52	5.52	

Анализ роста мидий генерации 1975 г., помещенных в садки, показал, что 95% их годового линейного прироста приходится на период с начала мая по конец октября. При отрицательных температурах воды линейный прирост составляет всего лишь 5% от годового. Самый значительный линейный прирост моллюсков за сутки (0.2 мм в 1976 и 1977 гг.) отмечен в конце июля - начале августа, когда значения температуры воды были 13.0-17.5°C. В декабре - апреле, при отрицательной температуре, прирост за сутки составлял 0.0025-0.0037 мм (средняя расчетная величина за зимний период) (Сиренко, Саранчова, 1979).

К концу третьего сезона роста культивируемые мидии с экспериментального хозяйства бухты Круглой превышали по размерам наиболее крупных моллюсков с естественных поселений, расположенных в непосредственной близости от хозяйства (Иванов наволок, бухта Лебяжья), и были сопоставимы с мидиями банки Левин наволок, локализованной в кутовой части губы Левиной, в месте, которое по ряду параметров (прежде всего температура воды и водообмен) характеризуется лучшими, по сравнению с другими упомянутыми районами, условиями для роста мидий. Отметим, что сравнивали моллюсков, находящихся на искусственных субстратах всего три сезона роста, с многолетними, сложившимися поселениями мидий в естественных условиях.

Предварительный этап исследований показал, что большое значение для развития культивируемых моллюсков имеет выбор места постановки искусственных субстратов. Сравнение темпов роста мидий, находящихся на искусственных субстратах, установленных в разных местах, отличающихся водообменом, показывает, что рост моллюсков происходит интенсивнее там, где при прочих равных условиях показатели водообмена выше (табл. 5). В данном случае водообмен в проливе бухты Кривозерской выше.

Рассматривая динамику плотности поселения мидий на искусственных субстратах за время данных наблюдений, следует отметить значительную элиминацию моллюсков. Для первого сезона роста в качестве примера взяты особи 1-й, 3-й и 6-й когорт, поскольку они наиболее показательны в этом отношении. За 100% количества мидий этих когорт приняты величины, полученные во время тех съемок, когда на субстратах появляются особи уже другой когорты. К осени первого сезона на горизонте 0.5 м элиминация особей первой, относительно малочисленной когорты составляет 50%, в то время как

Таблица 5  
**Длина раковины мидий в конце первого сезона роста (генерация 1979 г.) на искусственных субстратах (капроновый канат Ø 30 мм) экспериментального хозяйства в бухте Круглой и в проливе**

Горизонт, м	Бухта Круглая		Пролив	
	средняя длина, мм	максимальная длина, мм	средняя длина, мм	максимальная длина, мм
0.5	1.07	3.60	3.05	11.90
1.5	0.95	2.50	1.60	9.00
3.0	1.09	3.20	1.98	9.60

элиминация молоди, относящейся к 3-й и 6-й когортам, более значительна (до 80%). Через год после оседания на искусственные субстраты на всех горизонтах наблюдается элиминация от 87 до 93% моллюсков.

Одной из причин элиминации мидий и, особенно, их молоди является миграция. Наиболее интенсивная миграция отмечается во время так называемого первичного оседания, когда молодь, осевшая преимущественно на нитчатые субстраты (водоросли, гидроиды и т. п.), довольно подвижна и способна покидать первоначальный субстрат и впоследствии прикрепляться к другому. Способность мидий (особенно молоди) активно выбирать соответствующий субстрат — довольно широко известный факт (Матвеева, 1948; Block, Geelen, 1958; Masson, 1972; Seed, 1968). Такую элиминацию можно рассматривать как расселение в стадии первичного оседания.

За время наших многолетних наблюдений оседание молоди на искусственные субстраты в большинстве случаев происходит очень интенсивно, и при сплошном покрытии молодью поверхности субстрата (иногда в несколько слоев) образуется значительное их перенаселение. Это характерно в основном для особей одной и той же когорты, т. е. происходит за очень короткое время. Такое перенаселение впоследствии может приводить к гибели части первоначально осевшей молоди. Естественно, что и скорость роста мидий на субстратах в значительной степени зависит от того, насколько соответствует их плотность при данных размерах оптимальным условиям развития. На искусственных (так же, как и на естественных) субстратах происходит естественная саморегуляция плотности поселения мидий, что приводит к ее относительной сбалансированности. Так, по мере роста моллюсков увеличиваются их размеры, а плотность понижается. Вследствие этого для оставшихся особей условия для дальнейшего развития становятся более благоприятными.

На второй и, особенно, на третий сезон на искусственных субстратах начинают образовываться друзы мидий, что особенно было заметно осенью на горизонтах 0.5 и 2.5 м. В это же время наблюдаются и значительные изменения плотности поселения моллюсков, когда элиминируют особи большего размера. Эта элиминация происходит благодаря отрыву с субстрата части друз под действием их собственной тяжести, что усугубляется влиянием волнового фактора из-за сильных осенних штормов.

Значительным фактором элиминации мидий на искусственных субстратах является их «выведание» другими животными. Широко известно, что мидии из естественных популяций потребляются практически на всех стадиях своего жизненного цикла, но особенно интенсивно — в ходе личиночного развития, в планктоне, где существенную роль в этом отношении играют рыбы-планктофаги, в частности сельдь (Ваупе, 1977). Осевшие на искусственные субстраты моллюски в меньшей степени, по сравнению с особями из естественных поселений, подвержены выеданию другими животными. Можно сказать, что в условиях подвесного культивирования уменьшается спектр потенциальных для моллюсков хищников, однако остающиеся в определенных ситуациях могут оказывать существен-

ный пресс на поселения мидий. Например, для водоплавающих птиц мидии на искусственных субстратах марихозяйств представляют собой легкодоступную добычу. Так, осенью третьего года наблюдений в бухте Круглой, возле экспериментальных установок, появилась большая (больше сотни) стая гаг (*Somateria mollissima* L.). Осмотр хозяйства сразу же после его посещения утками выявил значительную элиминацию мидий с искусственных субстратов. Известно, что в пищевом рационе этих птиц мидия занимает существенное место (Бианки, 1963). Показано, что в прибрежье островов Кандалакшского залива 1.6% всех запасов мидии потребляется гагами (Перцов, Флинт, 1963). На плавающих конструкциях хозяйства в летне-осенний сезон постоянно находятся чайки, которые активно потребляют мидий с самых верхних участков субстратов. Определенную роль в элиминации молоди мидий играет также турбеллярия *Notoplana atomata* (Müller), питающаяся практически только этими моллюсками (Миничев, 1997). Интересно отметить, что некоторую роль в элиминации только что осевших личинок мидий в ряде случаев может играть также турбеллярия *Convoluta convoluta*.

Однако наиболее существенный урон мидиевым поселениям на искусственных субстратах может нанести морская звезда — *Asterias rubens* L. Для Белого моря известно, что за летне-осенний период морские звезды могут уничтожить от 22.6 до 30–45%, в некоторых случаях даже до 80% биомассы мидий естественных поселений (Беэр, 1974, 1979; Винберг, 1967). Если взрослая морская звезда не может попасть на искусственные субстраты (поскольку последние не соприкасаются с грунтом), то личинки этих животных, ведущих так же, как и личинки мидий, пелагический образ жизни, начинают оседать на субстраты вслед за оседанием на них мидий. Массовое оседание личинок морских звезд приходится обычно на август. В рассматриваемый сезон постановки экспериментального хозяйства личинки звезд на искусственные субстраты в бухте Круглой осели в начале августа. Через год у наиболее крупных звезд радиус наибольшего луча достигал 11.1 мм при массе животного 0.3 г. Через 2 года эти показатели составляли 60 мм и 49.5 г соответственно. К концу третьего сезона экспонирования субстратов морские звезды активно перемещались как по отдельным субстратам, так и с одного субстрата на другой, полностью выеда мидий на своем пути. Так как была очевидной стопроцентная элиминация моллюсков на данном экспериментальном хозяйстве, нам пришлось здесь полностью (вручную) удалить морских звезд с искусственных субстратов.

Попадая на субстраты, где уже имеется в изобилии молодь мидий, молдь морской звезды начинает интенсивно поедать моллюсков. Естественно, что темп роста морских звезд на искусственных субстратах, в условиях оптимальной обеспеченности пищей при минимуме энергетических затрат на ее поиск и перемещение к ней, значительно превышает таковой на естественных участках морского ложа, в том числе и на мидиевых банках. Так, например, средний размер годовиков морских звезд, собранных с искусственных субстратов экспериментального хозяйства в бухте Круглой, достигает

20.6 мм, а размер особей того же возраста с находящейся в этой же бухте естественной мидиевой банки (глубина 3–5 м), составляет 10.4 мм, т. е. оказывается вдвое меньше (измерялась длина самого большого луча морской звезды от центра диска до конца луча с дорсальной стороны тела животного).

На этом предварительном этапе работ по культивированию мидий вопросам борьбы с морской звездой было уделено значительное внимание, поскольку при переходе уже к промышленным масштабам мидиевой марикультуры на Белом море необходимо не только обосновать те или иные биологические меры по борьбе с этим хищником, но и выработать соответствующую биотехнологию. Анализ литературных данных свидетельствует о большей степени эвригалинности мидий по сравнению с морской звездой (Schlieper, 1957 и др.). Это объясняется, прежде всего, способностью моллюсков к такой поведенческой реакции, как смыкание створок раковины (изолирующий рефлекс), предохраняющей животных от неблагоприятного воздействия солёности внешней среды (Хлебович, 1974; Ярославцева, Жирмунский, 1978). Поскольку и морские звезды, и мидии сосуществуют вместе, то при поиске мер, способствующих удалению с искусственных субстратов звезд, но безвредных для мидий, нами учитывались различия в отношении обоих видов к фактору солёности внешней среды и своеобразные условия, складывающиеся в весенний период в поверхностных прибрежных водах именно в Белом море (Саранчова, Кулаковский, 1985). Наши эксперименты показали, что границы толерантного солёностного диапазона для молоди (годовики) морских звезд соответствуют значениям 14–38‰. При пограничных для этого диапазона значениях солёности морская звезда способна существовать некоторое время – до 2 недель в условиях опыта. Повышение или понижение солёности среды за пределами этого диапазона приводит к быстрой гибели животных. Так, уже при солёности 13‰ годовики звезд погибают через неделю, а при 39‰ – через 1.5 суток. Толерантный диапазон у сеголетков и годовиков звезд расположен в пределах 20–35‰, а у их личинок (брахиолярий) он немного шире – 15–35‰. Личинки оказываются более приспособленными (по сравнению со взрослыми особями) к незначительному опреснению. Объясняется это тем, что планктонные личинки иглокожих, в отличие от взрослых особей, обитающих на грунте, находятся в поверхностных слоях воды, где солёность воды несколько ниже, чем возле дна (Дьяконов, 1955).

Толерантный диапазон солёностной устойчивости беломорской мидии шире, чем у морской звезды, и составляет 10–40‰. На границах этого диапазона проявляется изолирующий рефлекс. При сравнении величин летальной солёности (зона резистентности) для личинок (педивелигеров) и годовиков мидий с искусственных субстратов различий между ними практически не обнаружено. Значения солёности в 5 и 50‰ являются летальными для обеих групп.

Результаты опытов по выяснению пределов устойчивости молоди (годовиков) звезд к одновременному воздействию температуры и

солености морской воды свидетельствуют, что при температуре 10–15°C область жизнедеятельности (толерантный диапазон) ограничена величинами солености 20–35‰, а при температуре 15–20°C суживается до 20–25‰. Температурный толерантный диапазон расположен в пределах 10–20°C. Повышение и понижение температуры за эти пределы нарушает нормальную жизнедеятельность животных, хотя и находящихся по фактору солености в оптимальных условиях. Таким образом, полученные конкретные данные по различиям в отношении к фактору солености среды мидий и морских звезд на разных стадиях их онтогенетического развития можно и необходимо использовать для борьбы с последними, учитывая особенности периодического значительного колебания величины солености поверхностных прибрежных вод Белого моря главным образом весной.

Результаты исследований в этот экспериментальный период работ позволили сделать ряд выводов о возможности культивирования мидий в условиях Белого моря и определить дальнейшее направление исследований в этом отношении.

Очевидно, в целях марикультуры мидий здесь следует ограничиться в основном верхним трехметровым слоем воды. В качестве искусственных субстратов можно использовать капроновую дель или, еще лучше, капроновую же веревку диаметром 15–25 мм. Искусственные субстраты следует выставлять в море заблаговременно, до массового пика личинок мидий в планктоне.

В акватории района исследований количество личинок мидий в планктоне в каждый сезон в соответствующее время является достаточным для организации уже промышленных мидиевых хозяйств.

Темпы роста мидий в условиях подвешного культивирования значительно превышают таковые особей естественных поселений района исследований.

Сбор мидий для использования их в качестве пищевого продукта был рекомендован нами на этом этапе работ на 4–5-й год их выращивания (Кулаковский, 1980; Кулаковский, Кунин, 1982).

При более крупных масштабах работ по марикультуре мидий в Белом море большое значение будет иметь выбор места постановки хозяйств и меры по борьбе с хищниками, прежде всего с морской звездой. Выбор места постановки определяется, по крайней мере, двумя основными моментами.

Во-первых, это место должно быть хорошо защищено от разрушающего волнового и ветрового воздействия. Кроме того, учитывая ледовый режим, прежде всего подвижки льдов весной, следует выбирать именно те участки (полузакрытые губы, акватории между островами – проливы), где подвижки льдов в случае, если он не тает на месте, не будут вызывать угрозы уничтожения мидиевых хозяйств.

Во-вторых, выбранное место должно отличаться хорошим водообменом. Интенсивный водообмен необходим не только для обеспечения мидий, развивающихся на субстратах хозяйства, достаточным количеством пищи, но также и для устранения продуктов их метаболизма, которые могут оказывать неблагоприятное

воздействие как на сами мидиевые поселения, так и на окружающую среду в целом. Во всех случаях для предотвращения касания грунта искусственными субстратами размещать хозяйства необходимо в таких местах, где глубина на отливе составляет не менее 6 м. Размещение хозяйств в соответствующей акватории определяется конкретной конфигурацией рельефа дна и режимом водообмена.

Завершением этапа экспериментальных работ явилась разработанная оригинальная биотехнология культивирования мидий в условиях Белого моря, что позволило перейти к более крупным масштабам марикультуры. Суть ее заключалась в следующем. В определенном месте, отвечающем вышеуказанным требованиям для размещения мидиевого хозяйства, в июне устанавливаются постоянно находящиеся на поверхности воды (а зимой вмержающие в лед) несущие конструкции (плоты, другие возможные носители). Оснащение этих носителей самими искусственными субстратами производится примерно за неделю до массового оседания личинок мидий. Искусственные субстраты должны «начинаться» буквально от уреза воды (летнее положение субстратов). Субстраты находятся в вертикальном положении. В конце октября искусственные субстраты заглубляются на 2 м от поверхности воды и в таком виде остаются на зиму (зимнее положение субстратов). В мае следующего года искусственные субстраты переводятся в исходное (летнее) положение. Перевод искусственных субстратов из зимнего положения в летнее нужно производить своевременно, так, чтобы они какое-то время (сутки) находились в слое сильно распресненной воды. Это необходимо для того, чтобы устранить с субстратов морских звезд, осевших в предыдущий год. Одной из основных задач перевода искусственных субстратов в летнее положение как раз и является их освобождение от морских звезд. Зная гидрологическую ситуацию в конкретном сезоне, время перевода субстратов определяется достаточно точно для достижения желаемых результатов. Этот прием культивирования (мы назвали его метод «скользящих» субстратов) позволяет регулировать положение занимаемых мидией искусственных субстратов относительно поверхности моря в зависимости от особенностей сезона, т. е. позволяет осуществить уже упоминавшийся основной принцип марикультуры — в каждый сезон предельно ослабить влияние факторов, действующих на мидий отрицательно и максимально использовать положительное (в данное время года) их воздействие. Специально отметим, что перевод субстратов из летнего в зимнее положение — довольно сложная процедура даже в экспериментальных масштабах марикультуры.

Здесь следует особо подчеркнуть то, что данная биотехнология была разработана сугубо из экспериментальных исследований в конкретной акватории. Однако последующая практика работ совместно с промышленностью со всей очевидностью показала, что ни в коем случае нельзя сразу же переносить биотехнологию выращивания мидий, разработанную для экспериментальных условий культивирования, в обоснование уже для промышленных масштабов марикультуры. То, что можно выполнить в эксперименте, в ряде случаев практически невозможно осуществить в промышленной марикультуре. Следовательно, необходимо искать компромиссы, позволяющие

с наибольшей эффективностью реализовать научноисследовательские разработки в промышленной практике. Такие компромиссы могут быть найдены при расширении масштабов марикультуры, приближающихся к промышленным, при совместной работе всех заинтересованных в ее осуществлении сторон. Так, в одной из публикаций мы отмечали: *«На данном этапе развития работ в области аквакультуры мидий, параллельно с углубленными исследованиями тех или иных аспектов биологии моллюсков, необходимо перейти к полупроизводственным и, далее, к производственным испытаниям. Без апробации в таких масштабах могут составить ложные представления о возможностях предлагаемых мероприятий»* (Кулаковский и др., 1983, с. 62).

Таким образом, необходимым этапом получения базы данных для промышленного культивирования является осуществление вышеотмеченных экспериментальных исследований (с расширенными задачами) уже в масштабе опытно-промышленных хозяйств. Это, в свою очередь, требует непосредственного участия промышленных подразделений. С другой стороны, для того, чтобы промышленность начала осуществлять эти работы, совершенно необходимы были результаты экспериментального этапа. Собственно, здесь очень четко должен проявляться принцип обратной связи. Когда конкретными результатами «академических» экспериментов по выращиванию мидий вплотную заинтересовалась рыбная промышленность Севера России, у нас и появилась возможность осуществить комплекс исследований по марикультуре мидий в Белом море в масштабах, приближающихся к промышленным, и далее непосредственно в промышленных масштабах.

## **Г Л А В А 5. РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ ОПЫТНО-ПРОМЫШЛЕННОЙ МАРИКУЛЬТУРЫ**

Результаты выполненных предварительных экспериментальных исследований явились основой для организации в июле 1983 г в губе Чупа Кандалакшского залива первого на Белом море опытно-промышленного мидиевого хозяйства площадью акватории в 1 га.

Одной из основных задач такого хозяйства явилась, как было отмечено выше, проверка в масштабах уже промышленной марикультуры тех положений по культивированию мидий, которые были получены в условиях эксперимента. Расширение масштаба работ определило и расширение наших исследований, о чем и пойдет речь ниже.

Опытно-промышленное хозяйство размещалось в том же месте (пролив бухты Кривозерской), где проводились и экспериментальные работы. Постановка хозяйства осуществлена совместно силами ЗИН АН СССР и ПО «Карелрыбпром» (г. Петрозаводск) (Житний и др., 1984).

Приводимые ниже результаты работ этого (основного) этапа наших исследований мы попытались расположить в порядке «очередности» процессов колонизации искусственных субстратов, что определяет и последовательность операций, осуществляемых при марикультуре мидий. Для логики изложения, а также для того, чтобы объединить результаты некоторых исследований двух этапов культивирования (экспериментального и промышленного), ряд направлений работ (например, по водообмену) мы рассмотрим в заключительном разделе данной главы. Такой порядок изложения неизбежно сопряжен с отдельными повторениями, хотя мы и постараемся не злоупотреблять ими.

### **5.1. ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА ПЕРИФИТОННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ**

Одной из важнейших операций при культивировании мидий является время постановки искусственных субстратов. Это во многом определяется характером их обрастания и отношением оседающих личинок мидий к различной степени обрастания субстратов.

Известно, что процесс развития биоценозов обрастания носит выраженный сукцессионный характер, причем этот процесс начинается уже в первые часы после погружения субстрата в воду, с оседания на его поверхность различных микроорганизмов, главным образом бактерий и диатомовых водорослей. Таким образом, первой фазой сукцессии всегда является бактериальная (Зевина, 1972).

Для обозначения совокупности микроорганизмов, обитающих на поверхности погруженных в водную среду предметов, разные исследователи использовали несколько терминов: бактериальный перифитон (Карзинкин, 1934), микроорганизмы первичной пленки (Wood, 1950; ZoBell, 1946), бактериально-водорослевая пленка (Зевина, 1972; Серавин и др., 1985). Еще в 1926 г. Г.С. Карзинкин показал, что для комплекса микроорганизмов перифитона характерны основные признаки биоценоза. В соответствии с этим для них был предложен термин «сообщество перифитонных микроорганизмов» (СПМ) (Горбенко, 1969), который и будет использоваться нами при дальнейшем изложении. В аналогичном смысле некоторыми исследователями используется термин «сообщество микрообрастания» (Серавин и др., 1985).

Значение изучения СПМ для марикультуры мидий определяется той значительной и многообразной ролью, которое оно играет в развитии и функционировании биоценозов обрастания. Развиваясь на поверхности искусственных субстратов, организмы СПМ существенно изменяют ее химические и адгезивные свойства (Раилкин, 1998).

Изучение формирования СПМ проводилось нами в районе опытно-промышленного мидиевого хозяйства, а также на контрольном участке в акватории бухты Лево́й, расположенной рядом, но за пределами влияния вод с мидиевого хозяйства в бухте Кривозерской (Лайус, Кулаковский, 1988). Исследования проводились в 1983–1984 гг. в августе при среднем значении температуры поверхностных слоев воды в эти сезоны 14–16°C.

Прямые наблюдения СПМ осуществлялись методом «стеклообрастания». Предметные стекла подвешивали на горизонтах 0,5, 1, 2 и 3 м. Экспозиция стекол в море составляла от 4 ч до 20 суток. После соответствующей экспозиции часть стекол (без фиксации) просматривали под микроскопом с использованием фазово-контрастной установки при увеличениях 400<sup>x</sup> и 900<sup>x</sup>. Другую часть стекол фиксировали в парах 1% осмиевой кислоты и окрашивали карболовым эритрозинном (Разумовская и др., 1960). Некоторые стекла после фиксации окрашивали по Граму в модификации Хупера (Методы общей бактериологии, 1983).

Результаты исследований свидетельствуют о том, что первые микроорганизмы обнаруживались на стеклах уже через 8–10 ч их экспозиции. Это были в основном мелкие, короткие, палочковидные бактерии.

Через сутки экспозиции их средняя численность составляла 1,5 тыс. кл./мм<sup>2</sup>. Кроме палочковидных бактерий, встречались также кокки и вибриноподобные изогнутые клетки. Палочковидные бактерии были преимущественно грамотрицательными, кокки — исключительно грамположительными. По поверхности стекол бактерии располагались неравномерно. Делящихся клеток было мало, образования микроколоний не наблюдалось.

Через 3 суток количество бактерий увеличилось, но основные формы остались прежними. Кроме мелких палочковидных, наблюдались и более крупные бактерии. Появились длинные гибкие скользкие бактерии, которые активно перемещались по поверхности стекол. Отмечались также вибрионы и спириллы, последние

иногда образовывали небольшие микроколонии. Распределение бактерий по субстрату было по-прежнему неравномерным. Появились цианобактерии и отдельные мелкие подвижные клетки диатомовых водорослей.

Через 5 суток средняя численность бактерий составляла около 3 тыс. кл./мм<sup>2</sup>. Распределение их по поверхности субстрата было строго агрегированным, но микроколоний не наблюдалось. В отдельных местах отмечались скопления морфологически сходных бактерий, располагающихся на значительном, в 2–4 раза превышающем длину клетки, расстоянии. Доминирующей группой по-прежнему были палочковидные бактерии, численность которых составляла 2–2.5 тыс. кл./мм<sup>2</sup>. Численность кокковидных форм была мала – 150 кл./мм<sup>2</sup>; они не образовывали скоплений и распределялись довольно равномерно по всей площади предметных стекол. В значительном количестве развивались стебельковидные бактерии, морфологически сходные с бактериями родов *Caulobacter* и *Nyphomicrobium*. Распределение их по поверхности стекол было крайне неравномерным: при средней численности 120 кл./мм<sup>2</sup> они часто образовывали скопления до 20–80 и более клеток, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. Появились единичные клетки спирихет. Резко возросла численность диатомовых водорослей (на 5-е сутки она составляла 15–20 кл./мм<sup>2</sup>), представленных в основном некониальными формами. Начали появляться жгутиконосцы и инфузории.

Через 7 суток экспозиции картина в целом не изменилась, лишь увеличилась численность микроорганизмов всех вышеотмеченных групп. Существенно больше стало диатомей. Наблюдалось скопление стебельковидных и палочковидных бактерий, а также мелких кокков, но четко выраженных колоний по-прежнему не образовывалось. Часто такие скопления располагались рядом с клетками диатомовых водорослей, а стебельковидные бактерии и спирихеты находились непосредственно на их поверхности. В это время в составе СПМ появились актиномицеты.

Через 10 суток экспозиции диатомовые водоросли уже встречались большими скоплениями; преобладали виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Cocconeis*. Появились колониальные формы диатомей – *Melosira moniliformis*, *Melosira nummuloides* и *Berkeleya rutilans*. Наблюдалась хорошо развитые мицелии актиномицетов. В это время на стекла начали оседать личинки макроорганизмов обрастания и, прежде всего, мидий (в 1983 г. наблюдалось также активное оседание молоди полихеты *Nereimira punctata*).

Через 14 суток на стеклах началось образование сплошного слоя диатомовых водорослей, в основном благодаря обильному развитию колониальных форм. В отдельных местах субстрата диатомей начинали отмирать. Встречались микроорганизмы всех указанных групп. Бактерии по-прежнему располагались в основном одиночно, микроколонии отсутствовали. Часто встречались сидячие инфузории рода *Vorticella*.

Сплошной слой диатомовых водорослей образовывался на 17–20-е сутки. На контрольном участке акватории (бухта Левая) процесс формирования СПМ в целом протекал аналогично. Следует отметить,

что в СПМ на искусственных субстратах, экспонированных в течение 5 суток на мидиевом хозяйстве, отмечалась более высокая численность бактерий и более низкая – диатомовых водорослей, чем в контроле, однако из-за высокой степени дисперсии эти различия оказались статистически недостоверными. Не обнаружилось также существенных различий в формировании СПМ на субстратах, расположенных на указанных глубинах их размещения; можно отметить лишь тенденцию более интенсивного развития диатомовых водорослей в верхних горизонтах.

Полученные данные свидетельствуют о том, что для процесса формирования СПМ в условиях Белого моря характерны общие черты сукцессионного развития, выявленные при исследованиях и в других морях. Так, Редфильд и Диви (1957), проанализировав работы по микрообрастанию, отмечали определенную последовательность в развитии организмов перифитона. Вначале на погруженные в море стеклянные пластинки оседают бактерии. Диатомовые водоросли появляются на 2–3-и сутки; затем простейшие – жгутиконосцы, амёбы и инфузории. Предполагая, что присутствие одних видов микроорганизмов может создавать благоприятные условия для развития других, эти авторы пришли к выводу, что процесс развития СПМ происходит по закону биотической сукцессии. В дальнейшем было выявлено, что сроки появления и численность микроорганизмов изменяются в зависимости от сезона и места наблюдения, но общая схема процесса подтверждается многими исследованиями, проводившимися в различных морях и океанах: в Черном море (Горбенко, 1977), в Каспийском море (Багиров, 1977), на атлантическом побережье США (Marshall et al., 1971a), у берегов Новой Зеландии (Skertan, 1956). Отмечено, что диатомовые водоросли могут появляться на субстратах уже в 1-е сутки экспозиции в море, но их массовое развитие наблюдается обычно после предварительного обильного заселения поверхности субстрата бактериями, примерно на 5-е сутки развития сообщества. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Между бактериями и диатомовыми водорослями устанавливаются довольно сложные взаимоотношения, играющие важнейшую роль в процессе формирования и поддержания стабильности сообщества (Кучерова, Горбенко, 1963; Marshall, 1980).

Приведенные выше закономерности формирования СПМ получены при изучении этого процесса методом стекол обрастания. Возникает вопрос – правомерно ли перенесение этих данных на процесс формирования СПМ, происходящий на субстратах с совершенно другими физико-химическими свойствами, как это имеет место в случае культивирования мидий?

Считается, что для прикрепления микроорганизмов свойства субстрата не имеют решающего значения, а основным фактором, влияющим на этот процесс, является количество и состав органического вещества в воде, окружающей субстрат (Горбенко, 1977). Это связано с тем, что при погружении в воду любой субстрат претерпевает очень сильные изменения и, благодаря адсорбции органических веществ, различия между свойствами поверхностей разных субстратов сглаживаются (Neihof, Loeb, 1974). Так, показано, что процесс формирования СПМ протекает сходно на

таких различных субстратах, как стеклянные и стальные пластинки (Gerchakov et al., 1977). Анализ литературы свидетельствует, что в большинстве случаев первые этапы сложного процесса обрастания являются общими, не зависящими от типа субстрата, географического положения или видов, участвующих в обрастании. Эта общность в проявлении первых этапов обрастания определяется общей последовательностью основных четырех фаз обрастания: биохимическая подготовка субстрата, бактериальная его колонизация, колонизация одноклеточными организмами и последняя фаза — колонизация субстрата многоклеточными эукариотными организмами. Следует особо подчеркнуть, что первая фаза — адсорбция на субстратах растворенных органических веществ (главным образом макромолекул) — начинается сразу же после контакта субстрата с морской водой (Wahle, 1989). Таким образом, общий характер процесса формирования СПМ на различных субстратах — сходный, однако используемые нами субстраты для культивирования мидий создают, по-видимому, более благоприятные (прежде всего, трофические) условия для развития СПМ, чем в случае стекол обрастания, и здесь он может протекать относительно быстрее.

Большинство исследователей, изучавших процесс формирования СПМ, отмечает развитие на тех или иных субстратах микроколоний бактерий (Горбенко, 1977; Крисс, 1958; Согре, 1974). В нашем случае не наблюдалось развития настоящих микроколоний; отмечались лишь отдельные скопления клеток бактерий, которые находились на значительном расстоянии друг от друга. Видимо, такие скопления, как и микроколонии, могут возникать в результате размножения первоначально попавших на субстраты клеток, но, в отличие от микроколоний, в которых после деления клетки располагаются рядом, в нашем случае, вероятно, имеет место перемещение дочерних клеток, что отмечалось и другими авторами (Bott, Brock, 1970). Подобное перемещение может быть обусловлено, отчасти, дефицитом органического вещества в сообществе (Voeg et al., 1975).

В результате проведенных нами исследований можно говорить о принципиальном сходстве процесса формирования СПМ в Белом и других морях. Следует отметить некоторое замедление этого процесса, что связано, по всей вероятности, с более низкими температурами воды в Белом море. Особенно четко это замедление проявляется при сопоставлении сроков образования сплошного слоя диатомовых водорослей: 7 дней в Карибском море (Горбенко, 1968), 14 дней в Черном море (Горбенко, 1977) и, согласно нашим данным, 17–20 дней в Белом море.

Еще в процессе экспериментального этапа работ нами неоднократно отмечались случаи интенсивного обрастания искусственных субстратов диатомовыми водорослями, особенно если эти субстраты слишком долгое время (до начала оседания на них молоди мидий) находились в море. Как правило, на такие сплошь обросшие водорослями субстраты массового оседания молоди мидий не происходило. Поскольку была очевидна прямая зависимость между оседанием личинок мидий и степенью обрастания субстратов диатомовыми водорослями, были выполнены специальные исследования по особенностям развития перифитона в Белом море применительно к задачам марикультуры.

## 5.2. ОБРАСТАНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТОВ МИКРОВОДОРОСЛЯМИ

Гидрологические и геоморфологические особенности прибрежной зоны Белого моря являются благоприятными для массового развития здесь представителей микрофитобентоса (МФБ), который почти целиком состоит из диатомовых водорослей. Бентосные диатомовые — наиболее многочисленная и многообразная группа микроводорослей, включающая свыше 700 таксонов. Их количественное развитие также велико. В отдельных районах побережья Белого моря биомасса МФБ вполне сопоставима с биомассой макрофитов (Бондарчук, 1971). Учитывая высокий темп деления клеток диатомовых водорослей, а также их повсеместную встречаемость, можно говорить о важной роли этой группы в жизни прибрежных экосистем.

В связи с задачами мидиевой мариккультуры нами было проведено изучение водорослевого обрастания искусственных субстратов, а также несущих эти субстраты конструкций и самих мидий. Материал отбирали из проб, которые служили для оценки развития мидий на хозяйствах, а также и из специальных сборов в различных районах акватории, где расположены мидиевые хозяйства. Изучался также МФБ с грунта (Кулаковский, Бондарчук, 1987; Бондарчук, Кулаковский, 1988).

Доминирующее положение в МФБ, колонизирующем искусственные субстраты мидиевых хозяйств, занимают две экологические группировки бентосных диатомей: первая — прикрепленные виды-обрастатели из порядков *Agaphineae* (род *Synedra*) и *Monographineae* (род *Cocconeis*). Вторая включает колониальные виды из порядков *Agaphineae* (род *Fragilaria*) и *Viraphineae* (роды *Berkeleya*, *Navicula*, *Nitzshia*), а также центрические диатомей из рода *Melosira*. Субдоминантными являются некоторые подвижные формы из родов *Ampthora*, *Bacillaria*, *Pleurosigma*.

МФБ исследован на 3 участках побережья губы Чупа, где находятся хозяйства по выращиванию мидий — пролив у мыса Картеш (бухта Кривозерская), бухта Круглая и часть акватории Сонострова. Эти участки, несмотря на относительную близость друг к другу, отличаются рядом гидрологических параметров (Бабков и др., 1985), что накладывает отпечаток и на характер развития МФБ.

На илисто-песчаном грунте у мыса Картеш, на глубине 5 м, выявлены 23 вида диатомей с доминированием *Synedra tabulata*, *Bacillaria paradoxa*, *Grammatophora marina*. Субдоминантами были *Synedra crystallina*, *Hyalodiscus scoticus*, *Cocconeis costata*.

На искусственных субстратах здесь же расположенного хозяйства эти виды также занимают ведущее положение, особенно *Synedra tabulata* с вариететами и *Cocconeis costata*.

На каменисто-песчаной литорали диатомовые водоросли представлены 10 видами с незначительной степенью обилия.

Бухта Круглая — более закрытый участок побережья с меньшим, по сравнению с другими местами размещения хозяйств, водообменом, заиленными грунтами и небольшим опреснением в кутовой части. Пробы, взятые с илистого участка средней литорали этой

бухты, отличались богатым видовым разнообразием МФБ (около 40 видов) с общей численностью до 1–2 млн. кл./см<sup>2</sup>. Здесь хорошо представлен пресновато-солонатоводный комплекс диатомовых с массовыми видами: *Caloneis amphisbaena*, *Mastogloia elliptica*, *Navicula numerosa*, *N. cryptocephala*, *Diploneis litoralis*, *Hantzchia amphioxus*. В сублиторали, на заиленном грунте, на глубине 4 м, микроценоз включает более 50 видов диатомей с доминированием видов из рода *Amphora* и *Bacillaria paradoxa*. Субдоминантами были *Diploneis subcincta*, *D. smithii* и *Synedra crystallina*, однако на искусственных субстратах только *B. paradoxa* встречается с оценкой «часто».

У мидий из естественных популяций нижнего горизонта литорали бухты Круглой диатомовых водорослей на створках раковин мало, и они никогда не достигают высокой степени обилия, что имеет место у культивируемых в этой же бухте моллюсков. Так, число клеток диатомей на особях одной возрастной группы моллюсков (4+) составляло: 1–5 тыс. кл. на раковину у мидий из естественного местообитания и 500–900 тыс. кл. у культивируемых. Вместе с тем, несмотря на количественное превосходство бентосных диатомей на раковинах культивируемых моллюсков, здесь их видовой состав крайне обеднен. Большинство видов МФБ, населяющих грунты литоральной и сублиторальной зоны, практически отсутствует в микроценозах, характерных для культивируемых мидий. В целом следует отметить, что МФБ бухты Круглой гораздо богаче по сравнению с другими биотопами, расположенными в районе исследований, что, по-видимому, и находит свое отражение в различной степени обрастания искусственных субстратов мидиевых хозяйств различных участков акватории.

Таким образом, учитывая природный фон бентосных диатомовых водорослей (преимущественно в сублиторальной зоне), можно предполагать, какие виды в случае благоприятной ситуации для их развития окажутся массовыми в условиях марикультуры мидий. Исходя из биологических особенностей этих видов и гидрологического режима данного места, можно предположить масштабы обрастания как искусственных субстратов, так и самих моллюсков. Как видно, литоральные популяции бентосных диатомей из разных участков прибрежья сильно отличаются от сублиторальных как по видовому составу, так и по характеру распределения. Это связано с менее стабильными и очень разнообразными условиями литоральной зоны. Однако на заиленных, пологих берегах, чаще всего в куту бухт, где на литорали образуется обильное скопление органики (няша), МФБ имеет сходные с сублиторалью качественные и количественные показатели.

На каменистой и каменисто-песчаной литорали микрофитоценозы, как правило, состоят из ограниченного числа видов. В большинстве случаев представители литоральных видов не достигают высокой численности в условиях марикультуры мидий, где среда обитания приближается к таковой сублиторальной зоны. Исключение, по-видимому, представляют эстуарные районы и приустьевые участки мелких ручьев в литоральной зоне. В таких местах

береговой сток создает дополнительное увлажнение грунта и оказывает распределяющее воздействие на прилежащую акваторию. Это придает своеобразный облик диатомовой флоре как литоральной, так и сублиторальной зоны. Примером может служить часть акватории Сонострова, где в верхнем горизонте каменной литорали, рядом с устьем реки, сплошным покровом представлена *Melosira*. Вероятно, это обстоятельство и является главной причиной массовой вегетации мелозиры на установках мидиевого хозяйства в данной акватории: именно здесь литоральная популяция бентосных диатомей служит источником расселения микроводорослей по прилежащей акватории. В июле-августе они могут сплошь обрести искусственные субстраты, образуя как бы «чехол» вокруг них, который в конце осени исчезает.

Особого внимания заслуживает наиболее массовый вид беломорского МФБ — *Berkeleya rutilans*. Клетки этого вида диатомей сгруппированы в трубчатые колонии, дихотомически ветвящиеся на концах. По внешнему виду они напоминают талломы нитчатых макрофитов из отряда Phaeophyceae. Отдельные клетки *B. rutilans* имеют небольшие размеры (длина 8–10 мкм) и тесно прилегают друг к другу внутри общего слизистого покрова. В период своего массового развития (вторая половина лета — начало осени) на дне мелководных, защищенных от волнового воздействия бухт Белого моря, в верхней сублиторали, образуются водорослевые «маты», масса которых может достигать нескольких килограмм на квадратный метр. После окончания вегетационного сезона клетки *B. rutilans* освобождаются из колонии и, переносимые током воды, расселяются по всей акватории. С наступлением нового вегетационного сезона каждая такая клетка может сформировать колонию, по величине сопоставимую с колониями нитчатых макрофитов.

Принимая во внимание биологические особенности этого вида (адаптивную пластичность, интенсивность размножения и большие потенциальные возможности к расселению), его следует отнести к наиболее «опасным» видам-обрастателям для мидиевых хозяйств: попав на искусственные субстраты и интенсивно развиваясь на них, они могут воспрепятствовать впоследствии оседанию на субстраты молоди мидий (обычно такое положение может сложиться как раз в случае несвоевременного выставления в море искусственных субстратов). Кроме того, эта водоросль продуцирует большое количество слизи, содержащей главным образом полисахариды (Round, 1971), поэтому в местах массового скопления колоний водорослей в конце вегетационного периода создается весьма неблагоприятная обстановка, обусловленная отмиранием и разложением слизистых пустых трубок. Этот процесс может привести к повышению концентрации органических веществ в воде и возникновению дефицита кислорода. Очевидно, что массовое отмирание и других бентосных диатомей с иной конфигурацией колоний (роды *Melosira*, *Navicula*, *Fragillaria*) также влияет на уровень эвтрофикации вод.

Во всех отмеченных районах культивирования на створках раковин мидий формируется устойчивый микроценоз диатомовых

водорослей, независимо от глубины, сезона и размера моллюсков. В этом микроценозе доминирует один вид — *Synedra tabulata*, субдоминантами являются *Cocconeis scutellum* и *C. costata*. Исследования количества и видового состава микрообрастаний мидий, проведенные в течение года на хозяйстве в районе м. Картеш, выявили ряд закономерностей в развитии этого микроценоза и его структурные особенности. Интенсивное обрастание диатомовыми водорослями всегда локализовано на передней части створки моллюска, занимая около трети ее площади. При массовом развитии *S. tabulata* микрообрастание хорошо выделяется в виде белесого налета, который достаточно плотно фиксирован на раковине. Максимальная численность диатомей отмечена на более крупных моллюсках (возраст 3–4 года) и достигает 2–5 млн. клеток на раковину. Самые высокие количественные показатели микрообрастания наблюдались в начале ноября 1985 г., когда его экстенсивность (доля сильно обросших моллюсков) составляла 60–70%, причем экстенсивность и интенсивность обрастания возрастали от периферии к центру акватории, занятой хозяйством. Отметим, что в это время года условия освещенности недостаточно благоприятны для большинства автотрофных организмов, каковыми являются диатомовые водоросли. Наличие на поверхности воды плотно расположенных конструкций хозяйства может приводить к значительному снижению уровня освещенности. Несмотря на это в воде под установками существует богатая флора диатомей, включающая прикрепленные (*Synedra tabulata*, *Cocconeis costata*), колониальные (*Navicula grevillei*, *N. ramosissima*, *Berkeleya rutilans*) и одиночные подвижные формы (*N. digitoradiata*, *Pleurosigma elongatum*). Это еще раз свидетельствует о повышенной адаптации бентосных диатомовых водорослей к условиям слабого освещения (Taylor, Gebelein, 1966; Gargas, 1971).

В аналогичное время сезона 1986 г. степень обрастания мидий на хозяйстве была в 2 раза меньше, и их видовой состав отличался меньшим разнообразием: субдоминанты и сопутствующие виды практически не встречались. На всех горизонтах преобладала *S. tabulata* с вариантами. Такая разная интенсивность обрастания в эти сезоны обусловлена изменением гидрологического режима в результате «разрядки» хозяйства осенью 1985 г. Дело в том, что в процессе функционирования этого хозяйства создались крайне неблагоприятные условия для роста культивируемых мидий в результате уменьшения водообмена в данной акватории (пролив). Для улучшения здесь водообмена часть установок с этого хозяйства была переведена в соседнюю бухту Круглая, где вообще исходный водообмен меньше, чем в проливе (Бабков, Кулаковский, 1988). Это отразилось и на степени обрастания створок раковин культивируемых в этих местах мидий. Гораздо более сильное обрастание мидий наблюдалось на хозяйстве, переведенном в бухту Круглую в июне 1986 г., по сравнению с обрастанием мидий хозяйства, оставшегося на прежнем месте (бухта Кривоозерская). На отдельных моллюсках в бухте Круглой имелся «наил» (детрит, мелкие частицы грунта), способствующий развитию диатомового МФБ. Здесь в его состав входили не только типичные виды-обрастатели, но

и свободноживущие формы из родов *Hyalodiscus*, *Navicula*, *Ampiphora*, *Nitzschia*, *Gyrosigma*.

Присутствие *S. tabulata* и других диатомей, прикрепленных к створкам раковины, вряд ли можно считать негативным фактором для роста и физиологического состояния мидий: во-первых, будучи смытыми с поверхности створок, диатомей могут служить кормом для моллюсков; во-вторых, являясь активными фотосинтетиками, диатомовые водоросли играют не последнюю роль в кислородном балансе акватории. Сказанное справедливо и в отношении колониальных диатомей, которые могут также оказывать положительный эффект на общий кислородный баланс мидиевого сообщества.

Таким образом, оценка роли бентосных диатомовых водорослей при культивировании мидий вряд ли может быть однозначной. С одной стороны, они являются первичными продуцентами и участвуют в биоэнергетических процессах в экосистемах; с другой, при массовом развитии колониальных форм последние существенно, при чрезмерном обрастании субстратов, затрудняют оседание и рост молодежи мидий.

Сопоставление данных по диатомовой флоре исследованных участков литорали и sublиторали побережья позволяет сделать заключение, что в этих местах существует различная вероятность микрообрастания, а, следовательно, и разная степень возможного влияния МФБ на марикультуру мидий. Рассматривая различные аспекты возможного влияния МФБ на марикультуру мидий на Белом море, следует в первую очередь учитывать взаимосвязь искусственно создаваемых в толще воды массовых поселений моллюсков и окружающей среды. В местах естественных поселения мидий (а в местах ее марикультуры в особенности) существует специфическая среда, оказывающая влияние на жизнедеятельность всей экосистемы (Гальцова и др., 1985). Данные наших исследований свидетельствуют о том, что представители МФБ очень чутко реагируют на изменение среды обитания, иногда вызывая нежелательные, с точки зрения марикультуры, последствия. Непосредственно на мидиевых хозяйствах имели место два таких явления, что, собственно, и вызвало более детальное изучение нами МФБ.

Во-первых, это — интенсивное обрастание искусственных субстратов, слишком рано выставляемых в море. На такие сплошь обросшие субстраты оседание личинок происходит менее интенсивно, а для тех немногих особей, которым все же удается прикрепиться непосредственно к самому субстрату, условия для последующего роста в такой ситуации являются крайне неблагоприятными.

Во-вторых, при неправильной постановке всего хозяйства, отражающейся прежде всего на ухудшении водообмена занятой данным хозяйством акватории, особенно в центральной ее части, создаются благоприятные условия для интенсивного развития МФБ уже на тех субстратах, где мидии первоначально (например, в первый сезон роста) развивались нормально. При этом повышается степень обрастания и створки раковин мидий. Подобная ситуация в нашем случае проявилась к концу второго сезона функционирования опытно-промышленного хозяйства. Такое интенсивное обрастание и массовое отмирание микроводорослей может привести к угнетению

роста моллюсков и даже к их гибели. Кроме того, в этом случае следует учитывать еще и возможность стимуляции развития представителей МФБ, благодаря возрастанию концентрации органических форм азота и фосфора, а также ряда других растворенных органических веществ в местах крупных мидиевых хозяйств (Головкин и др., 1976). Подтверждением этого положения (т. е. влияние водообмена на развитие микроводорослей на мидиевых хозяйствах и на темпы роста моллюсков) является то, что в условиях эксперимента в той же самой акватории, где впоследствии организовано опытно-промышленное хозяйство, ни на искусственных субстратах, ни на самих мидиях не было отмечено столь значительного обрастания, как это имело место на хозяйстве более крупного масштаба (Кулаковский, Рычкова, 1985). Перевод части хозяйства в бухту Круглая благоприятно сказался на водообмене в проливе бухты Кривозерской, что не замедлило отразиться и на увеличении здесь темпов роста мидий в сезон 1986 г. Увеличение водообмена вызвало и уменьшение обрастания представителями МФБ как искусственных субстратов, так и самих мидий. В то же время в бухте Круглой ситуация по водообмену для роста мидий еще больше ухудшилась в результате размещения там значительного количества искусственных субстратов и носителей. Это, в свою очередь, отразилось и на усилении процесса обрастания и субстратов, и мидий. Таким образом, данный пример хорошо подтверждает положение о том, что отдельные виды диатомовых водорослей весьма чувствительны к гидрологической обстановке в том или ином районе моря и к уровню эвтрофикации (Fjerdingsstad, 1965; Lange-Bertalot, 1977; Bahls, 1979). В связи с этим очевидна их роль как индикаторов водообмена акватории.

Известно, что диатомовые водоросли (в частности, бентосные виды) склонны к гетеротрофному питанию (Lewin, 1960; Darley, 1979). В нашем случае в некоторых пробах МФБ, взятого из центральной части опытно-промышленного хозяйства, в значительном количестве были представлены мелкие виды *Amphora coffeaeformis*, *A. exigua*, *Nitzschia closterium* и неидентифицированный вид *Nitzschia* с почти бесцветным хлоропластом, ранее не отмечавшийся в беломорской флоре. Исходя из наших наблюдений, согласующихся с литературными данными (Tornabene et al., 1974), можно полагать, что указанные диатомеи встречаются в местах с повышенным содержанием органических веществ. Имеются также сведения, что увеличение численности диатомовых водорослей может быть вызвано высокой концентрацией азота (Marcus, 1980).

Массовое развитие *Melosira moniliformis* и *M. nummuloides*, отмеченное нами в акватории Сонострова, является показателем значительного количества растворенной органики, а также некоторого распреснения части данной акватории. И главное, что сразу бросается в глаза, это образование колоний *Melosira*, *Navicula*, *Tragularia* в виде рыхлых чехлов толщиной до 10–15 см вокруг искусственных субстратов, свидетельствующих о недостаточном водообмене в акватории самого хозяйства.

Таким образом, при оценке диатомового обрастания, а также для прогнозирования возможности его развития на хозяйствах по культивированию мидий, необходимо учитывать прежде всего два фактора:

1) природный фон МФБ, который служит потенциальным источником колонизации искусственных субстратов. При этом виды, не являющиеся массовыми в природных популяциях, могут занять здесь доминирующее положение;

2) гидродинамический режим, определяющий водообмен как всей акватории, так и, особенно, той ее части, которая занята хозяйством. При хорошем водообмене акватории (который должен быть на протяжении всего время культивирования), при своевременных сроках выставления искусственных субстратов на хозяйстве, большинство колониальных нитчатых видов не достигает здесь своего массового развития.

Естественно, основной наш интерес был связан с обрастанием искусственных субстратов перед оседанием на них личинок мидий. Вместе с тем были выполнены исследования по обрастанию субстратов в разные сезоны, что позволяет представить основные черты формирования перифитонного сообщества в поверхностном слое воды (Бондарчук и др., 1991). Самая первая стадия колонизации субстрата длится 7–10 дней независимо от сезона (весна, лето). За этот срок формируется сообщество диатомей, включающее в себя 17–30 видов, с невысокой биомассой и колебанием численности от 15 до 53 тыс. кл./см (нить дели с ячейей 14 см сетяного субстрата). Основные различия проявляются в качественном составе: в мае колонизация идет за счет бентосных видов, попавших на субстрат из ледовой флоры, и некоторых ранневесенних планктонных форм; в июне идет колонизация субстрата «весенним» видом *Fragilaria striatula*; в июле – видами рода *Melosira*; в августе, несмотря на численное превосходство *Berkeleya rutilans*, большую роль в первичном заселении играют донные диатомей и планктонный вид *Synedra costatum*. Можно заключить, что в первую неделю экспозиции и искусственного субстрата в море на него оседают многие виды микроводорослей, характерные для сообществ обрастания естественного поселения и находящиеся в планктоне в данное время года.

Для перифитонных сообществ показано, что после достижения максимального видового разнообразия за довольно короткий срок (до 10 дней) происходит его постепенное снижение (Cairns et al., 1979). Из наших наблюдений такой вывод не следует. Несмотря на то, что типичных форм водорослей становится меньше, общее число видов остается неизменным или увеличивается за счет представителей донной флоры. Это, возможно, связано с накапливанием детрита на субстратах, что благоприятствует развитию многих видов донных диатомей (Hudon, Bourget, 1981).

В общих чертах динамику обрастания искусственных субстратов в первую половину вегетационного сезона в губе Чупа можно представить следующим образом.

В мае первичное заселение идет так же интенсивно, как и в августе, несмотря на слабое развитие МФБ в этот период. Источником колонизации служат виды, характерные для ледовой арктической

флоры, и некоторые планктонные диатомей. В течение месяца сообщество сохраняет постоянный состав, но возрастает численность и меняется соотношение видов.

С конца июня основу обрастания создает колониальный вид *Fragilaria striatula*, стабильно доминирующий в течение 2 недель. В середине июля этот вид сменяется *Melosira* spp., а в конце месяца формируется другой комплекс видов с доминированием *Berkeleya rutilans*.

Таким образом, в течение июля в диатомовом сообществе обрастания трижды происходит смена доминирующих видов *Fragilaria* – *Melosira* – *Berkeleya*.

Результаты настоящих исследований позволили обосновать и уточнить сроки выставляния в море искусственных субстратов для оседания на них молодых мидий при организации промышленных мидиевых хозяйств. Особо подчеркнем, что это время определяется конкретно для каждого конкретного места и сезона. В нашем случае (можно в некоторой степени распространить его и на всю акваторию губы Чупа) субстраты нужно выставлять за неделю до массового пика личинок мидий (стадия педивелигер) в планктоне. Этого времени вполне хватает для формирования на субстратах благоприятного для оседания и последующего развития мидий сообщества перифитонных микроорганизмов. В то же время при недельном сроке экспозиции колониальные формы диатомовых не достигают своего массового развития, неблагоприятного для оседания и роста мидий. Позднее на таких уже полностью занятых мидией субстратах, в условиях достаточного водообмена, интенсивного развития представителей МФБ, особенно наиболее «опасных» для марикультуры (еще раз отметим их: *Melosira moniliformis*, *Melosira nummuloides* и *Berkeleya rutilans*), не происходит.

### **5.3. ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ МИДИЙ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ ЛИЧИНОК В АКВАТОРИИ ГУБЫ ЧУПА**

Немаловажным фактором при создании промышленных мидиевых хозяйств являются качественные и количественные характеристики личинок мидий в планктоне данной акватории в соответствующее время года. В имеющейся огромной литературе по этому вопросу преобладают данные по количественной оценке личинок мидий в планктоне, их распределению по горизонтали и вертикали в верхних слоях воды, оседанию и метаморфозу (Ваупе, 1976 и др.).

Распространение, последующие оседание и метаморфоз личинок ряда беспозвоночных гидробионтов (в том числе и мидий) часто рассматриваются как пассивные процессы, определяемые в основном перемещением больших масс океанических вод, соответствующей их температурой и наличием субстрата. В последнее время появились данные, позволяющие считать, что процессы оседания и метаморфоза личинок в значительной степени контролируются специфическими химическими сигналами, имеющимися в окружающей среде. Такой контроль предполагает «связывание» сигнальных молекул со специфическими рецепторами личинок, что вызывает активацию генетически запрограммированной последовательности событий, ведущих к

метаморфозу (Morse et al., 1988). В связи с этими представлениями, которые органически входят в предложенную нами концепцию информационной связи, в настоящем разделе, наряду с данными по распределению личинок мидий в планктоне акватории губы Чупы и ряда смежных с ней акваторий Кандалакского залива, большое внимание нами уделяется морфологическим исследованиям в процессе личиночного развития мидий, становлению элементов регуляторных систем на выявленных стадиях, анализу тех или иных отклонений в развитии личинок.

Размножение мидий в губе Чупа начинается в конце гидрологической весны, когда температура воды в местах обитания моллюсков достигает 10–13°C. Для литоральных и верхнесублиторальных поселений мидий это время обычно приходится на первую половину июня. Массовый нерест особей данного биотопа происходит в относительно короткий период (около недели). Размер только что выметанной яйцеклетки составляет 60 мкм.

В полевых условиях, при сборе материала планктонной сетью, чаще всего отбираются и идентифицируются довольно поздние стадии развития личинок мидий – велигер и педивелигер, поскольку развитие более ранних стадий в природных условиях происходит быстро, и, самое главное, довольно трудно определить их видовую принадлежность на этих ранних стадиях. Поэтому для изучения процесса личиночного развития мидий вообще и для получения данных по идентификации каждой стадии нами использовался материал, полученный в условиях массовых лабораторных культур. Наиболее поздние личиночные стадии отбирались также и непосредственно из планктона акватории (Флячинская, Кулаковский, 1990; Флячинская, Кулаковский, 1991; Кулаковский, Флячинская, 1993). Поскольку использованные методики получения половых продуктов от родительских особей могут представлять специальный интерес и для других специалистов в плане дальнейших селекционных работ, здесь целесообразно привести их подробно.

Для получения половых продуктов, с искусственных субстратов мидиевого хозяйства отбирали 3–4-летних мидий размером 50–60 мм. Преднерестовых моллюсков помещали в аквариумы, где температура воды соответствовала таковой в природе. Гаметы получали путем стимуляции нереста у отобранных и предварительно акклимированных к лабораторным условиям подопытных животных. Способы стимуляции (как самцов, так и самок), используемые нами, были следующие:

1. Инъекция в гонаду готовой к нересту мидии 0.5 М раствора хлористого калия, приготовленного на морской воде, из расчета 1 мл данного раствора на особь. Нерест наступал через 1.5–2 ч после стимуляции.

2. Постепенное, в течение 2–3 ч, повышение температуры воды в аквариуме, где находились подопытные животные, на 5–6°C по сравнению с температурой воды в природе. Нерест в этом случае наступал обычно через 3–4 ч.

Оплодотворение полученных гамет осуществлялось путем добавления 4–5 капель густой взвеси спермиев в профильтрованную морскую воду, где находилась приблизительно четверть яиц, одновременно выметанных одной самкой. Для этой цели использовался стеклянный химический стакан объемом 300 мл. Процесс оплодотворения

периодически контролировался визуально с помощью микроскопа. После появления у большинства оплодотворенных яиц первого и второго полярных телец, т. е. через 15–20 мин после оплодотворения, избыток спермы устранялся путем многократной смены воды в стакане. Дальнейшее развитие происходило в сосудах объемом 1000 мл, с ежедневной сменой воды на треть от исходного объема и постоянной ее аэрацией.

Развивающиеся личинки содержались при постоянной температуре воды 10°C, поскольку темпы развития личинок в таких условиях соответствовали задаче идентификации стадий (особенно ранних), что в природных условиях, при более высоких значениях температуры в это время, сделать гораздо труднее. Кормление личинок на соответствующих стадиях их развития осуществлялось одноклеточными водорослями *Monochrysis* sp. или *Dunaliella* sp.

Через 8–10 ч после оплодотворения образующиеся личинки приобретают способность к активному плаванию. На этой стадии они представляют собой плавающую в толще воды бластулу, равномерно покрытую ресничками, прободающими яйцевые оболочки. Начинают формироваться апикальный пучок ресничек и раковинная железа – конхостом. Движение личинки становится упорядоченным: вместо первоначально хаотических перемещений наблюдается спиралеобразное поступательное движение с постоянным вращением личинки вокруг передне-задней оси.

Через 2–4 ч после начала активного плавания появляются фото- и гравитационный таксисы, выражающиеся в том, что личинки поднимаются к самой поверхности воды. Продолжительность этой стадии – 5–6 ч. В течение последних 1.5–2 ч данной стадии начинаются процессы, ведущие к формированию следующей стадии развития – конхостомы, что проявляется главным образом в ускоренном развитии раковинной железы, в которой появляется полость, соединяющаяся с внешней средой. Следует отметить, что данный процесс происходит несколько раньше формирования архентерона.

Гастрюляция осуществляется путем инвагинации. Личинка, являющаяся на этой стадии конхостомой, приобретает характерную грибовидную форму благодаря двум впячиваниям – архентерону и раковинной железе. Раковинная железа открывается на дорсальной стороне горизонтальной щелью. Клетки железы крупные и содержат в базальной части большое количество жировых включений, хорошо заметных на полутонких срезах.

Личинки на стадии конхостомы имеют апикальный пучок ресничек и множество локомоторных. Последние расположены довольно беспорядочно, и определить число их рядов затруднительно. Следует отметить, что личинка на этой стадии остается покрытой яйцевыми оболочками, сквозь которые проходят реснички. Архентерон закладывается на границе В и D квадрантов. Благодаря резкому преобладанию в размерах последнего, первичный рот располагается не на заднем конце, а приблизительно в центре вентральной поверхности личинки.

Стадия конхостомы длится 12–14 ч, после чего происходит «выворачивание» раковинной железы, приводящее к существенным изменениям в организации личинки. Этот процесс занимает 1,5–2 ч и обуславливает формирование следующей стадии развития – трохофоры. Сразу после выворачивания раковинной железы на дорсальной стороне личинки можно обнаружить двуплодную зачаток раковины. Локомоторный аппарат представлен ресничным поясом (прототрохом) и ресничным полем в передней части личинки. На анимальном полюсе расположен теменной султанчик ресничек, под которым находится утолщение эктодермы – теменная пластинка. Каудальный султанчик ресничек на вегетативном полюсе отсутствует. Ротовое отверстие расположено на вентральной стороне и ведет в слепозамкнутый, изогнутый в виде дуги кишечник, слепой конец которого примыкает к эктодерме на некотором расстоянии от заднего конца тела. В области формирующейся раковины и вокруг апикального султанчика ресничек начинается процесс, приводящий к исчезновению яйцевых оболочек. В завершающий период этой стадии (трохофоры) у личинок начинается формирование задней кишки и ануса. Параллельно с этим появляются черты, характерные уже для стадии велигера: разрастается раковина, образуется велум (парус), появляются мышцы-ретракторы паруса. Прототрох постепенно превращается в преоральный шнур паруса. Стадия трохофоры непродолжительна (5–6 ч), и ее довольно трудно отличить от начала формирования следующей стадии – велигера.

Через сутки после оплодотворения у личинки на стадии велигера появляется передний аддуктор. На вторые сутки развития формируется пищеварительная железа (печень), заметная при прижизненном состоянии, благодаря характерному грязно-зеленому цвету. Клетки печени имеют многочисленные жировые включения в виде скопления капель. К началу питания личинки задняя кишка уже сформирована. Следует отметить, что у раннего велигера она еще не имеет просвета. Стенки пищевода и передней кишки особой на стадии велигера снабжены как крупными, так и более мелкими ресничками. Мелкие реснички создают, видимо, постоянный ток жидкости, а крупные активно двигаются только в момент захвата пищи. Визуальные наблюдения за личинками на этой стадии показывают, что при питании происходит активный захват пищи. Интересно, что при этом крупные реснички пищевода совершают резкое движение, мышцы-ретракторы паруса сокращаются, и парус на какой-то момент вытягивается, следствием чего является погружение личинки. Таким образом, через 2,5–3 суток развития личинки представляют собой полностью сформированные велигеры, которые в условиях лабораторного развития могут существовать довольно долго (15–20 суток), в зависимости от температуры воды и условий питания (рис. 3).

Приблизительно к 20-м суткам развития у личинки появляется задний аддуктор, начинают формироваться нога и зачатки жабр; личинка превращается в педивелигера и, в принципе, готова к оседанию и метаморфозу. Основные этапы личиночного развития мидий Белого моря приводятся в табл. 6.

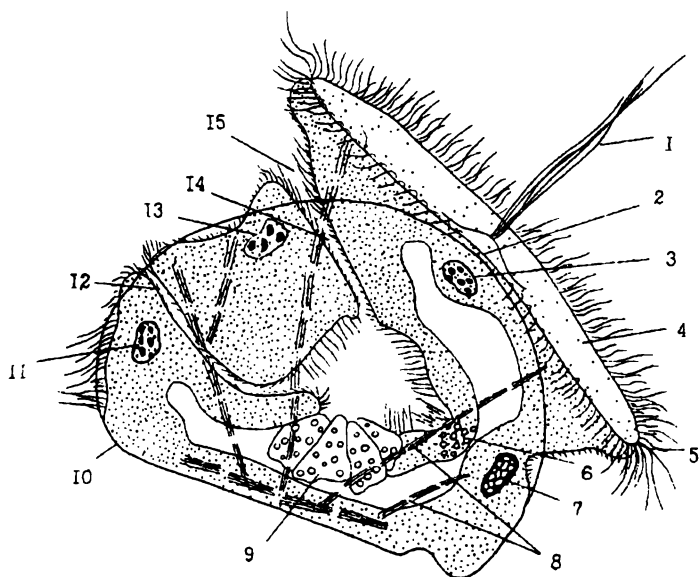


Рис. 3. Личинка мидии на стадии велигер (схема):

1 - апикальный султанчик, 2 - теменная пластинка, 3 - цереброплевральный ганглий, 4 - парус, 5 - преоральный шнур паруса, 6 - железа кристаллического стебелька, 7 - передний аддуктор, 8 - мышцы-ретракторы паруса, 9 - пищеварительная железа (печень), 10 - раковина, 11 - висцеропариетальный ганглий, 12 - задняя кишка, 13 - педальный ганглий, 14 - пищевод, 15 - рот

Таблица 6

Стадии личиночного развития беломорской мидии

Стадии	Период развития	Размер, мкм	Характеристика стадий
Оплодотворение	0 ч	60	Зигота
Бластула	8-10 ч	60	Начало активного движения
Конхостома	11-13 ч	60	Появление таксисов.
	13-16 ч	65-70	Наличие архентерона, раковинной железы
Трохофора	25-30 ч	70-75	Выворачивание раковинной железы, изгибание архентерона.

Формирующийся велигер	30–40 ч	75–100	Парус, мышцы–ретракторы паруса. Закладка ганглиев. Раковина.
Велигер	2.5–3 сут.	100–250	Передний аддуктор. Печень. Протонефридии. Задняя кишка. Железа кристаллического стебелька. Пигментное пятно.
Педивелигер	20–40 сут.	250–400	Нога. Задний аддуктор. Зачатки жабр. Оседание.

Здесь следует подчеркнуть, что приведенное выше описание личиночного развития мидий относится к личинкам, полученным в условиях лабораторной культуры. Естественно, что в природных условиях могут быть какие-то отклонения в развитии, особенно по временным параметрам тех или иных стадий, по размерам личинок на этих стадиях, однако выделенные здесь стадии довольно отчетливо идентифицируются в планктоне и отражают реальную картину развития мидий в природе. Каждую из выделенных здесь стадий развития можно, в свою очередь, подразделить на раннюю и более поздние, что иногда целесообразно делать при описании морфологических преобразований.

Наиболее ранние нарушения в развитии мидий обнаружены на стадии 4 бластомеров. Отклонения заключаются в разрушении яйцевой оболочки, в результате чего бластомеры отделяются один от другого. Кроме того, некоторые эмбрионы на данной стадии имеют 4 равновеликих бластомера.

На стадии бластулы отклонения в развитии заключаются в резком различии величины макромеров. На этой же стадии встречались и более глубокие аномалии, при которых эмбрион представлял собой неупорядоченную массу клеток, среди которой невозможно было различить макро- и микромеры. У аномальных личинок на стадии конхостомы не образуется характерного для этой стадии (в норме) апикального пучка ресничек; здесь все тело личинки покрыто ресничками одинаковой длины. У части таких личинок отсутствует раковинная железа. Вероятно, это является следствием аномального развития макромеров – предшественников раковинной железы.

Как уже было отмечено в соответствующем разделе настоящей работы, ведущую роль в проявлении информационной связи играет функционирование элементов регуляторной химической коммуникации. Поскольку регуляция адаптационного процесса в целом осуществляется на всех стадиях жизненного цикла животных, большой интерес, имеющий непосредственное отношение к оседанию и метаморфозу личинок мидий, представляют данные по определению химизма регуляторных веществ и их локализации на разных стадиях личиночного развития моллюсков.

Ацетилхолинестеразная активность впервые выявляется у личинок на стадии трохфоры. На вегетативном полюсе выделяются две клетки, проявляющие эту активность. Немного позднее клетки смещаются на вентральную сторону личинки. По всей вероятности,

эти структуры соответствуют зачатку висцеропариетального ганглия. У аномальных животных на этой стадии не обнаруживается ни одного из признаков, характеризующих трохофору при нормальном развитии. Вся личинка равномерно покрыта ресничками. Однако картины локализации зон ацетилхолинестеразной активности у таких животных очень сходны с таковыми нормальных. Аномальные личинки так же, как и нормальные, активно двигаются и обладают фото- и гравитационными таксисами.

На стадии поздней трохофоры, к началу формирования велигера (30–34 ч после оплодотворения), зона ацетилхолинестеразной активности выявляется и на анимальном полюсе личинки. Эта зона, вероятно, соответствует формированию церебральных отделов ЦНС. В пределах зоны отчетливо видна кольцеобразная структура, расположенная в основании паруса. У аномальных личинок так же появляется подобная зона, однако различить в ней кольцеобразную структуру не удается. В таком состоянии эти аномальные личинки, по временным параметрам соответствующие стадии велигера, существуют 10–15 дней. Поскольку полноценная пищеварительная система у таких личинок не формируется, они не способны активно питаться, и поэтому их размеры, даже по истечении довольно длительного времени, увеличиваются очень незначительно по сравнению с исходными (с 60 до 90–100 мкм). За это же время нормальные личинки, активно питаясь, достигают размеров 250 мкм.

На стадии велигера у нормально развивающихся личинок, в дополнение к уже имеющимся, выявляются еще две зоны ацетилхолинестеразной активности, по всей видимости, означающие формирование pedalных ганглиев. Немного позднее зачатки церебрального, pedalного и висцеропариетального ганглиев начинают соединяться коннективами, и образуется комиссура между зачатками висцеропариетальных ганглиев.

На 5–8-е сутки развития происходят следующие изменения. Единая (по окрашиванию) церебральная ганглионарная масса начинает подразделяться на два обособленных цереброплевральных ганглия, соединенных комиссурой. Pedальные ганглии начинают сближаться, и между ними также появляется комиссура. В таком состоянии выявленные структуры сохраняются до появления у личинки ноги.

Биогенные моноамины впервые выявляются через 46–48 ч после оплодотворения, на стадии хорошо развитого велигера. Вначале можно наблюдать ярко-зеленое свечение в основании паруса, благодаря локализации здесь крупной клетки с отростками. При дальнейшем развитии отростки удлиняются и кольцом охватывают парус. Позднее в районе глотки можно наблюдать еще две клетки, соединенные отростками с клетками в основании паруса. У аномальных личинок кольцеобразная структура в основании паруса не обнаруживает какой-либо связи с другими тканевыми элементами.

На стадии педивелигера (20–30 дней после оплодотворения) в нервной системе личинки происходят следующие изменения. Pedальные ганглии настолько сближаются, что выглядят как единая двуплодная структура. Формируются образования, соответствующие церебропедовисцеральным коннективам взрослого животного. Таким

образом, на этой стадии у личинки уже присутствуют все основные компоненты нервной системы взрослого животного.

Непосредственно перед оседанием личинки формируется циркум-паллиальный нерв, иннервирующий края мантии. После оседания личинки происходит лишь изменение пропорций отделов нервной системы (увеличение ганглионарных масс), не затрагивающее структурных ее компонентов.

Полученные данные по личиночному развитию мидий из Белого моря в общих чертах согласуются с результатами исследований ряда авторов по *Mytilus edulis* из других мест обитания (Малахов, Медведева, 1985; Bayne, 1971; Fild, 1922 и др.). Изучение полутонких срезов личинок известного возраста показало, что дифференциация элементов нервной системы начинается со стадии конхостомы. Церебральный ганглий первоначально закладывается в виде единого образования (ганглионарная масса) на анимальном полюсе личинок на стадии трохофоры. На стадии велигера нервная система личинок мидии состоит из пары висцеропариетальных, пары pedalных и пары цереброплевральных ганглиев. Биогенные моноамины обнаруживаются, начиная со стадии раннего велигера, у которого появляется зеленое свечение в виде кольца, охватывающего парус, и выявляются нескольких клеток, локализованных в районе паруса и глотки.

Таким образом, несмотря на то, что нервная система мидий закладывается довольно рано и сразу по ганглионарному типу, можно говорить, что у личинок имеется и специализированная личиночная нервная система. Эта система представлена элементами, образующими кольцо в основании паруса личинки, а также несколькими моноаминовыми клетками в районе глотки и паруса. Интересно отметить, что у личинок некоторых полихет также выявляется моноаминовое кольцо, лежащее в основании прототроха (Бубко и др., 1979), морфологически соответствующего парусу моллюсков (Иванова-Казас, 1987). Представляется вполне естественным, что элементы нервной системы, присущие только личинкам, связаны прежде всего с иннервацией личиночных локомоторных структур.

В связи с анализом элементов системы регуляторной химической коммуникации на ранних стадиях развития мидий следует отметить следующее. Используемые методики выявления элементов регуляторных систем показывают наличие только лишь немногих веществ, характерных вообще для функционирования нервной системы. Не исключено, что, наряду с выявленными веществами, функционируют и другие, которые, возможно, функционируют раньше выявленных. Кроме того, выявленные вещества еще совсем не означают, что они функционируют в структурах, относящихся именно к нервной системе, тем более если речь идет о самых ранних стадиях онтогенетического развития животных. На ранних стадиях развития, еще до оформления элементов нервной системы, все эти биологически активные вещества функционируют как нейроромоны (в вышеприведенном нашем понимании этого термина — глава 3) в системе ОРХК. При формировании в онтогенезе нервной системы эти вещества выполняют уже нейромедиаторную функцию в специализированных

нервных элементах, продолжая в то же время в других тканях (структурах) выполнять свою первоначальную регуляторную функцию.

Личинки мидий, достигнув стадии велигера и педивелигера, в природных условиях способны длительное время (около месяца) находиться в планктоне в поисках оптимальных условий для последующего оседания и метаморфоза. Эти планктонные личинки и являются потенциальными вселенцами на искусственные субстраты мидиевых хозяйств. Многолетние наши наблюдения за распределением личинок мидий в планктоне акватории губы Чупа показали, что обычно они появляются во второй декаде июля при температуре поверхностного слоя воды в 10–13,5°C. Массовое же появление отмечается с третьей декады июля по август включительно, причем можно выявить до двух пиков численности: первый, в конце июля–начале августа (при температуре воды 13,5–15°C), и второй, в конце августа (при колебаниях температуры воды от 9,5 до 15°C). В первой декаде октября, при перепаде температуры воды с 8,3 до 4°C, личинки мидий в планктоне не встречаются.

Характер распределения в планктоне личинок мидий (как во времени, так и в пространстве) в отдельные сезоны подвержен значительным колебаниям, что связано в основном с величинами температуры воды. Так, очень высокая численность личинок отмечалась в акватории мыса Картеш в 1976–1977 гг., когда во время первого пика их количество достигало до 25 тыс. экз. в 1 м<sup>3</sup>, а во время второго пика – 8 тыс. соответственно. Количество личинок в поверхностном слое воды также довольно сильно изменяется в течение суток. Такие значительные колебания численности личинок определяются совокупным действием факторов среды и процессом оседания личинок на фоне продолжающегося, но уменьшающегося появления их в планктоне данной акватории.

В сезон 1986 г. в связи с организацией мидиевых хозяйств в различных участках акватории губы Чупы было проведено исследование по распределению личинок мидий практически по всей акватории губы и ряду смежных с ней районов (Кулаковский и др., 1988). Наибольшее внимание уделялось в этом отношении районам, где уже существовали мидиевые хозяйства, т. е. акватории вблизи мыса Картеш и акватории Сонострова. Расстояние между этими акваториями – примерно 40 км. Анализировалось распределение личинок мидий размером 200–350 мкм в поверхностном и в 10-метровом слоях воды.

Полученные данные свидетельствуют, что максимальные количества личинок мидий в планктоне приходится на время интенсивного прогрева поверхностных вод. В среднем это время по многолетним наблюдениям приходится на период с 10 июля по 10 августа. Распределение личинок по всей исследуемой акватории оказалось более или менее равномерным. В общем случае для Белого моря можно отметить, что максимальное количество личинок мидий в планктоне приходится на время, когда происходит стабильный прогрев относительно более глубоких слоев воды, что означает начало размножения у особей сублиторальных популяций. Широко известно, что в зависимости от времени суток и погодных явлений (ветер, дождь, перепады температуры, освещенность и др.) количес-

тво личинок мидий в планктоне поверхностного слоя воды подвержено значительным изменениям, и для акватории Чупинской губы многими авторами отмечены изменения в распределении личинок в планктоне, связанные с характером изменений факторов окружающей среды (Бергер и др., 1985; Максимович, Ведерников, 1986).

Встречаемость большого количества личинок мидий практически в центральной части Белого моря свидетельствует о возможности интенсивного обмена генофонда мидиевыми поселениями всего моря (в различной, естественно, степени), учитывая его небольшую площадь. О такой возможности свидетельствуют и данные, имеющиеся по другим морям (Милейковский, 1985; Ваупе, 1976). Таким образом, имеется вполне определенная вероятность, что на искусственные субстраты организуемых мидиевых хозяйств могут оседать личинки особей из самых различных естественных мидиевых поселений.

Оценивая данные, представленные в этой главе с точки зрения марикультуры мидий, нельзя не отметить, что наличие большого количества личинок мидий в планктоне — это только одна составляющая вопроса достаточности «посадочного» материала в случае организации промышленных мидиевых хозяйств. Большое значение имеют данные и о качественной характеристике личинок, о механизмах, регулирующих процессы оседания личинок, их метаморфоза и дальнейшего развития молоди. Выявленные нами аномалии в развитии личинок, приводящие к их гибели, могут иметь место на различных стадиях, и обуславливаются они или разными причинами, или совокупным их действием. Одной из причин наблюдаемых нами аномалий в условиях лабораторного культивирования может быть величина плотности личинок. Замечено, что при высокой плотности личинок возрастает и доля ненормально развивающихся. Подобное явление отмечено и в литературе (Loosanoff, 1963).

В природных условиях личинки мидий чрезвычайно чувствительны к воздействию загрязняющего фактора как химической (Малахов и др., 1992), так и механической природы. Мы неоднократно наблюдали случаи гибели личинок мидий на стадии педивелигера при сильном «взмучивании» вод в результате или сильных ветров, или даже при работе винтов больших судов в небольших бухтах. Это особенно характерно для мелководных районов побережья. В акваториях функционирующих мидиевых хозяйств на развитие личинок, включая процессы оседания и метаморфоза, существенное влияние могут оказывать биологически активные вещества, поступающие в акваторию в результате жизнедеятельности как взрослых особей мидий, так и других представителей биоты.

Таким образом, исследование становления и развития регуляторных систем в ходе личиночного развития мидий позволяет не только констатировать те или иные отклонения от нормы и выявить их причины в естественных условиях, но является необходимым при дальнейших работах по культивированию личинок в контролируемых условиях с последующими селекционными задачами.

Результаты исследований этого направления позволяют сделать очень важный вывод, что для развития промышленного культивирования мидий на Белом море количество и качество посадочного материала не является лимитирующим фактором.

#### 5.4. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ НА ОПЫТНО-ПРОМЫШЛЕННОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Первое на Белом море опытно-промышленное мидиевое хозяйство площадью 1 га было поставлено в июле 1983 г. в той же самой акватории (губа Кривозерская, пролив), где осуществлялись и экспериментальные исследования, на следующий же год после их завершения. Так как ко времени постановки этого хозяйства еще не было создано промышленных вариантов носителей, то в качестве таковых (чтобы не терять время) были использованы временные (временные по замыслу, но оказавшиеся постоянными по сути) несущие конструкции — скрепленные попарно металлические бочки, наполненные пенопластом большие деревянные ящики, линии из пенопластовых траловых поплавков (Житний и др., 1984). Собственно, здесь был использован своего рода беломорский вариант «longline» способа культивирования. Линии таких носителей монтировались на стальных тросах диаметром 18 мм, концы которых закреплялись на берегах пролива, ширина которого в среднем составляет 110 м. В качестве искусственных субстратов использовалась в основном капроновая дель. Каждый искусственный субстрат представлял из себя отрезок дельи длиной 3 м и шириной около 20 см. Были использованы также (в небольшом количестве) и субстраты из капронового фала диаметром 20 мм. Все субстраты располагались в вертикальном положении, благодаря специальным грузам, закрепленным на нижних частях субстрата. Общее число первоначально выставленных на хозяйстве субстратов было 16 тыс., что в совокупности составляло 48 км общей длины.

Здесь сразу же подчеркнем, что в результате отмеченных особенностей постановки данного хозяйства (прежде всего, количество субстратов и их расположение на конкретной акватории), оно уже с самого начала не отвечало строго биотехнологии культивирования, вытекающей из результатов предыдущего этапа работ, и в дальнейшем изложении мы неоднократно будем останавливаться именно на этом факте, поскольку он является исключительно важным при дальнейшем развитии промышленной марикультуры.

Оседание личинок мидий на субстраты опытно-промышленного хозяйства происходило аналогично тому, что имело место и в условиях эксперимента.

Для оценки состояния развития сообщества обрастания на искусственных субстратах и, прежде всего, культивируемых мидий, осенью каждого года (1983–1988) в разных местах данного хозяйства (9 станций) отбирали соответствующие пробы. На каждой такой станции отбирали один субстрат, и на его «горизонтах» — 0,5, 1,5 и 3 м — вырезали отрезки дельи длиной 10 см (пробы). Таким образом в каждый сезон отбирали 27 проб с 9 станций.

На второй год существования хозяйства по ряду причин, в основном связанных с нарушениями биотехнологии, сложились неблагоприятные условия по водообмену в данной акватории, что негативно отразилось и на росте мидий, особенно в центральной части

хозяйства. Для улучшения условий водообмена примерно треть данного хозяйства была переведена в расположенную рядом бухту Круглая, а оставшаяся часть рассосредоточена по первоначально занятой площади акватории.

Исходя из сложившейся ситуации, в 1985 и последующие годы схема взятия проб была видоизменена – количество станций и проб осталось прежним, но расположение станций по акватории хозяйства стало более адекватным задаче изучения развития всего поселения культивируемых мидий.

В 1983 г., т. е. в первый сезон функционирования хозяйства, когда субстраты были сплошь покрыты недавно осевшей молодью мидий, в каждой пробе выбирали наиболее характерную по заселенности ячейку сети и от одного узелка нити ячеи до следующего отбирали всех имеющихся здесь мидий. Следует отметить, что в это время (первый сезон постановки хозяйства) проверить степень оседания молоди можно очень просто – достаточно рукой провести по субстрату, и на ладони окажется множество черных точек, напоминающих маковые зернышки. Если субстрат имеет белый цвет (например, капроновый канат), то он становится черным от массы молоди мидий, что хорошо заметно при их осмотре.

В последующие сезоны по мере увеличения размера особей и уменьшения их количества на субстратах мидии отбирали уже полностью со всей пробы, т. е. со всего 10-сантиметрового отрезка сети. Для каждой пробы были получены данные по плотности поселения, размерам, возрасту и биомассе мидий.

Показатели плотности поселения и биомассы моллюсков на искусственных субстратах по горизонтам для всего хозяйства в течение 1983–1988 гг. приведены в табл. 7. В каждый из рассматриваемых сезонов анализировалась также размерно-возрастная структура поселения мидий для всего хозяйства в целом (на основании усредненных данных по каждому горизонту). В 1987–1988 гг., когда значительная часть мидий товарного размера была уже собрана (сбор осуществлялся путем очистки субстратов от мидий), на эти «освободившиеся» субстраты произошло обильное оседание молоди генераций данных сезонов. В предыдущие годы функционирования хозяйства как по плотности, так и биомассе доминировали особи генерации 1983 г., т. е. те, молодь которых и заселила в этом году (год постановки хозяйства) искусственные субстраты. Полученные данные относятся к конкретным анализируемым пробам, т. е. к тому конкретному количеству моллюсков, которые находились на 10-сантиметровом отрезке дели или, как в 1983 г., на одной нити ее ячеи. Так, для всего конкретного года данные получены путем обработки всех 27 проб; для каждого горизонта этого года – обработкой 9 проб, относящихся к данному горизонту всего хозяйства. В дальнейшем изложении по мере целесообразности эти данные представлены на единицу или площади, или длины субстрата, или же на все хозяйство в целом.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что в зависимости от времени существования хозяйства на искусственных субстратах происходит снижение численности моллюсков при увеличении их биомассы, что, собственно, было отмечено и в условиях эксперимента. Распределение моллюсков на самих субстратах (по

Таблица 7  
**Показатели плотности и биомассы мидий на трех горизонтах искусственных субстратов  
 опытно-промышленного хозяйства**

Горизонт, м	1983		1984		1985	
	N, экз./м	B, г/м	N, экз./м	B, г/м	N, экз./м	B, г/м
0.5	219543±79058	398±76,6	5594±764	1874±313	4387±403	3584±1182
1.5	171263±3636	282±81,2	8099±1032	2155±303	3890±636	3782±1026
3.0	164879±35360	283±66,2	6702±910	2477±469	4491±615	3649±651
Горизонт, м	1986		1987		1988	
	N, экз./м	B, г/м	N, экз./м	B, г/м	N, экз./м	B, г/м
0.5	3040±384	11940±2086	12227±8286	9138±1593	3368±1310	11432±597
1.5	3322±430	11226±1897	8966±4012	8233±1516	3576±182	9102±1692
3.0	3040±414	8977±1568	6367±1953	7871±1424	2583±658	6038±321

вертикали) более или менее равномерное, с тенденцией увеличения биомассы в верхней части субстратов в последние годы (1986–1988 гг.). Данные по размерно-возрастной структуре свидетельствуют о том, что в каждый последующий (после постановки хозяйства) сезон на искусственных субстратах данного хозяйства, помимо особой основной (т. е. 1983 г.) генерации, появляются и особи других генераций. Это может быть как молодь генерации конкретного сезона (оседание личинок мидий из планктона), так и особи, попадающие на субстраты хозяйства из естественных поселений (главным образом посредством переноса на оторвавшихся и плавающих макрофитах). Размер и возраст таких «переселенцев» может значительно отличаться от таковых особей основной генерации, что особенно заметно в первые годы функционирования хозяйства. Можно сделать заключение, что чем дольше функционирует мидиевое хозяйство, тем больше возрастных классов моллюсков имеется на искусственных субстратах. За счет переселенцев, что имело место во все годы наших работ, возрастных классов моллюсков всегда было больше, чем самый конкретный «возраст» данных мидиевых хозяйств. Это наблюдение и последующие специальные эксперименты по росту в условиях культивирования переселенцев из естественных мест обитания позволили разработать оригинальную биотехнологию специального сбора и подкармливания мидий из естественных популяций.

Количественные соотношения особой разных возрастных классов являются довольно хорошим индикатором, свидетельствующим о ситуации на всем хозяйстве. Так, из приведенных материалов видно, что оседание молоди мидий на уже заселенные субстраты было незначительным в 1984–1986 гг. В 1984 г. вновь осевшей молоди (0+) было 15% от общего количества мидий, в 1985 и 1986 гг. — всего лишь 2 и 3 % соответственно. Однако в 1987 и 1988 гг., т. е. в сезоны, когда особи основной генерации достигли промышленных размеров и был начат их частичный сбор, на субстратах доминировали по численности особи возрастного класса 0+, т. е. вновь осевшие мидии. По биомассе же на протяжении всех рассматриваемых сезонов на данном хозяйстве преобладали особи основной генерации. Некоторые характеристики мидий на опытно-промышленном хозяйстве, включая разные возрастные классы, приведены в табл. 8.

Еще в условиях эксперимента мы обратили внимание на различия в размере особей основной генерации осенью первого же сезона роста мидий на искусственных субстратах. Более детальный анализ был выполнен уже в условиях опытно-промышленного хозяйства. Здесь осенью 1983 г. все находящиеся на субстратах мидии так же распределялись в несколько размерных групп. По численности заметно выделялась группировка особей, средний размер которых составлял около 1 мм. Остальных особей основной генерации, размеры которых превышали эту величину (т. е. 1 мм), целесообразно объединить в другую группировку. Таким образом, можно рассматривать две основные размерные группировки мидий генерации 1983 г., условно обозначенные нами как «медленнорастущие», особи которой имеют среднюю длину 1.2 мм, и «быстрорастущие», со средней

Показатели развития поселения мидий в условиях опытно-промышленного хозяйства

Дата	Возраст, лет	Длина, мм	Масса, мг	Плотность		Биомасса	
				экз./м	%	экз./м	%
Ноябрь 1983 г.	0+	1.3	0.23	185230±27784	100	320±77	100
	0+	1.5	0.34	1380±353	15	1±0.5	0.05
	1+	8.3	55.0	6800±748	85	2710±217	99.95
Ноябрь 1985 г.	0+	2.2	1.1	95±19	2	0.2±0.1	-
	1+	6.6	29.0	815±87	18	56±11	2
	2+	17.4	457.0	3490±227	79	3320±486	90
	3+, 4+	40.4	5400.0	45±12	1	300±114	8
	0+	1.6	0.41	95±37	3	-	-
Октябрь 1986 г.	1+	3.5	4.2	85±24	3	0.7±0.2	-
	2+	12.9	200.0	115±33	4	50±16	0.5
	3+	29.0	2195.0	2610±176	88	9470±962	93.5
	4+, 5+	46.0	8602.0	60±9	2	595±105	6
	0+	0.9	0.07	6310±2052	81	0.4±0.2	-
	1+	2.4	1.3	225±73	3	1±0.5	-
Октябрь 1987 г.	2+	6.2	22.0	70±25	1	5±1.5	-
	3+	12.6	176.0	65±13	1	40±7	0.5
	4+	39.9	5200.0	1095±96	14	7505±620	91.5
	5+, 6+	56.8	14974.0	40±8	1	645±166	8
	0+	1.3	0.23	1926±364	60	0.7±0.2	-
	1+	5.9	19.0	325±87	10	18±5	-
	2+	15.6	330.0	152±40	5	78±25	1
Ноябрь 1988 г.	3+	25.1	1340.0	70±18	2	120±26	1
	4+	39.9	5200.0	104±30	3	586±196	7
	5+	54.0	12610.0	591±52	12	7808±849	87
	6+, 7+	59.5	16750.0	20±5	1	337±109	4
	0+	1.3	0.23	1926±364	60	0.7±0.2	-
	1+	5.9	19.0	325±87	10	18±5	-

длиной особей 3.1 мм (Кулаковский и др., 1986). Следует отметить, что эти две основные группировки моллюсков прослеживаются достаточно четко и в последующие годы, и лишь на 4–5-м году функционирования хозяйства разница между ними несколько сглаживается. В табл. 9 приведены некоторые характеристики особей этих выделенных группировок. Как видно, по численности в первые два года преобладают особи медленнорастущей группы мидий. В дальнейшем их доля снижается и в 1988 г. составила всего 5%. По биомассе же все время преобладают особи другой группировки. Причины такой дифференциации особей основной генерации по размерам могут быть разные: это и уже отмечавшаяся нами изначальная разноразмерная структура поселения, благодаря разновременному оседанию особей одной и той же генерации в первый сезон роста. В дальнейшем преимущество в темпах роста первоначально осевших особей сохраняется. Другой возможной причиной может быть и проявление генетической неоднородности поселения мидий на субстратах (Балакирев, 1987; Жуковская и др., 1987). В литературе имеются данные о связи скорости роста моллюсков, включая и мидий, со степенью гетерозиготности особей (Diehl, Koehn, 1985). Также следует иметь в виду и возможность угнетения развития вновь оседающих особей уже имеющимися на субстратах более крупными моллюсками посредством метаболитов последних.

Рассматривая полученные результаты, можно отметить значительную элиминацию моллюсков основной генерации, особенно в первые два сезона функционирования хозяйства. Так, осенью 1984 г. на субстратах осталось всего 4% мидий от общего числа особей, первоначально осевших к осени 1983 г. Темпы элиминации моллюсков в выделенных нами группах различны – элиминация мидий основной генерации осуществляется главным образом за счет медленнорастущих особей. Следует отметить, что в течение пятого сезона роста особей медленнорастущей группы немного, всего 31 экз./м субстрата. Одним из объяснений этому может быть то, что на 4-м году произошло довольно резкое снижение численности (и, соответственно, биомассы) мидий быстрорастущей группы. Сложилась ситуация, при которой оставшиеся на субстратах особи медленнорастущей группы получили возможность интенсивно расти. Так, приводимые данные о средних размерах моллюсков по годам функционирования хозяйства свидетельствуют о том, что в последние сезоны размеры мидий примерно сходные. Не исключена возможность, что большинство из особей медленнорастущей группы, благодаря улучшению условий существования, «перешло» в группу быстрорастущих мидий.

Довольно резкое снижение биомассы мидий на 4-м году произошло в результате опадания (отрыв) их друг с искусственных субстратов под действием собственной тяжести, когда значения биомассы достигли величины 10 кг/м субстрата. Подобное явление, которое было отмечено нами в экспериментальных условиях и подтверждено в условиях промышленного культивирования (Сухотин, 1990; Sukhotin, Kulakowski, 1992), отмечается и для других регионов мидиевой марикультуры. Так, у берегов Швеции (Скагеррак) биомасса мидий на

Показатели развития основной генерации мидий на искусственных субстратах хозяйства  
Таблица 9

Дата, возраст (год), группа	Средняя длина, мм	Средняя масса, мг	Средняя плотность		Средняя биомасса		
			экз./м	%	экз./м	%	
1983, 0+	М	1.2±0.07	0.18	148180±27033	80	6±14	19
	Б	3.1±0.17	3.0	3705±5162	20	260±62	81
1984, 1+	М	3.1±0.04	3.0	4150±444	61	85±15	4
	Б	18.0±0.14	541.0	2650±387	39	2080±333	96
1985, 2+	М	8.1±0.06	49.0	1330±130	38	100±18	3
	Б	23.1±0.10	1052.0	2160±133	62	3220±481	97
1986, 3+	М	12.7±0.19	191.0	585±66	23	225±69	2
	Б	33.8±0.13	3455.0	2030±163	77	9245±942	98
1987, 4+	М	23.1±0.72	1052.0	320±77	29	404±106	5
	Б	46.9±1.22	8348.0	774±58	71	7103±611	95
1988, 5+	М	35.8±0.75	3790.0	31±9	5	128±52	2
	Б	54.8±0.23	13160.0	568±48	95	7707±832	98

Примечание. М – группа медленнорастущих мидий, Б – группа быстрорастающих мидий.

искусственных субстратах понизилась на 15% после достижения значений 8.5 кг/м (Loo, Rosenberg, 1983). При культивировании мидий в Ирландском море биомасса мидий через 18 месяцев выращивания составила 5 кг/м в результате все того же осыпания культивируемых моллюсков с искусственных субстратов (Rodhouse et al., 1985).

На основании наших данных, представленных в этом разделе, а также данных литературы можно сделать вывод о том, что при выращивании мидий в любых акваториях методом подводного культивирования всегда будет иметься определенный (можно назвать его критическим) период, после которого величина биомассы резко понижается и так же резко увеличивается численность особей возрастного класса 0+ (Кулаковский, 1992). Естественно, что время и характер проявления этого периода в тех или иных акваториях будут разные, но он обязательно будет иметь место. Поскольку этот период представляет особый интерес с точки зрения марикультуры, его необходимо не только прогнозировать, но и обязательно использовать в практической деятельности.

### **5.5. РОСТ МИДИЙ И НЕКОТОРЫЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПОСЕЛЕНИЯ МИДИЙ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ**

Данные о характере и особенностях роста объекта культивирования в различных условиях его существования представляют непосредственный интерес для марикультуры как сами по себе, так и в плане получения данных по составлению энергетического баланса поселения моллюсков. В настоящем разделе главы будут изложены результаты исследований этого направления (Кулаковский, 1990; Кулаковский, Сухотин, 1986; Кулаковский и др., 1986; Сухотин и др., 1992).

Исследовали мидий с мидиевого хозяйства (мыс Картеш, пролив), мидий из естественных поселений, расположенных в бухте Лебязья, пролив Подпахта (верхняя, средняя и нижняя литораль), а также из сублиторали этих акваторий (глубина около 2 м на отливе). Последнее из упомянутых естественных поселений (Подпахта) расположено относительно недалеко от рассматриваемого мидиевого хозяйства и отличается от прочих отмеченных естественных мест обитаний хорошим водообменом благодаря интенсивному приливотливному течению, т. е. в этом отношении условия обитания мидий естественных (сублитораль) и искусственных поселений довольно схожие.

Линейный рост моллюсков из вышеуказанных биотопов исследовали путем подсчета и измерения «годовых колец» — линий зимней остановки роста на раковинах. Этот метод широко используется в работах по анализу роста моллюсков (Садыхова, 1972). Были исследованы мидии всех размерных групп, представленных в соответствующих выборках данного биотопа. Измерение расстояний от вершины раковины до наиболее удаленных краев каждого из годовых колец позволило реконструировать рост особи по годам в течение всей жизни. Анализ данных по росту отдельных особей позволил определить закономерности линейного роста мидий в изучаемых биотопах.

Определялись также общая сырая масса мидий —  $W_{\text{общ}}$  (с раковиной и мантийной жидкостью), сырая ( $W_r$ ) и сухая ( $W_c$ ) массы мягких тканей.

Здесь следует отметить, что полученные нами конкретные данные для беломорских мидий согласуются с таковыми для представителей всего семейства *Mytilidae* (Алимов, Голиков, 1974).

В табл. 10 приводятся данные по процентному содержанию  $W_c$  в  $W_T$  и  $W_{\text{общ}}$ .

Величина  $W_T / W_{\text{общ}}$  составляет 0.226 (22.6%). Остальные 77.4% от общей массы приходятся на створки раковины и мантийную жидкость. В среднем сухая масса у беломорских мидий составляет 4% от общей массы и 16–19% от сырой массы тела. Эти соотношения довольно близки к таковым для мидий из других частей ареала. Так, для моллюсков из Северного моря сухая масса составляет 18% от сырой массы (Vooys, 1976), а для Берингова моря – 11% (Заярная, 1976).

Из представленных в таблице данных видно, что отношение сухой массы тела к сырой и общей массе культивируемых моллюсков, анализируемых в июле, несколько выше, чем у литоральных, сублиторальных и культивируемых же мидий, собранных в августе и ноябре. По всей вероятности, это связано с тем, что 18 июля этого года (1983), значительная часть мидий естественных популяций еще полностью не отнерестилась, и имеющиеся половые продукты отразились на величинах сухой массы. Сходная картина отмечена и для мидий из Японского моря в конце мая (период нереста), когда сухая масса составила 25% от сырой массы (Солдатов, Эпштейн, 1981).

Зависимость длины раковины от возраста у мидий в условиях марикультуры в течение первых 5 лет жизни оказалась практически линейной, в отличие от моллюсков естественных местобитания. В данном случае целесообразно описывать рост культивируемых моллюсков отрезком прямой, выходящим из начала координат и имеющим тангенс угла наклона относительно положительного направления оси абсцисс равный 13 (рис. 4). Таким образом, уравнение линейного роста культивируемых мидий в пределах первых 5 лет имеет вид:

$$L_t = 13t,$$

где  $L_t$  – длина мидии (мм) ко времени  $t$  (год), причем  $t$  в данном случае будет или меньше или равно 5. Отметим, что к концу пятого сезона роста мидии на искусственных субстратах достигли длины 65 мм, что близко к предельному размеру для беломорской мидии (Савилов, 1953; Максимович, 1978).

Это уравнение можно использовать для контроля за состоянием развития мидий на хозяйствах и предварительной ориентировочной оценки предполагаемого выхода товарной продукции с организуемых промышленных хозяйств в акватории губы Чула. Более длительное по времени культивирование моллюсков в условиях марикультуры показало, что на 6-м и 7-м годах жизни темп их роста замедляется, и кривая роста выходит на плато (Suchotin, Kulakowski, 1992).

Рассматривая полученные данные, можно констатировать, что среди особей исследованных биотопов наибольшим темпом роста, как и следовало ожидать, обладают мидии в условиях культивирования.

## Содержание сухой массы мягких тканей в сырой и общей массе, %

Биотоп и время сбора	$W_0/W_{\text{общ}}$	$W_0/W_r$
Искусственные субстраты		
18.07.83	6.1	26.6
5.11.83	4.3	18.8
Литораль		
24.07.83	3.6	15.7
Сублитораль		
9.08.83	4.1	17.9

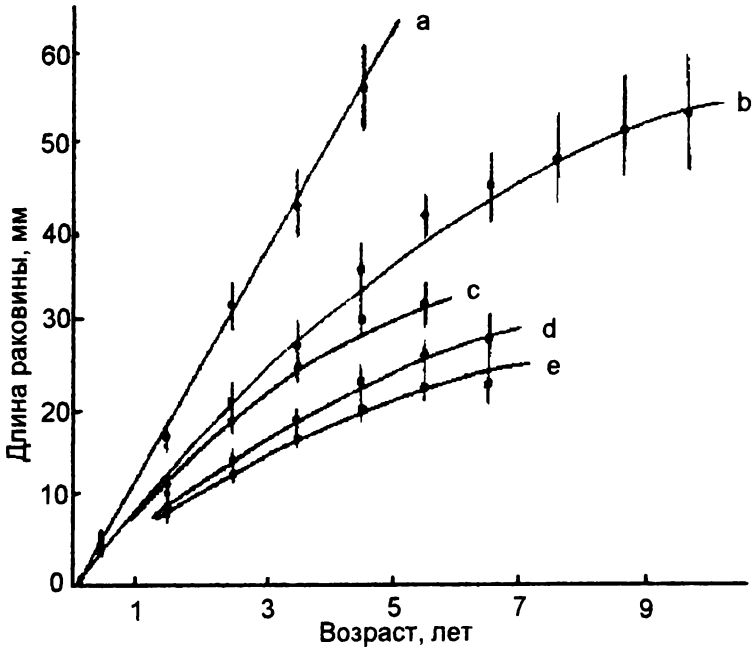


Рис. 4. Линейный рост мидий из разных биотопов:

*a* искусственные субстраты; *b* сублитораль; *c, d, e* нижняя, средняя, верхняя литораль соответственно. Вертикальные линии доверительные интервалы ( $p = 0.05$ )

После первого года они в 1.4 раза, а на пятом году жизни — в 1.7 раз превышают по длине сублиторальных особей того же возраста. Сублиторальные мидии, в свою очередь, растут быстрее, чем мидии на всех горизонтах осушной зоны. На литорали максимальным темпом роста обладают моллюски нижнего горизонта; самый медленный рост — у особей верхнего горизонта. Такая закономерность отмечается и

многими авторами для мидий естественных поселений (Савилов, 1953; Briggs, 1982; Seed, 1979).

Можно считать, что занимаемый мидиями в разных частях ареала биотоп определяет в основном и их возможности для роста. Так, характер линейного роста сублиторальных и литоральных мидий в условиях Белого моря сходен с таковым у мидий из южного побережья Великобритании (Bayne, Worrall, 1980), балтийского побережья Швеции (Kautsky, 1982), атлантического побережья Канады (Thompson, 1984), однако темп роста у мидий из Белого моря ниже, чем у мидий из более южных районов их ареала.

Естественно, что в каждом сезоне имеются те или иные отличия в темпах роста моллюсков, в зависимости от конкретных условий среды, от конкретного места обитания (Кулаковский и др., 1986; Theisen, 1968), но темпы роста мидий, находящихся в пелагиали (садки, буй, плоты и т. п.), практически всегда более высокие, чем у таковых в бентали данной акватории (Солдатова, 1983; Wallace, 1980; Kautsky, 1982). Так, по данным Солдатовой, длина мидий из Японского моря в возрасте одного года, живущих в пелагиали, в 1.5 раза превышает длину мидий того же возраста, обитающих на грунте. Собственно то, что темп роста моллюсков в условиях культивирования превышает таковой особей естественных популяций, во многом и определяет смысл марикультуры вообще.

Определенный интерес представляют данные не только о сезонных закономерностях роста мидий в разных биотопах, но и об изменениях их темпа роста при смене биотопов. Выше уже отмечалось, что на искусственные субстраты мидиевых хозяйств попадают особи из естественных мест обитания, причем иногда в значительных количествах. В перспективе развития мидиевой марикультуры на Белом море может возникнуть необходимость подращивания особей из естественных популяций различных биотопов в условиях марикультуры. Исследования по характеру изменения приростов беломорских мидий при улучшении и ухудшении условий их обитания (при перемещении особей из естественного литорального поселения в условия марикультуры и наоборот) показали, что в первом случае отчетливо прослеживается явление компенсаторного роста (Сухотин и др., 1992). При этом самые мелкие (12–16 мм) из экспериментальных особей за год наблюдений почти удваивают начальные размеры. Их прирост вполне сопоставим с приростом изначально культивируемых мидий и в 2–3 раза превышает таковой литоральных моллюсков естественного поселения. Крупные особи в среднем также имеют заметно более высокий темп роста, но снижение величин их приростов по мере увеличения размеров происходит быстрее, чем у таких же особей, но находящихся в естественном биотопе. Напротив, при учете возрастного состава оказалось, что у литоральных моллюсков в условиях культивирования величины приростов снижаются с возрастом менее резко. Аналогичные (по характеру) отношения прослеживаются и у мидий, перенесенных из условий марикультуры на литораль. Таким образом, меньшие по размеру особи в указанных случаях «переноса» из одного биотопа в другой наиболее резко реагируют на изменение условий обитания. При ухудшении условий наблюдается картина

более резкого снижения приростов с увеличением возраста, чем с увеличением линейных размеров особей. В течение года данных наблюдений за экспериментальными особями отмечено, что мидии, перенесенные из культивируемых условий на литораль, сохраняют в среднем более высокие приросты, по сравнению с литоральными особями тех же размеров и возраста, и наоборот.

Степенная зависимость массы от возраста мидий в условиях культивирования в рассматриваемом случае, т. е. до возраста моллюсков 5+, согласно уравнению линейного роста для культивируемых мидий за тот же срок будет:

$$W_t = 0.225t^{2.833}$$

Этим уравнением, как и предыдущим (и наряду с ним), можно пользоваться при предварительном расчете выхода товарной продукции с хозяйства.

Кривая, описывающая рост массы мидий в условиях культивирования, представляет собой ветвь параболы, и до возраста моллюсков 5+ не имеет тенденции выхода на плато (рис. 5). У мидий из естественных мест обитания абсолютные приросты массы увеличиваются до определенного значения, характерного для каждого отдельного биотопа (рис. 6). Перегиб кривой роста массы моллюсков происходит в том возрасте, когда достигается максимальный абсолютный прирост, что, судя по полученным данным, для мидий Белого моря происходит при их массе, составляющей 33–35% от  $W_{\infty}$ . Абсолютный прирост массы у мидий в условиях культивирования прогрессивно увеличивается, достигая в рассматриваемой акватории значения 9.6 г/год к 5 годам. Особи возраста 5+ с искусственных субстратов в 3.5 раза превышают по общей массе sublиторальных мидий того же возраста.

Таким образом, темп линейного роста и роста массы культивируемых мидий в первые 5 лет значительно превышает таковой мидий из естественных поселений. Собственно (подчеркнем еще раз) марикультура как таковая и базируется на этих особенностях увеличения темпов роста культивируемых животных при создании им соответствующих (оптимальных) условий развития.

Известно, что на закономерности сезонного роста моллюсков влияют такие изменяющиеся в течение года факторы, как температура воды, концентрация пищевых компонентов в воде, стадия полового цикла самих моллюсков и др. В относительно теплых водах, где годовой перепад температур невысок и составляет 5–7°C, сезонные изменения скорости роста определяются в большей степени количеством доступной пищи (Page, Hubbard, 1987; Thompson, Nickols, 1988). В boreальных и арктических водах сезонные изменения температур воды перекрывают по значимости все остальные факторы (Садыхова, 1971; Сиренко, Саранчова, 1985; Dare, 1976; Theisen, 1968).

Согласно нашим данным в течение 6 месяцев, с ноября по апрель, увеличение размера мидий в Белом море составляет всего 27% от годового, в то время как в самые теплые два месяца (июль-август) –

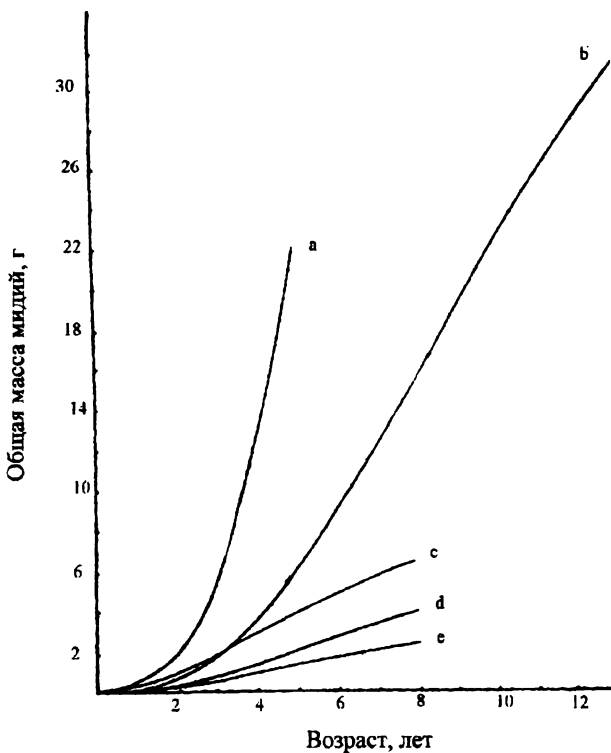


Рис. 5. Рост массы мидий из разных биотопов: искусственные субстраты; *b* – сублитораль; *c*, *d*, *e* – нижняя, средняя и верхняя литораль соответственно

5% (Sukhotin, Kulakowski, 1992). Можно считать, что в условиях андалакшского залива, где разница среднемесячных температур зимой и летом достигает 15°C градусов, сезонная периодичность роста мидий достаточно хорошо может быть предсказана по динамике температуры воды. То же самое наблюдается и при анализе роста культивируемых мидий в зависимости от занятого ими горизонта на искусственных субстратах. Собственно, в значительной степени на этом и основан выбор длины самого субстрата. Так, уже в ходе предварительных исследований для рассматриваемой акватории был выбран, как уже упоминалось,

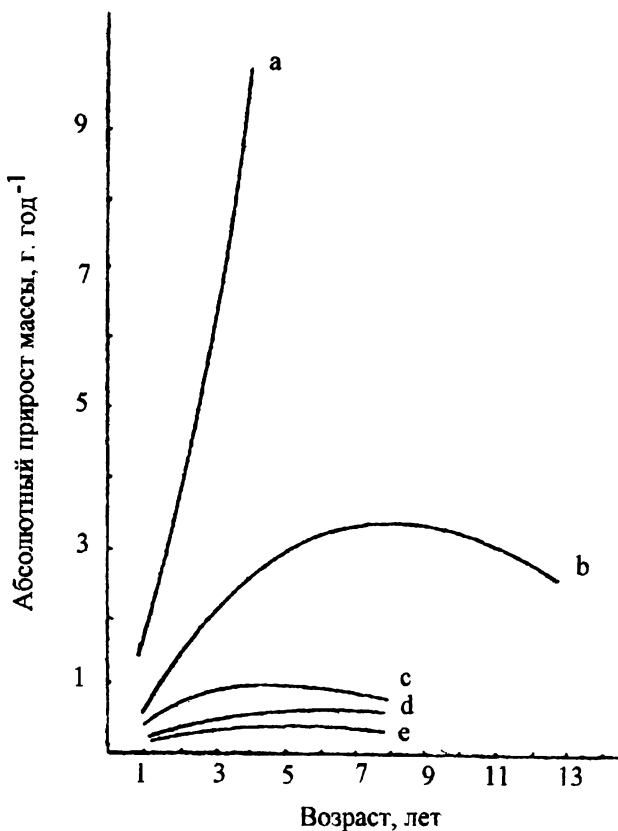


Рис. 6. Абсолютный прирост массы мидий из разных биотопов: *a* — искусственные субстраты; *b* — sublittoral; *c*, *d*, *e* — нижняя, средняя и верхняя литораль соответственно

3-метровый искусственный субстрат, поскольку именно в этом поверхностном слое воды в данной акватории происходил более интенсивный, по сравнению с глубинными горизонтами, рост

моллюсков. Различия по темпу роста культивируемых мидий в зависимости от занимаемого ими горизонта на искусственных субстратах проявляются уже в течение одного сезона роста. Так, в июне 1993 г с искусственных субстратов (горизонт 0.5 м) была отобрана партия разновозрастных и, по возможности, однородных мидий. Эти мидии были подразделены на три группы, каждая особь промерена и пронумерована, после чего помещена в садки, которые и были выставлены в море на горизонтах 1, 6 и 11 м. 17 декабря этого же года, т. е. спустя 90 дней после постановки садков, все мидии были снова измерены. Результаты представлены в табл. 11. Как и следовало ожидать, величина линейного прироста мидий понижалась с глубиной обитания.

Поскольку рассматриваемое хозяйство в первые сезоны своего функционирования претерпевало существенные изменения, связанные в основном с мероприятиями по улучшению условий водообмена на занятой акватории, была осуществлена оценка некоторых показателей развития поселения мидий в зависимости от расположения искусственных субстратов в пределах самого хозяйства (Кулаковский и др., 1985, 1986). Сравнилось развитие мидий от морской стороны хозяйства к его кутовой части, от материкового берега к островному и в зависимости от занятого горизонта на искусственных субстратах. Анализ полученных результатов в первый сезон функционирования хозяйства свидетельствует, что по всей площади хозяйства показатели развития мидий практически одинаковы. Не было выявлено различий по размерам особей в зависимости от занимаемого ими горизонта на искусственных субстратах. Наименьшие размеры мидий отмечались насубстратах, расположенных в кутовой части хозяйства. Наибольшие показатели значений плотности поселения мидий характерны для краевых участков (морской и кутовой) хозяйства. Биомасса моллюсков прогрессивно уменьшалась по направлению от морской части хозяйства к кутовой. Сравнение показателей развития мидий за три первые сезона роста показали, что неблагоприятная ситуация по водообмену, особенно проявившаяся на третьем сезоне функционирования рассматриваемого хозяйства в центральной части занятой им акватории, отразилась и на темпах роста моллюсков. После 1985 г., когда водообмен этой же акватории улучшился, развитие

Таблица 11

**Рост мидий на разных горизонтах искусственных субстратов**

Горизонт, м	I		II		Прирост, мм
	<i>n</i>	<i>L</i> ср, мм	<i>n</i>	<i>L</i> ср, мм	
1	31	32.3±0.3	31	47.0±0.3	14.7±0.4
6	30	31.6±0.2	30	42.6±0.3	11.0±0.3
11	32	32.0±0.3	32	37.0±0.2	5.0±0.2

Примечание. I – начало экспозиции отобранных мидий (8 июня 1993 г.); II – завершение наблюдений (7 сентября 1993 г.); *n* – количество мидий в садках. За время экспозиции среднемесячные температуры воды в июне, июле и августе были: 9.9, 14.6, 14.4 °С на горизонте 1 м; 8.2, 12.9, 14.1 °С на горизонте 5 м; 5.7, 12, 13.5 °С на горизонте 10 м.

моллюсков по всему хозяйству происходило более или менее сходно.

На основании полученных данных по плотности поселения мидий на искусственных субстратах в рассматриваемые сезоны, по размерно-возрастной структуре, используя полученные зависимости массы от размера особей были рассчитаны величины продукции мидий на хозяйстве,  $P/V$ -коэффициенты, общие значения биомассы мидий на всем хозяйстве и некоторые другие параметры (Кулаковский и др., 1986; Сухотин, 1990; Sukhotin, 1991; Sukhotin, 1992).

При расчетах  $P/V$ -коэффициентов за год принимались средние величины биомассы за анализируемый период. В табл. 12 приводятся годовые значения продукции и  $P/V$ -коэффициента за весь период наблюдений, которые получены суммированием показателей для каждого возрастного класса моллюсков, входящих в состав поселения в конкретный год. Данные по каждому году представлены суммой значений по месяцам, полученным для основных выявленных размерных группировок моллюсков. Продукция рассматриваемого мидиевого поселения, как и следовало ожидать, в основном (более 98%) представлена продукцией особей основной (т. е. 1983 г.) генерацией, среди которых, в свою очередь, доминируют особи быстрорастущей группы мидий. Продукция особей медленно растущей группы во все рассматриваемые сезоны не превышала 9%. Как видно, максимальные величины продукции приходятся на 4-й год роста, а минимальные – на 2-й. Это связано с отмечавшимися уже неблагоприятными условиями, сложившимися на хозяйстве в это время, что вызвало уменьшение скорости роста мидий. Продукция особей медленно растущей группы увеличилась в два последние года, когда увеличился темп их роста в связи с высокой степенью элиминации особей быстрорастущей группы, составившей более 95% от продукции.

Значение  $P/V$ -коэффициента для особей быстрорастущей группы мидий максимально в первый год, а затем, по мере увеличения биомассы моллюсков, снижается. Для мидий естественных поселений

Таблица 12

**Значение продукции, элиминированной биомассы и  $P/V$  – коэффициента основной генерации поселения мидии на искусственных субстратах хозяйства**

Годы	Группа мидий	Продукция, г/м год	Элиминированная биомасса, г/м год	$P/V$ за год
1983–1984	Б	4078	2686	3.5
	М	100	111	1.4
1984–1985	Б	1353	331	0.5
	М	90	39	1.0
1985–1986	Б	4893	595	0.8
	М	114	64	0.7
1986–1987	Б	6257	5987	0.8
	М	514	129	1.6
1987–1988	Б	3125	2090	0.4
	М	323	552	1.2

Обозначения: Б – быстрорастущие, М – медленно растущие мидии.

Белого моря значения этого коэффициента находятся в пределах 0.8–7.4 (литоральные моллюски) и 1.2–2.9 (сублиторальные) (Максимович, 1978).

Поскольку цикл культивирования мидий в Белом море самый продолжительный по сравнению с другими морями, то и соотношения общей элиминации моллюсков к их продукции выше. Так, в нашем случае элиминация быстрорастущих мидий за весь период наблюдений составила 59% от общей продукции, а для медленно растущих – 78% соответственно. В Ирландском море за 1.5 года культивирования элиминация составляет 35% (Rodhouse et al., 1985), а для Балтийского моря – 37% (Rosenberg, Loo, 1983).

Для расчета составляющих энергетического баланса использованы данные продукции, определенной по месяцам. Значение калорийности культивируемых моллюсков (для представления весовых единиц в энергетические) принималось равным 0.21 ккал/г сырого веса моллюска. Величина энергии, ассимилированная всеми особями данного поселения (т. е. опытно-промышленного хозяйства), определялась суммированием значения продукции поселения и затрат на обмен за данный период времени. Значения составляющих балансового равенства для мидий основной генерации (на их долю приходится более 90% общего потока энергии) приведены в табл. 13 (Sukhotin, 1992). Видно, что большую часть энергии ассимилируют особи быстрорастущей группы мидий. Максимальные величины потока энергии приходятся на летние месяцы. Величина коэффициента чистой эффективности продукции наибольшая в осенние месяцы.

В литературе имеется большое количество данных по зависимости величины этого коэффициента от температуры и трофических условий среды обитания (Винберг, 1968; Шадрин, Ивлева, 1988)

Таблица 13

**Энергетические показатели основной генерации мидий  
в поселении на искусственных субстратах**

Годы	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>F</i>	<i>A</i>	<i>C</i>	<i>K<sub>2</sub></i>	<i>K<sub>1</sub></i>
	Медленно растущие особи						
1983–1984	21	236	110	257	367	0.08	0.06
1984–1985	19	110	55	129	184	0.15	0.10
1985–1986	24	166	81	190	271	0.13	0.09
1986–1987	108	275	164	383	547	0.28	0.20
1987–1988	68	273	146	341	487	0.20	0.14
	Быстрорастущие особи						
1983–1984	856	1380	958	2236	3194	0.38	0.27
1984–1985	284	2212	1070	2496	3566	0.11	0.08
1985–1986	1027	4014	2161	5041	7202	0.20	0.14
1986–1987	1314	4662	2561	5976	8537	0.22	0.15
1987–1988	656	5006	2427	5662	8089	0.12	0.08

Примечание. *P* – продукция (ккал/м<sup>2</sup>год); *R* – траты на обмен (ккал/м<sup>2</sup>год); *F* – энергия, выделенная с фекалиями (ккал/м<sup>2</sup>год); *A* – ассимилированная энергия (ккал/м<sup>2</sup>год); *C* – рацион (ккал/м<sup>2</sup>год); *K<sub>2</sub>* – коэффициент чистой и *K<sub>1</sub>* – коэффициент валовой эффективной продукции.

Варьирование показателей условий среды в значительной степени и определяет изменения коэффициента чистой эффективности продукции. Для нашего случая можно заметить, что умеренная температура воды и благоприятные условия питания определяют эффективность продукционного процесса мидий в Белом море в осенний период. Об этом же свидетельствуют и данные по весовым показателям мидий для разных сезонов года (табл. 14, с. 41).

Используя значения энергетических показателей можно представить поток энергии, проходящий через все рассматриваемое мидиевое хозяйство за весь цикл культивирования моллюсков. Общие величины биомассы и плотности поселения мидий на всем хозяйстве по годам представлены в табл. 15.

Соответствующие расчеты показывают, что всеми мидиями хозяйства за 4 года потребляется из среды в виде пищи 710 млн. ккал. Из этого количества на долю мидий основной генерации приходится 645 млн. ккал. Поскольку среднегодовое содержание в поверхностном слое воды акватории губы Чупа взвешенного вещества, используемого мидиями в качестве корма, составляет 3 ккал/м<sup>3</sup>, то, принимая эту величину и используя соответствующие формулы расчета объема профильтрованной воды, можно рассчитать объем профильтрованной всеми моллюсками воды за весь период эксплуатации хозяйства или в каждый конкретный сезон. Расчеты свидетельствуют, что за весь период функционирования рассматриваемого хозяйства моллюски для получения необходимого корма должны профильтровать 237 млн. м<sup>3</sup> воды. Около 30% от потребленной пищи возвращается в экосистему в виде главным образом фекалий, что составляет 213 млн. ккал. При калорийности фекалий 1.3 ккал/г общая их масса составит около 164 т сухого вещества, а учитывая, что в сырой массе фекалий содержится до 88% воды (Лукашева, Цихон-Луканина, 1987), то за весь период культивирования моллюсков количество их фекальных масс составит около 1.4 тыс. т.

Элиминация моллюсков с субстратов составляет 270 т (сырая масса) или 57 млн. ккал. На искусственных субстратах хозяйства остается биомасса, равная 220 т (сырая масса). Особо подчеркнем,

Таблица 15

**Данные по численности и биомассе мидий на всем опытно-промышленном хозяйстве**

Год	Численность, млн. экз.		Биомасса общая, т		Биомасса мягких тканей, т	
	все мидии	генерация 1983 г.	все мидии	генерация 1983 г.	все мидии	генерация 1983 г.
1983	9000		15		3.3	
1984	320	272	87	86	19	18
1985	177	140	147	133	32.5	29
1986	66	58	228	212.8	50	46.8
1987	175	24.5	184	168	40.5	37

что все эти данные относятся к конкретному хозяйству за 4-летний цикл выращивания.

Таким образом можно считать, что из 100% потребленной всеми мидиями за цикл выращивания энергии 38% возвращается в окружающую среду и только 6% приходится на долю урожая. Остальная часть поступающей энергии расходуется в процессе жизнедеятельности моллюсков. В других северных акваториях, где осуществляются работы по марикультуре мидий, но где цикл выращивания короче, чем в Белом море, величина урожая выше – от 15 до 31% в Ирландии (Rhodouse et al., 1985) и от 21 до 35% в Швеции (Rosenberg, Loo, 1988).

Полученные данные показывают также масштаб воздействия мидиевой марикультуры на окружающую среду и могут быть использованы для ориентировочных расчетов нагрузок на конкретные акватории при промышленных масштабах марикультуры, однако для этого необходимы и данные по характеру водообмена в акваториях.

В процессе экспериментального этапа работ по марикультуре была показана важность анализа развития всего биоценоза обрастания искусственных субстратов как показателя благополучия культивируемых мидий.

В следующей главе приводятся данные по развитию сообщества обрастания уже в более крупных масштабах марикультуры мидий.

## Г Л А В А 6. БИОЦЕНОЗ МИДИЙ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ ОПЫТНО-ПРОМЫШЛЕННОГО ХОЗЯЙСТВА

Большое значение в общем направлении работ по марикультуре мидий имеют данные по изучению процессов становления, формирования и развития мидиевого сообщества на искусственных субстратах. Хорошо известен общий принцип формирования любого вновь образующегося сообщества (который применим и в случае формирования сообществ на искусственных субстратах) – постепенная смена одних сообществ организмами другими, причем предыдущее сообщество создает условия для образования последующих. В результате таких сукцессионных изменений обычно формируется довольно стабильное сообщество организмов, соответствующее конкретным условиям обитания (Одум, 1975). Окончательно сложившееся сообщество получило название «климаксного» (Дажо, 1975 и др.). В настоящей работе этот термин в его изначальном смысле нами не используется, поскольку здесь исследуется становление и развитие рассматриваемого сообщества только в определенном (причем небольшом) временном интервале.

Для Белого моря показано, что на различных искусственных субстратах сукцессия сообщества обрастания, заканчивающаяся формированием устойчивого мидиевого поселения, происходит большей частью в верхнем 5-метровом слое воды (Кулаковский, Кунин, 1982; Ошурков, Серавин, 1982; Ошурков и др., 1985; Сиренко и др., 1978). Такой же сукцессионный процесс характерен и для многих других акваторий, расположенных в разных частях Мирового океана, – смена сообществ организмов-обрастателей неизбежно заканчивается формированием более или менее устойчивого мидиевого сообщества (Scheer, 1945; Caspers, 1952; Redfield, Deevy, 1952 и др.). Собственно, именно на этой особенности сукцессионного процесса в формировании сообществ обрастания на искусственных субстратах в значительной степени и основана марикультура мидий. Таким образом, можно сказать, что задолго до научного осмысления и обоснования сукцессионного процесса практическая деятельность человека опытным путем установила эту закономерность.

В предварительном этапе работ нами исследовалось формирование мидиевого сообщества на различных искусственных субстратах, выставленных в ряде близлежащих от биостанции бухт, где впоследствии были установлены мидиевые хозяйства. Наряду с мидиями, изучались и представители мейофауны, причем рассматривались и более поздние (по сравнению с 4-летним циклом культивирования мидий) сроки развития сообщества обрастания на искусственных

субстратах. Пробы материала отбирали с горизонтов 0,5, 1,5 и 5 м от поверхности воды. Фораминифер и свободноживущих нематод определяли до вида (Гальцова и др., 1985). При экспозиции субстратов (асбоцементные пластины) в течение 6 и 7 лет на всех анализируемых горизонтах отмечены 23 вида животных, представителей макрофауны. Доминирующими по плотности поселения (соответственно, в данном случае и по биомассе) во все время данных наблюдений продолжают оставаться двустворчатые моллюски — *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica* и *Heteranomia squamula*. Мидии составляют от 30 до 70% общей плотности данных поселений, причем и при длительных сроках экспозиции субстратов так же, как и в первые сезоны, прослеживаются колебания их численности по рассматриваемым горизонтам. Одну треть из общего числа видов составляют полихеты. Такие виды, как *Harmothoe imbricata* и *Nereis pelagica*, практически всегда и в значительном количестве встречаются на пластинах, выставленных на всех рассматриваемых горизонтах. Как правило, здесь же присутствует и молодь данного сезона морской звезды — *Asterias rubens* L.. Коэффициенты видового сходства (Сьеренсена) между фауной пластин 6 и 7 годов экспозиции довольно высоки — 42–59%. Наибольшее сходство отмечается между фауной субстратов верхнего и среднего горизонтов, наименьшее — между верхними и нижними пластинами.

Наряду с организмами, которые можно отнести к макробентосу, на искусственных субстратах поселяются также и мелкие подвижные организмы, представители мейобентоса. Среди представителей эумейобентоса отмечены следующие группы: фораминиферы, нематоды, гарпактициды, остракоды, морские клещи, тихоходки и турбеллярии. В псевдомейобентосе отмечена молодь олигохет, полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, изопод, амфипод, личинок насекомых. В табл. 16 представлены данные по составу и количественному распределению представителей мейофауны на асбоцементных пластинах 5, 6 и 7 годов экспозиции.

Плотность поселения представителей мейобентоса на 2–3 порядка выше, чем макробентоса. Доминирующей по плотности поселения группой эумейобентоса являются свободноживущие морские нематоды. Второй доминирующей группой выступают гарпактициды (800 и 166 тыс. экз. на 1 м<sup>2</sup> соответственно). В данном случае нельзя определенно сказать о предпочтительной глубине обитания на искусственных субстратах представителей этих групп, поскольку в разные годы максимум плотности их поселения отмечался на разных горизонтах. В псевдомейобентосе преобладает молодь двустворчатых моллюсков; второй по обилию группой была молодь полихет.

Видовой состав и количественное распределение свободноживущих морских нематод представлены в табл. 17. На данных искусственных субстратах выявлены 13 видов нематод, один из которых оказался новым для науки (Гальцова, 1982). Их обилие может составлять от 13 тыс. до 373 тыс. экз. на 1 м<sup>2</sup> субстрата. Доминирующим видом на субстратах всех горизонтов была *Anticomma brevisetosa*. В течение 3 лет наблюдений вид *Paracanthonus macrodon* также

Таблица 16  
**Состав и количественное распределение мейобентоса (экз/м<sup>2</sup>) на искусственных субстратах (асбоцементные пластинки) на пятый, шестой и седьмой год экспозиции**

Группы животных	5 лет			6 лет			7 лет			
	Горизонты, м									
	0.5	2.5	5	0.5	2.5	5	0.5	2.5	5	
<i>Foraminifera</i>	350		500		500	2000				250
<i>Nematoda</i>	30000	225000	115500	122850	17000	33750	372500	23250	67250	
<i>Haracticoida</i>	2500	5500	7000	800	7600	24500	136500	9000	165750	
<i>Ostracoda</i>	250			500	350	8000	4250	2250	14750	
<i>Halacarida</i>						1750			2000	
<i>Tardigrada</i>									250	
<i>Turbellaria</i>		1000	1000		150	250			750	
Эумейбентос	33100	231500	124000	14150	25600	70250	513250	34500	25100	
<i>Oligochaeta</i>	2000	3500								
<i>Polychaeta</i>	500	4500	4500	800	1500	5500	38250	2250	28750	
<i>Bivalvia</i>	14200	1500		4150	26400	56750	838250	480000	265500	
<i>Gastropoda</i>	2000	4500				250	250		500	
<i>Isopoda</i>						2000				
<i>Amphipoda</i>						500				
<i>Crustacea</i>		4500							500	
<i>Larvae insecta</i>	500									
Псевдомейбентос	19200	18500	4500	4950	27900	65000	876500	482250	295250	
Мейбентос (всего)	52300	250000	128500	19100	53500	135250	1389750	516750	546250	0

Таблица 17  
**Видовой состав и количественное распределение свободноживущих морских нематод (экз/м<sup>2</sup>) на асбоцементных пластинах на 5, 6 и 7 годы экспозиции в бухте Круглая (губа Чула)**

Вид	5 лет			6 лет			7 лет		
	Горизонты, м								
	0.5	2.5	5	0.5	2.5	5	0.5	2.5	5
<i>Anticoma brevisetosa</i>	3850	185000	108800	7950	9150	24000	129941	18000	48336
<i>Enoplus demani</i>		2500	1300		500	3250		17326	2102
<i>Prochromadorella crassispicula</i>	15850				1800	1600		17326	4203
<i>Paracanthonchus medius</i>		22500							
<i>P. macrodon</i>		12500	1350	5400	500	1200		17326	4203
<i>Araeolaimus tchupensis</i>	103000	2500	4050						
<i>Monoposthia octalata</i>					250	1200			
<i>Spirinia parasitifera</i>					4050	1200			3152
<i>Oncholaimus sp.</i>						1200		17326	4203
<i>Linhomoeus sp.</i>					750				
<i>Terrellingia longicaudata</i>					250				
<i>Sabatieria vulgaris</i>								82296	1051
<i>Spilophorella candida</i>								90959	1500

отмечен в значительных количествах на всех субстратах. Следует отметить, что на 7-й год экспозиции среди доминирующих видов в верхнем горизонте на субстратах появляются *Sabatieria vulgaris* и *Spilophorella candida*, ранее не найденные ни на одном субстрате. Если сравнить фауну нематод на грунте под установками по выращиванию мидий и на искусственных субстратах, то можно выделить только два общих вида – *Enoplus demani* и *Sabatieria vulgaris* (Аминова, Гальцова, 1978). Следует отметить, что видовой состав наиболее изменчив на субстратах верхнего горизонта. На 5-й и 6-й год экспозиции здесь было обнаружено всего лишь 2–3 вида. На 7-й год экспозиции на субстратах верхнего горизонта наблюдалось сильное заиливание, что вызвало некоторое уменьшение здесь плотности поселения мидий. Вместе с тем произошло увеличение плотности поселения трех видов нематод – *Anticomma brevisetosa*, *Sabatieria vulgaris* и *Spilophorella candida*, для которых детрит является одним из основных источников питания.

Видовой состав и количественное распределение фораминифер на искусственных субстратах и на грунте под ними приведен в табл. 18. Сравнение видового состава фауны фораминифер двух типов искусственных субстратов – асбоцементные пластины и капроновая дель –

Таблица 18

**Процентное соотношение плотности поселения фораминифер  
в бухте Круглая (губа Чупа)**

Вид	Дно бухты	Пластина 5 м	Капроновая дель 5 м
<i>Allogromia sp.</i>	1.9	58.8	18.2
<i>Eggerella advena</i>	47.2		
<i>Reophax curtus</i>	15.1		
<i>R. indivicus</i>	1.2		
<i>Ammotium cossis</i>	3.1		
<i>Milliammina arctica</i>	1.9		
<i>Trochammina sp.</i>	2.5		9.0
<i>Pateoris hauerinoides</i>	6.9	11.8	18.2
<i>Buccella frigida</i>	3.1	23.5	9.1
<i>Retroelphidium longipontis</i>	0.6		
<i>R. clavatum</i>	3.8		9.1
<i>Criboelphidium orbiculare</i>	4.4		
<i>Elphidiella frigida</i>	2.0		18.2
<i>Rosalina sp.</i>	2.0		
<i>Protelphidium subincertum</i>	2.5		
<i>Oolina sp.</i>	1.2		
<i>Quinqueloculina arctica</i>	0.6		
<i>Criboelphidium subarcticum</i>		5.9	
<i>Patellina corrigata</i>			18.2

показало их большое сходство (54.6% по Сьеренсену). Среди видов, доминирующих по плотности поселения на обоих субстратах, является *Allogromia* sp. Фауну фораминифер (так же, как и нематод) на искусственных субстратах можно рассматривать как обедненное население дна моря.

Эти предварительные результаты по формированию сообщества обрастателей на искусственных субстратах позволили в общих чертах представить сукцессионный процесс в поверхностных слоях воды, используемых при марикультуре мидий.

Следующим этапом этого направления работ явилось исследование формирования сообщества макрообрастания на искусственных субстратах в условиях уже промышленной марикультуры. Первые такие наблюдения осуществлялись в 1984–1987 гг. на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве. Материал отбирали из тех же проб, которые служили для анализа развития мидий.

В ниже приводимых данных не учитывается в расчетах доминирующий в изучаемом сообществе вид – мидия. Не учитывается также и морская звезда, поскольку ее присутствие на субстратах рассматриваемого мидиевого хозяйства (в результате соответствующих мер по ее устранению) можно считать случайным. На субстратах изредка встречались также и актинии – *Metridium senile senile* L., однако ни одно из этих сравнительно крупных животных не попало в анализируемые пробы. Таким образом, в приводимые ниже для каждого года списки макрообрастателей эти три вида не включены. В таблицах указаны биомасса и плотность поселения видов, чья встречаемость составляет около 50% и выше. Они в совокупности давали подавляющий процент обилия по сравнению со всеми остальными приведенными в списках видами, вместе взятыми.

В 1984 г., т. е. спустя чуть больше года после начала функционирования хозяйства, на искусственных субстратах были отмечены 18 видов макрообрастателей (табл. 19). Анализ распределения массовых форм по всему хозяйству свидетельствует о различном характере заселения ими субстратов в зависимости от их месторасположения на хозяйстве. Так, по его периферии по значениям биомассы доминирует *Nereis virens*, а по плотности поселения другая полихета – *Nereimyra punctata*. В то же время в центральной части хозяйства нереис играет незначительную роль. Здесь как по биомассе, так и по плотности поселения доминирует моллюск *Hiatella arctica*. Близкий к *Nereis virens* вид – *Nereis pelagica* – на этой станции имеет свои наибольшие показатели обилия. Здесь же отмечен максимум биомассы сидячей полихеты *Neoamphitrite figulus*. Еще один представитель полихет – *Harmothoe imbricata* – достаточно массово представлен только на краевом участке, расположенном ближе к куту Кривозерской губы. Здесь же отмечено много *Gammarus oceanicus* и *Obelia longissima*.

В 1985 г. в обрастании обнаружены 19 видов животных. Массовыми оказались только 3: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica* и *Harmothoe imbricata*. По биомассе в большинстве случаев проявляется заметное доминирование *Nereis pelagica*, и только в центральной части

Список видов, встречающихся в обрастании искусственных субстратов  
опытно-промышленного хозяйства в разные годы

NN	Вид	1984	1985	1986	1987
	<b>PORIFERA</b>				
1	<i>Halichondria panicea</i> (Pallas)			+	+
	<b>HYDROZOA</b>				
2	<i>Dynamena pumila</i> (L.)		+		
3	<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+	+	+
4	<i>Sarsia tubulosa</i> (M.Sars)				+
	<b>SCYPHOZOA</b>				
5	<i>Aurelia aurita</i> (L.) (сцифоиды)	+	+	+	+
	<b>TUBBELLARIA</b>				
6	<i>Notoplana atomata</i> (O.F. Müll.)	+			
	<b>POLYCHAETA</b>				
	<b>ERRANTIA</b>				
7	<i>Eulalia viridis</i> (L.)	+	+	+	+
8	<i>Eumida sanguinea</i> (Oerst.)	+			
9	<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)			+	+
10	<i>Harmathoe imbricata</i> L.	+	+	+	+
11	<i>Lepidonotus squamatus</i> (L.)	+	+	+	+
12	<i>Nereis pelagica</i> L.	+	+	+	+
13	<i>Nereis virens</i> Sars.	+			
14	<i>Nereimyra punctata</i> (O.F. Müll.)	+	+	+	+
15	<i>Phyllodoce maculata</i> (L.)	+			
	<b>SEDENTARIA</b>				
16	<i>Amphitrite cirrata</i> O.F. Müll.				+
17	<i>Neoamphitrite figulus</i> (Dalyell)	+	+	+	+
18	<i>Pista maculata</i> (Dalyell)				+
19	<i>Polycirrus medusa</i> Grube				+
	<b>MOLLUSCA</b>				
	<b>BIVALVIA</b>				
20	<i>Heteranomia squamula</i> (L.)		+	+	+
21	<i>Hiatella arctica</i> (L.)	+	+	+	+
22	<i>Mytilus edulis</i> L.	+	+	+	+
	<b>GASTROPODA</b>				
23	<i>Epherla vineta</i> (Montagu)		+	+	+
24	<i>Littorina obtusata</i> (L.)		+		
	<b>NUDIBRANCHIA</b>				
25	<i>Coryphella</i> sp.	+	+	+	+
26	<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius)			+	+
	<b>CRUSTACEA</b>				
	<b>CIRRIPEDIA</b>				
27	<i>Balanus crenatus</i> Brugutere	+	+	+	+
	<b>AMPHIPODA</b>				
28	<i>Amphipoda varia</i>	+	+	+	+
	<b>ASCIDIA</b>				
29	<i>Molgula</i> sp.	+	+		+
30	<i>Styela rustica</i> L.	+	+	+	+

Примечание. Вид встречен в обрастании.

хозяйства биомасса этого вида достоверно не отличается от таковой *Hiatella arctica*. В целом биомасса этого вида нерейса выше на периферии хозяйства, чем в его центре.

По плотности поселения доминирует *Hiatella arctica*. В распределении этого вида наблюдается картина, прямо противоположная таковой для нерейса. Максимальные значения плотности поселения и биомассы моллюска приходятся на центральные станции хозяйства. *Harmothoe imbricata* значительно уступает по обилию двум предыдущим видам. Этот вид распределен по хозяйству достаточно равномерно, с наиболее высокой плотностью поселения на его периферии и низкой в центре. Суммарная биомасса обрастателей была примерно одинакова по всему хозяйству, за исключением одной станции, расположенной ближе к центру, где она на 30–50% ниже.

В 1986 г на субстратах хозяйства отмечены 19 видов. Наиболее массовыми оказались *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmothoe imbricata*, а также *Styela rustica*. Первые два вида доминируют в обрастании. По биомассе на краевых (с морской стороны) участках хозяйства преобладает нерейс. На остальных станциях биомассы нерейса и хиателлы достоверно не отличаются, хотя прослеживается тенденция некоторого преобладания последней. По плотности поселения по всему хозяйству доминирует хиателла. Различия в показателях биомассы *Nereis pelagica* между периферическими станциями хозяйства практически сглаживаются. Распределение хиателлы в этом году характеризовалось тем, что оба показателя обилия данного вида были выше в центральной и кутовой частях хозяйства. Именно на эти станции приходится максимум биомассы обрастателей, который, в основном, определяется хиателлой. Величины биомасс *Harmothoe imbricata* так же, как и в предыдущие годы, были распределены по хозяйству достаточно равномерно. Максимум плотности поселения и биомассы *Styela rustica* отмечен на периферии кутовой части хозяйства. Достаточно много ее и в самом центре, тогда как на краевых участках с морской стороны этого вида в пробах не оказалось.

Список животных, выявленных на искусственных субстратах в 1987 г., включает 24 вида. Массовых можно выделить 6: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmothoe imbricata*, *Styela rustica*, *Balanus crenatus* и *Nereimyra punctata*. Несмотря на то, что по плотности поселения и биомассе на хозяйстве по-прежнему доминируют хиателла и нерейс, их доля в обрастании (по сравнению с предыдущими годами) снижается. Это происходит в основном за счет увеличения численности и биомассы более редких и вселения других видов. *Hiatella arctica*, как и в предыдущие годы, наибольшее обилие имеет в центральной части хозяйства, что вызывает здесь и несколько повышенные значения биомассы всего сообщества. *Harmothoe imbricata* и *Nereis pelagica* не обнаруживали в своем распределении каких-либо хорошо выраженных закономерностей. Можно лишь констатировать некоторое увеличение биомассы первого вида в кутовой части хозяйства и плотности поселения второго в его центре. *Styela rustica* в своем распределении проявляет ту же тенденцию, что и в 1986 г., т. е. практически отсутствует на станциях мористой стороны хозяйства. *Balanus crenatus*

в основном приурочен к краевым участкам хозяйства, тогда как в его центральной части этот вид вообще не был обнаружен. Значения плотности и биомассы *Nereityra punctata* максимальны в центре хозяйства. Каких-либо значительных биомасс эта полихета не образует и распределена по хозяйству без видимой закономерности.

Таким образом, в рассматриваемом сообществе обрастания в условиях опытно-промышленной мидиевой марикультуры в разные годы нами отмечено от 18 до 24 видов животных, хотя достаточно массовыми одновременно были только 3–8. Практически столько же видов отмечено и в случае обрастания асбоцементных пластин в условиях эксперимента, о чем шла речь выше. Естественные мидиевые сообщества в Белом море могут насчитывать от 8 до 34 видов представителей макрозообентоса (Голиков, 1979; Голиков и др., 1982; Ошурков, 1985). Эта величина варьирует в зависимости от времени года, от условий существования конкретной мидиевой банки и от ряда других факторов. Так, отмечено, что морские поселения мидий разнообразнее и богаче в видовом отношении, чем эстуарные (Ошурков, Луканин, 1982). Среднее число видов для некоторых морских банок может составлять 14, а для эстуарных – 9 видов (Луканин и др., 1985).

Таким образом, при простом сравнении можно сделать вывод, что в мидиевом сообществе обрастания, развивающемся на искусственных субстратах в условиях марикультуры, число видов может быть даже большим, чем в некоторых естественных мидиевых поселениях. Наверное, в ряде случаев это может быть и так, но в принципе к сравнительным данным в этом отношении нужно относиться с известной долей осторожности, учитывая неодинаковость методик сбора и обработки материала. Вообще, в смысле видового богатства обрастание принято рассматривать как обедненный бентос и даже как крайний случай олигомиктности донных биоценозов (Турпаева, 1977). Объясняется это, в частности, большей однородностью антропогенных субстратов по сравнению с естественными грунтами. В условиях марикультуры факторами, ограничивающими число видов в сообществе, могут быть также «оторванность» искусственных субстратов от грунта, воздействие на поселение распресненной воды (весной) и ряд других. Однако вопрос о различиях между ценозами обрастания в искусственных (марикультура) и естественных условиях не ограничивается, на наш взгляд, только лишь показателем степени их количественного обилия. В данном случае более важно определить общие закономерности формирования сообщества обрастателей и использовать их для целей марикультуры.

Имеются две крайние точки зрения на развитие обрастания. Одна из них заключается в том, что его формирование носит случайный, непредсказуемый характер (Сазерленд, 1978; Schoer, 1974; Sutherland, Karlson, 1973); другая постулирует сукцессионный тип развития (Брайко, 1974; Брайко, Долгопольская, 1974; Голиков, Скарлато, 1975; Allem, 1957; Mook, 1981; Scheer, 1945).

Ряд исследований, проведенных на Белом море, свидетельствует о том, что сукцессия – закономерный процесс формирования сообщества обрастания (Ошурков, 1985; Ошурков, Серавин, 1983; Сиренко и др., 1978). Для развития обрастания на твердых гладких

поверхностях в общем случае выделяют три последовательные фазы (Scheer, 1945):

- 1) сообщество перифитонных организмов,
- 2) сообщество «быстрорастущих» организмов,
- 3) климаксное сообщество двустворчатых моллюсков.

Исходя из полученных нами результатов по развитию сообщества обрастателей в условиях промышленной марикультуры мидий, можно следующим образом рассмотреть процесс заселения искусственных субстратов.

Первая фаза сукцессии, безусловно, имеет место и ярко выражена, о чем уже было сказано выше. Причем, отметим здесь еще раз, что развитие перифитонных микроорганизмов также носит характер биотической сукцессии — первыми появляются бактерии, позже к ним присоединяются простейшие и диатомовые водоросли. По всей вероятности, если подробно рассматривать процесс формирования обрастания для каждой группы обрастателей (например, бактерий или простейших), то и в этих группах можно будет установить свою «микросукцессию».

Вторая фаза сукцессии выражается в развитии на субстратах так называемых «быстрорастущих» организмов (балянусы, гидроиды, спирорбисы, макрофиты). Эти обрастатели не столь «быстрорастущие» в смысле темпов роста как такового, а, скорее, в смысле быстрой по времени колонизации искусственного субстрата. Развиваясь на гладких твердых поверхностях, они подготавливают субстрат для последующего оседания личинок двустворчатых моллюсков или, по крайней мере, облегчают этот процесс (Ваупе, 1965; Dean, Hurd, 1980; Seed, 1969). Для гладких и твердых субстратов эти организмы, по всей вероятности, являются обязательным звеном сукцессионного процесса.

Используемые для культивирования мидий искусственные субстраты (мягкие и имеющие расчлененную, нитчатую структуру) являются наиболее пригодными для непосредственного оседания на них личинок моллюсков. Кроме того, эти искусственные субстраты, согласно биотехнологии культивирования мидий, выставляются в море только за 1–2 недели до начала массового оседания на них личинок мидий. Все это приводит к тому, что вторая фаза сукцессии здесь (по сравнению с естественными, а также и искусственными субстратами, длительное время экспонируемыми в море) менее выражена, практически она как бы «выпадает». Сравнение динамики видовой разнообразия обрастаний на субстратах мидиевого хозяйства (Халаман, 1989) и в случае использования асбцементных пластин, длительное время экспонируемых в море (Ошурков, 1985), подтверждает это положение. Такие же результаты по обрастанию аналогичных искусственных субстратов были получены и на Черном море (Брайко, 1974).

В условиях марикультуры личинки мидий уже в первые дни экспозиции искусственных субстратов в соответствующее время интенсивно оседают на них и становятся доминирующими в обрастании как по плотности поселения, так и по биомассе. Однако сам факт доминирования мидий в сообществе еще не означает достижения последним своего климаксного состояния. Значительные изменения, происходящие в структуре сообщества на уровне субдоминантов,

позволяют выделить, по крайней мере, три относительно самостоятельных стадии развития собственно мидиевого сообщества (Халаман, 1989; Халаман, Кулаковский, 1990).

**Первая** из них характеризуется сравнительно высоким видовым разнообразием, что можно объяснить, прежде всего, интенсивным заселением относительно незанятых субстратов. На этой стадии на субстраты могут вселяться даже животные, которые вообще не характерны для сообществ обрастания искусственных субстратов. Примером этого может служить полихета *Nereis virens*, которая в массе была отмечена на хозяйстве в 1984 г. На естественных мидиевых банках это — обычный субдоминантный вид, однако нам неизвестны работы, где бы отмечалось вхождение этого вида в сообщества обрастателей на искусственных субстратах. Эту первоначальную стадию можно рассматривать как стадию заселения субстратов мидией.

**Вторая стадия**, наблюдать которую можно было после 2 лет экспозиции субстратов, отличается низким видовым разнообразием сообщества. В массе представлены только 3 (помимо, естественно, мидии) вида: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica* и *Harmothoe imbricata*. К этому времени подросшие мидии образовывали на субстратах очень плотные поселения, своего рода «щетки». Пресс этих моллюсков на все остальное макронаселение обрастания стал, повидимому, очень велик, и в сообществе получают развитие лишь те немногие виды, которые лучше других приспособлены к данным условиям существования. Эту стадию в развитии мидиевого сообщества можно рассматривать как стадию максимальной монополизации субстрата мидией.

1986 г. можно уже считать началом **третьей стадии** развития мидиевого сообщества, хотя процессы, характерные для этой стадии, наиболее ярко проявляют себя только на четвертый год существования данного хозяйства. Мидии достигают значительных размеров, дружки их становятся рыхлыми, происходит накопление большого количества детрита (заиливание субстратов с мидиями). Часть моллюсков под тяжестью собственного веса опадает с субстратов. Конструкции носителей субстратов (соответственно, и сами субстраты) в конкретно рассматриваемом случае несколько заглубились, и их нижние части оказались в слоях более холодной воды. Условия водообмена ухудшились. Все это способствовало внедрению в сообщество новых видов (особенно видов-детритофагов) и успешному развитию некоторых прикрепленных холодолюбивых форм, таких как асцидия *Styela rustica*. Началось интенсивное обрастание створок раковин мидий, до этого остававшихся практически чистыми. Кроме того, после массового осыпания мидий (критический период) произошло также массовое оседание на эти же субстраты данного хозяйства молодежи мидий новой генерации. Можно полагать, что все эти изменения в структуре сообщества обрастания, по-видимому, только начало тех долговременных изменений, полностью проследить которые не удастся по причине сбора урожая с хозяйства. Но поскольку эти процессы имеют вполне определенную направленность, ведущую к уменьшению олигомиксности данного сообщества и к частичной деградации мидиевого поселения

основной генерации, возможно определить эту третью стадию развития как старение мидиевого сообщества. Здесь только следует еще раз специально подчеркнуть, что речь идет всего лишь о 4 годах развития мидиевого сообщества в условиях культивирования, и, когда говорится о его старении, то имеются в виду особи прежде всего основной (в данном случае особой 1983 г.) генерации. Кроме того, специально отметим, что нарушение биотехнологии культивирования, вызывающее понижение водообмена, заглубление искусственных субстратов под тяжестью увеличения биомассы мидий и др., также существенно отражается на характере развития всего мидиевого сообщества.

Изменения в соотношении тех или иных представителей сообщества обростания на мидиевом хозяйстве довольно тесно коррелируют с показателями водообмена и являются достаточно четкими индикаторами состояния развития собственно мидий. Так, например, на рассматриваемом хозяйстве в определенное время биомасса и плотность поселения *Hiatella arctica* в его центральной части была выше, чем на периферии. Поскольку здесь рост мидий был угнетен, то ее топический и трофический конкурент (хиателла) получил здесь лучшие условия для существования, чем на периферии хозяйства. С увеличением водообмена (1986 г.) условия для развития мидий в центре хозяйства улучшились, а для хиателлы, напротив, оказались уже не столь благоприятными. Практически то же самое относится к еще одному прикрепленному организму — *Styela rustica*. Нельзя не заметить, что эта асцидия отсутствует на морской стороне хозяйства, но достаточно обычна в центральной и кутовой его части.

Противоположным образом распределен по хозяйству *Nereis platica*. Для этой эррантной полихеты мидиевые друзы служат убежищем, и здесь же она находит себе пищу, поэтому она тяготеет к тем участкам хозяйства, где мидии развиваются наиболее интенсивно. Особенно отчетливо это проявилось в 1985 г.

Рассмотренная картина формирования и развития сообщества макрообрастателей в процессе функционирования опытно-промышленного мидиевого хозяйства отражает реальную ситуацию, связанную не только с колебаниями естественных факторов среды в конкретной акватории, но также и с нестабильностью условий на самом рассматриваемом хозяйстве. Естественно, что на других хозяйствах или же на хозяйстве, которое будет организовано когда-нибудь в той же самой акватории, безусловно, будут какие-то свои отличия, определяемые конкретной ситуацией. Тем не менее, будут и общие закономерности, о которых шла речь выше, и определяются они в значительной степени тем, что все это сообщество можно рассматривать как консорций с мидией в качестве доминанта. Одной из задач биотехнологии марикультуры мидий является поддержание этого доминирования на протяжении всего цикла функционирования мидиевого хозяйства, что в значительной степени определяется гидрологическим режимом акватории размещения хозяйств.

Следующая глава и будет посвящена анализу влияния водообмена на развитие культивируемых моллюсков.

## ГЛАВА 7 ВЛИЯНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ

Как уже было отмечено, одним из существенных моментов марикультуры мидий на Белом море является выбор места для постановки мидиевых хозяйств. Помимо прочих условий, выбираемое место должно изначально характеризоваться благоприятным для развития мидий водообменом поверхностных, прогреваемых в летнее время вод. Многочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что естественные мидиевые поселения с хорошими показателями темпа роста моллюсков приурочены как раз к местам с интенсивным водообменом, поэтому с самого начала наших работ по культивированию мидий большое внимание было уделено изучению динамики водных масс в местах размещения мидиевых хозяйств.

В 1976–1979 гг. в близлежащих от биостанции бухтах – Сельдяной, Круглой и Кривозерской – были проведены специальные работы по определению характеристик их водообмена (Бабков, Кулаковский, 1988; Бабков и др., 1985, 1994). В летний сезон с целью определения водообмена в этих бухтах проводились промерные работы для получения основных морфометрических характеристик и рекогносцировочные измерения течений. Основные же работы по измерению течений с использованием самописцев течений (БПВ-2 и БПВ-2р) осуществляли в феврале-апреле (когда акватория губы Чупа практически полностью покрыта льдом). Самописцы устанавливали на заданную глубину в 2–3 точках акватории бухт на соответствующих створах измерений. В каждой выбранной точке скорость течения определяли на 2–3 горизонтах в зависимости от глубины. На каждом горизонте самописцы выдерживали не менее суток. Во многих точках измерения повторяли через разные промежутки времени для оценки изменчивости характеристик течения в зависимости от фаз Луны. Суммарная продолжительность работ самописцев в каждой из бухт составляла более 2 недель.

Постановка самописцев со льда имеет ряд преимуществ по сравнению с работой с борта судна в летнее время. Прежде всего обеспечивается более высокая точность и постоянство пространственного положения, и, кроме того, исключается действие неперiodических факторов (сгонно-нагонных перемещений водных масс и ветрового волнения). Полученные на основании камеральной обработки и анализа наблюдений данные по водообмену вышеотмеченных губ представлены в табл. 20. Хотя акватории определения водообмена расположены рядом, тем не менее они различаются по ряду показателей.

Так, характер приливо-отливного течения в бухте Сельдяной довольно

### Характеристики водообмена разных акваторий

Сравниваемые характеристики	Бухта Сельдяная	Бухта Круглая	Пролив
Объем, м <sup>3</sup>	210×10 <sup>3</sup>	125×10 <sup>3</sup>	
Площадь поперечного сечения створа измерений, м <sup>2</sup>	3500	1200	600
Количество воды, проходящей через створ измерений за полусуточный период, м <sup>3</sup>	10 <sup>6</sup>	0.9×10 <sup>6</sup>	1.1×10 <sup>6</sup>
Средний секундный расход на створе измерений, м <sup>3</sup> /с	22.4	20.2	24.6
Коэффициент водообмена	2.4	3.7	
Количество воды (м <sup>3</sup> ), проходящей через 1 м <sup>2</sup> поперечного сечения створа измерений за полусуточный период	286	750	1833

### Сравнение некоторых показателей жизнедеятельности мидий в различных условиях существования

Показатели	Естественные поселения					Искусственные поселения				
	возраст, годы					возраст, годы				
	1	4	5	5	5	1	4	4	5	5
Средняя длина, мм	2.6	18.0	22.0	22.0	22.0	3.0	49.3	49.3	58.1	58.1
Потребление O <sub>2</sub> , мг/г ч	1.4±0.5	0.98±0.4	2.8±0.4	2.8±0.4	2.8±0.4	2.8±0.4	1.26±0.4	1.26±0.4	0.84±0.2	0.84±0.2
Экскреция PОВ, мг/г ч	4.26±0.5	2.6±0.4	1.6±0.2	1.6±0.2	1.6±0.2	6.16±0.2	3.95±0.1	3.95±0.1	2.17±0.2	2.17±0.2
Экскреция PУ, мг/г ч	3.2±0.6	1.4±0.2	0.9±0.1	0.9±0.1	0.9±0.1	4.2±0.1	2.4±0.3	2.4±0.3	1.9±0.2	1.9±0.2

Обозначения: PОВ - растворенные органические вещества, PУ - растворенные углеводы

прост: на фазе прилива по всему поперечному сечению створа измерений течение направлено в бухту, а на фазе отлива — из бухты. Максимальная скорость приливоотливных течений здесь не превышает 12 см/с.

В бухте Круглая характер приливо-отливного течения достаточно сложен. Водообмен здесь осуществляется главным образом в вертикальной плоскости. Такой характер водообмена объясняется, по-видимому, как ориентировкой самой бухты, так и распределением глубин сопредельных акваторий. Скорости приливо-отливных течений в придонном горизонте составляют 3–4 см/с, а на поверхности не превышают 10–15 см/с.

Кривозерская бухта сообщается с сопредельной акваторией губы Чупа посредством двух проливов, один из которых ориентирован приблизительно по параллели, а другой — по меридиану. Работы по определению водообмена в этой бухте ограничились определением расхода водных масс приливо-отливного течения в одном из проливов, в наиболее узкой и мелководной его части. Измерения осуществлены в 3 точках на 5 горизонтах. Полученные характеристики течений дают картину динамики водных масс в месте размещения мидиевых хозяйств. Водообмен в этом проливе имеет следующие характерные особенности:

1. На стадии прилива водообмен осуществляется в горизонтальной плоскости; у восточного берега течение направлено на северо-запад, а у западного берега и в придонном слое — на юго-восток.

2. На стадии отлива поток воды по всему поперечному сечению направлен на юго-восток.

3. Максимальные скорости течения достигают 25 см/с.

4. Расход воды на стадии отлива почти в 3.5 раза превышает расход на стадии прилива.

Имея в виду общую конфигурацию рассматриваемой акватории (это относится и к подходу анализа водообмена ряда других сходных акваторий, пригодных для организации мидиевых хозяйств), можно наметить вполне реальную картину водообмена в проливе и определить основные потоки воды на стадии прилива и отлива. Определение этих параметров крайне важно для размещения мидиевого хозяйства и в последующем (при его функционировании) для оценки тех или иных нарушений исходного (до постановки хозяйства) водообмена. Основные числовые значения, характеризующие водообмен в исследуемых местах и приведенные в соответствующей таблице, свидетельствуют, что через все три створа измерений за полусуточный период проходит (поступательно и возвратно) приблизительно одинаковое количество воды — около 1 млн. м<sup>3</sup>. Секундные расходы на створах также близки по величине, но средние скорости течения существенно различаются из-за разности площадей сечения створов. Разность объемов бухт Сельдяной и Круглой вызывает различие и в коэффициентах обмена: в бухте Сельдяной за полусуточный приливной период вода обменивается 2.4 раза, а в бухте Круглой — 3.7 раза.

Показательны также величины, отражающие количество воды, проходящей через 1 м<sup>2</sup> поперечного сечения створов. Принимая это количество для бухты Сельдяной за единицу, получаем, что для

бухты Круглой это количество больше в 2,6, а для пролива — в 6,4 раза. С этим во многом и связан более интенсивный рост культивируемых моллюсков в проливе по сравнению с бухтой Круглой. Уже отмечавшееся нами различие в темпах роста мидий на первом же году их жизни на искусственных субстратах, установленных в рядом расположенных, но значительно различающихся по гидрологическому режиму местах, обуславливается особенностями динамики водных масс, что, наряду с другими факторами, создает более оптимальные условия для развития моллюсков.

Таким образом, из результатов исследований водообмена акваторий культивирования мидий в Белом море вытекает важный вывод о том, что при организации крупных мидиевых хозяйств прежде всего необходимо подробно исследовать гидрологические условия конкретных мест, предполагаемых для размещения здесь хозяйств, и определить наиболее перспективные в этом отношении участки акватории, учитывая, естественно, и всю совокупность других данных, относящихся к мариккультуре мидий. Следует особо подчеркнуть, что показатели водообмена важны не только на начальном этапе работ, но также и во время функционирования хозяйств, так как являются достаточно надежным индикатором состояния всего хозяйства в целом, что отражается как на жизнедеятельности культивируемых моллюсков, так и на развитии всего сообщества обрастания на искусственных субстратах.

Так, в первые сезоны функционирования рассматриваемого хозяйства здесь сложилась следующая ситуация. На довольно ограниченной акватории (1 га водной поверхности) находилось значительное количество искусственных субстратов (16 тыс.). В качестве носителей этих субстратов были использованы в основном деревянные ящики (1,5×1,5×1м), заполненные для плавучести пенопластом. Эти носители крепились на тросах, составляя отдельную «longline». При постановке хозяйства ящики практически на две трети своей высоты выступали над водой, однако по мере роста мидий, увеличения их биомассы, а также времени экспонирования таких носителей в морской воде ящики постепенно погружались. Наряду с этим отдельные искусственные субстраты, не закрепленные должным образом, сближались между собой и образовывали как бы один общий субстрат, сплошь обросший мидиями. Все это привело к тому, что на хозяйстве (особенно в его центральной части) образовалось нечто вроде сплошной монолитной стены (чему способствовало также и «соединение» отдельных линий) из субстратов и носителей, перегородивших пролив.

Создание такой высокой плотности поселения мидий на ограниченной акватории, учитывая отмеченные особенности расположения носителей и субстратов, привело к значительному ухудшению условий водообмена, что вызвало угнетение роста мидий. В центральной части хозяйства на искусственных субстратах резко возросло количество *Hiatella arctica* и *Molgula* sp., а также произошло бурное развитие диатомовых водорослей — *Berkeleya rutilans* и *Melosira moniliformis*, которые буквально как шубой покрыли субстраты. Интенсивное развитие представителей этого комплекса свидетельствует

о слабом водообмене (Бондарчук и др., 1991). Вышеотмеченные изменения в значительной степени и обусловили необходимость определения водообмена акваторий, занятых мидиевыми хозяйствами, в процессе всего цикла культивирования мидий.

Для получения количественных характеристик водообмена в процессе функционирования хозяйства (с 1985 по 1989 г.) были осуществлены соответствующие исследования, за небольшими изменениями такие же, как и до постановки хозяйства. Работы по определению водообмена в указанные годы проводились практически на одних и тех же точках данной акватории (бухта Кривозерская, пролив) и в один и тот же сезон каждого года. Результаты исследований по изменению водообмена представлены в табл. 21. Как видно, показатели водообмена в акватории до постановки хозяйства примерно в 2 раза превышают таковые, которые имеют место в годы существования хозяйства.

Таким образом, можно констатировать, что конкретная нагрузка на акваторию при конкретно сложившейся вышеотмеченной ситуации резко уменьшила водообмен. Довольно значительные колебания в показателях водообмена имели место и в процессе эксплуатации хозяйства. Так, наиболее низкие показатели отмечены в 1985 и, особенно, в 1987 гг. Для улучшения ситуации осенью 1985 г. примерно треть субстратов хозяйства была переведена в соседнюю бухту Круглую, а оставшаяся часть рассредоточена на освободившейся акватории. Эта операция способствовала повышению водообмена в следующем, 1986 г. Однако в 1987 г. наблюдалось новое понижение водообмена из-за продолжающегося смещения несущих субстраты конструкций, как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях. По мере увеличения биомассы моллюсков на искусственных субстратах несущие конструкции (ящики) заглубились в среднем на 90 см, а отдельные линии носителей еще больше сблизились между собой. Каждый отдельный субстрат, обросший мидиями, к этому времени представлял собой трехметровый цилиндр диаметром 15–20 см. В результате сближения отдельных компонентов носителей многие субстраты как бы «срослись» между собой, чему очень способствовали попавшие на акваторию хозяйства выбросы фукусов, которые, оседая на искусственные субстраты, соединяли их между собой. На эти водоросли перемещалась часть мидий с субстратов и, в конце концов, образовалась как бы монолитная стена, создающая существенное препятствие току воды, особенно в верхнем 3-метровом слое.

Конфигурация и рельеф дна района постановки хозяйства (и это подтверждается натурными измерениями величины водообмена) свидетельствуют о том, что глубинные слои воды (ниже 10 м) при своем поступательном движении из открытой части губы к проливу встречают здесь естественное препятствие в виде порога и отклоняются в сторону. На само хозяйство поступают поверхностные (от общей водной массы) слои воды, которые, встречая здесь уже искусственное препятствие в виде монолита искусственных субстратов,

Таблица 21

## Показатели водообмена в акватории опытно-промышленного хозяйства

Год	Количество воды, проходящей через створ измерений за полусуточный период, м <sup>3</sup>	Количество воды, проходящей через 1 м <sup>2</sup> поперечного сечения створа измерения за полусуточный период, м <sup>3</sup>	Площадь поперечного сечения створа измерений, м <sup>2</sup>	Примечания
1979	1100×10 <sup>3</sup>	1833	600	Измерение водообмена до постановки хозяйства
1983				Постановка хозяйства. Выставлено 16 тыс. субстратов.
1985	453×10 <sup>3</sup>	888	510	Осенью 1985 г. 1/3 всего хозяйства переведена в бухту Круглая.
1986	572×10 <sup>3</sup>	1121	510	
1987	397×10 <sup>3</sup>	735	540	Собран урожай мидий. Основная часть хозяйства убрана.
1988	688×10 <sup>3</sup>	1229	560	
1989	599×10 <sup>3</sup>	1070	560	

перегораживающих пролив, в свою очередь как бы «обтекают» все хозяйство с двух сторон. Таким образом, на самом хозяйстве и, особенно, в его центре показатели водообмена оказались довольно низкими. Обработка материалов гидрологических измерений 1988 и 1989 гг., когда практически все мидии с хозяйства были уже собраны, показала сложную картину скоростей и направления течения на стадии прилива, свидетельствующую о разнонаправленности различных струй вод на этой приливной фазе.

Так, суммарный расход (общее количество воды, проходящей поступательно и возвратно в акватории пролива), рассчитанный по средним скоростям течения весной 1988 г., составил около 688000 м<sup>3</sup> за полусуточный период. Таким образом, эта величина оказалась существенно больше измеренных в предыдущие три года, но много меньше, чем в 1979 г. Отчасти это можно объяснить тем, что после сбора урожая мидий в 1987 г на дне акватории осталась часть затонувших и интенсивно обросших носителей (ящики, металлические бочки, трубы, тросы и др.), которые, судя по визуальным водолазным наблюдениям, могут существенно влиять на показатели водообмена (учитывая относительно небольшие глубины пролива). В данном случае можно констатировать, что величина исходного (1979 г.) водообмена после прекращения функционирования хозяйства не восстановилась и в два последующие года. Естественно, такие флуктуации водообмена во время функционирования хозяйства отражаются и на темпах роста мидий. На рис. 7 представлен характер линейного роста особой быстрорастущей группы моллюсков основной (т. е. 1983 г.) генерации в зависимости от времени существования анализируемого хозяйства. Данные представлены средними величинами. Как видно, в 1985 г. произошло значительное замедление темпов роста, что соотносится и с наименьшим в этот год водообменом. Повышение темпов роста в следующем году может быть объяснено некоторым увеличением водообмена на акватории хозяйства и, как следствие этого, улучшением условий жизнедеятельности, в частности улучшением кормовых условий для оставшихся в этой акватории мидий. Об этом же свидетельствуют и данные по темпу роста мидий в одном и том же месте (пролив), но в первом случае – в условиях эксперимента при практически неизменном водообмене, а во втором случае – в условиях уже опытно-промышленного хозяйства (табл. 22). И хотя в первый сезон темп роста мидий на хозяйстве

Таблица 22

**Средние значения размеров и годовых приростов мидий в разных условиях культивирования**

Возраст мидий	Эксперимент		Мидиевое хозяйство	
	L, мм	прирост, мм/год	L, мм	прирост, мм/год
0+	3.0		1.3	
1+	16.0	13.0	18.0	16.7
		13.0		5.1
2+	29.0	13.0	23.1	10.7
3+	42.0		33.8	

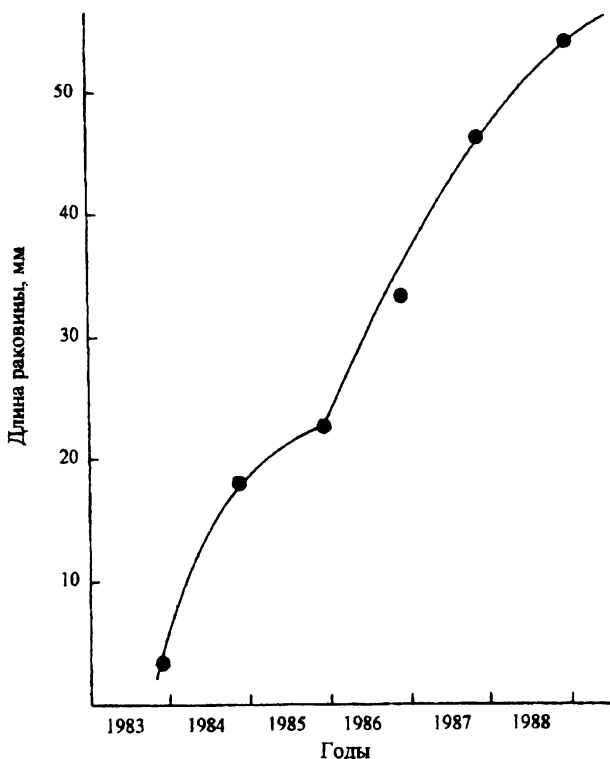


Рис. 7 Линейный рост особей основной генерации быстрорастущей группы мидий на хозяйстве

был выше, в последующие годы (особенно на второй) он существенно понизился.

Как уже ранее отмечалось, биомасса мидий на хозяйстве особо резко увеличилась в течение третьего года, что можно также отнести к увеличению в это время водотока. После третьего года развития поселения моллюсков, когда биомасса достигала величины около 10 кг на погонный метр субстратов, началось осыпание с них друз мидий. В результате этого явления (не исключаются и некоторые другие причины) к концу 4-го года общая величина

биомассы моллюсков понизилась почти на 20% от значения предыдущего года, а плотность поселения – почти в 3 раза. На рис. 8 представлены данные по характеру изменения биомассы мидий в зависимости от изменения водообмена в процессе функционирования хозяйства. К 1987 г наблюдались максимальные

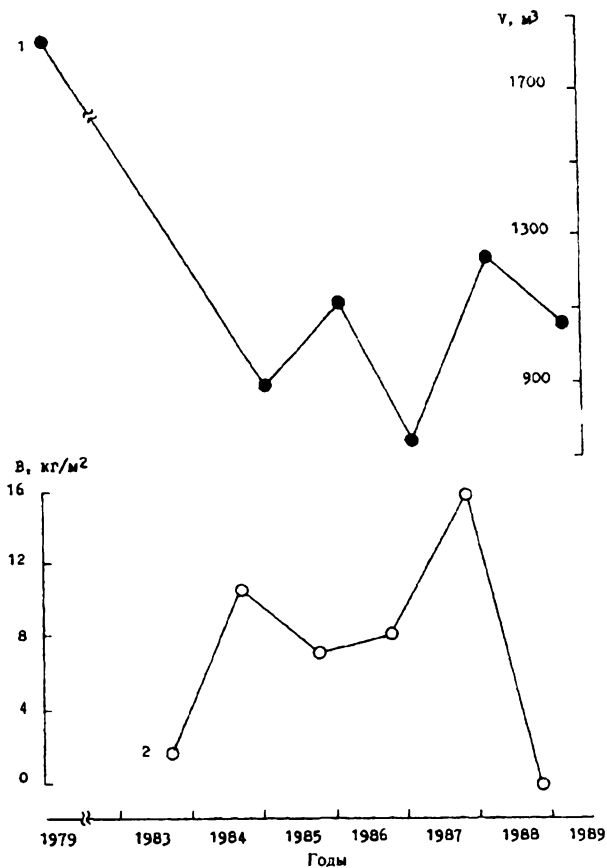


Рис. 8. Изменения водообмена и общей биомассы мидий на хозяйстве по годам.

По оси абсцисс – время; по оси ординат слева – биомасса, справа – объем воды, проходящий через м<sup>2</sup> поперечного сечения створа измерений за полусуточный период

значения биомассы моллюсков вследствие их интенсивного роста. Видно, что в предыдущие сезоны по мере увеличения этого показателя увеличивалось и препятствие току воды, поскольку происходило увеличение толщины обрастания искусственных субстратов на фоне имеющих и усугубляющихся негативных влияний на водообмен вышеотмеченных особенностей данного хозяйства.

Полученные данные свидетельствуют об исключительно важной роли водообмена при культивировании мидий в условиях промышленной марикультуры. Следует отметить, что вообще (в мировой литературе) данных по изменению водообмена на конкретной акватории самих мидиевых хозяйств в процессе их функционирования крайне недостаточно. В то же время такие данные, как показывают наши исследования, исключительно важны при организации и эксплуатации промышленных мидиевых хозяйств, особенно если цикл выращивания моллюсков занимает несколько лет, как это имеет место для Белого моря.

Основной причиной уменьшения водообмена на акваториях, занятых хозяйствами, является, на наш взгляд, степень нагрузки и характер размещения всех компонентов на конкретной акватории. Кроме этой основной причины, межгодовые различия могут обуславливаться также толщиной льда и структурой его нижней поверхности, изменчивостью водообмена, вызванной климатическими особенностями каждого конкретного года.

Исходя из полученных данных, при организации промышленных мидиевых хозяйств необходимо соблюдать по крайней мере два основных условия.

**Первое** — это выбор акватории, которая, помимо прочих условий, должна отличаться хорошим водообменом. Целесообразно выбирать участки с многими протоками (островные районы), поскольку в бухтах, особенно крупных, имеющих контакт с заливом только посредством устьевой части, водообмен понижен и при остальных, соответствующих для марикультуры условиях, промышленные мидиевые хозяйства (особенно те, которые будут располагаться в куту) здесь могут быть менее эффективны.

**Второе** — это размещение самого мидиевого хозяйства. Даже в акватории, отличающейся хорошим исходным водообменом, можно так разместить хозяйство, что в его центральной части создадутся условия, негативные для развития мидий.

Приведенные данные по влиянию водообмена на культивируемых моллюсков подтверждают ранее высказанное нами мнение о целесообразности для марикультуры мидий в условиях Белого моря создавать сравнительно небольшие промышленные хозяйства, каждое из которых будет расположено на относительно большой отдельной акватории. Здесь можно расположить элементы хозяйства таким образом, чтобы в процессе его функционирования исходный водообмен существенно не нарушался. Кроме того, всегда будет иметься возможность, в случае острой необходимости, рассосредоточить хозяйство по большей площади данной же акватории.

Этот общий принцип можно распространить и на все конкретные акватории, пригодные для культивирования мидий. Вместе с тем каждое конкретное место будет характеризоваться своими особенностями, что может отражаться и на темпах роста моллюсков. Этим вопросам и будет посвящена следующая глава.

## **Г Л А В А 8. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МИДИЕВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ В УСЛОВИЯХ МАРИКУЛЬТУРЫ В РАЗЛИЧНЫХ МЕСТАХ АКВАТОРИИ ЧУПИНСКОЙ ГУБЫ**

Становление и развитие мидиевой марикультуры на Белом море предусматривает освоение ряда соответствующих акваторий для промышленного культивирования моллюсков. Естественно, при организации каждого нового хозяйства необходимо учитывать весь предыдущий опыт работ и использовать его для оптимизации культивирования мидий в данной акватории. Так, на основании результатов по культивированию в опытных и опытно-промышленных масштабах было организовано уже несколько промышленных хозяйств, расположенных как в самой Чупинской губе, так и в непосредственной близости от нее. При организации новых хозяйств учитывались преимущественно полученные данные по водообмену и ряду других характеристик этих акваторий. Естественно, что каждая конкретная акватория характеризуется своими условиями, и это в той или иной степени должно неизбежно отражаться и на развитии культивируемых моллюсков. Таким образом, анализ развития мидий на хозяйствах разных акваторий позволяет, с одной стороны, выработать общие принципы культивирования мидий в Белом море, а с другой — применять эти общие принципы наиболее адекватно задачам марикультуры уже к конкретным условиям данных акваторий.

В этой главе приводятся результаты сравнительного исследования развития мидиевого поселения на двух хозяйствах промышленного культивирования мидий в губе Чупа: первое, уже рассмотренное, установленное в 1983 г. возле мыса Картеш, и второе, организованное в акватории Обориной салмы Чупинской губы (Кулаковский и др., 1993). Постановка этого второго промышленного хозяйства осуществлена в июле 1988 г. усилиями в основном Беломорской базы Гослова (г. Беломорск, Карелия).

Площадь акватории, занятая вторым хозяйством, составляет 2,2 га водной поверхности. При постановке этого хозяйства были применены новые оригинальные носители (полиэтиленовые трубы длиной 6 м и диаметром 400 мм). Линии из таких труб («longlines»), закрепленные на концах якорями, располагались на акватории с учетом основных характеристик ее водообмена и морфометрических характеристик донного ложа. Средняя длина такой линии составляла 150 м. Вдоль каждой отдельной линии, с нижней стороны полиэтиленовых труб и вплотную к ним, крепились хребтина из капронового каната диаметром 30 мм, а уже к ней подвешивались искусственные субстраты. В качестве искусственных субстратов были использованы

3-метровые отрезки капронового каната диаметром 16 мм и жгуты (такой же длины) из капроновой дели. Постановка данного хозяйства уже более, чем в случае предыдущих, соответствовала задачам промышленной марикультуры, хотя все же в силу ряда причин также имелся ряд отступлений от разработанной биотехнологии культивирования. Прежде всего, это выразилось (к концу цикла выращивания) в заглублинии хребтин с искусственными субстратами на значительную глубину (в среднем около 2.5 м от поверхности) по мере нарастания биомассы мидий.

Оба анализируемых в этой главе хозяйства располагались на расстоянии 10 км одно от другого. Сравнение мидиевых поселений на искусственных субстратах осуществлялось с учетом времени от момента постановки хозяйств, т. е. здесь сравнивались одинаковые временные параметры функционирования разновремененно (в разные годы) поставленных хозяйств. Учитывая конкретные климатические характеристики этих годов, можно считать, что приводимые ниже данные не связаны с резкими изменениями температурного режима в эти годы вообще, а соотносятся главным образом с конкретными, постоянно имеющими место в этих акваториях гидрологическими условиями.

Для изучения развития собственно мидиевого поселения первого хозяйства используются данные по 1985 и 1986 гг. и для второго — 1990 и 1991 гг. Развитие основных субдоминантов сообщества обрастания сравнивается за три сезона функционирования этих хозяйств. Методы сбора и обработки материала на хозяйствах были идентичные.

На каждой из пяти (соответствующим образом выбранных) станций хозяйства в Обориной салме с одного субстрата отбирали по 3 пробы с горизонтов 0.5, 1.5 и 2.5 м. Мидии возраста 0+ в 1990 г. не учитывали, поскольку к моменту взятия проб процесс их оседания на субстраты еще не закончился. Средний общий вес (массу) моллюсков определяли, используя усредненное уравнение зависимости веса от длины. Сходство сравниваемых сообществ обрастания по качественным данным (без учета мидий) определяли с помощью индекса Сьеренсена, а по количественным данным — при использовании индекса Чекановского-Сьеренсена. Видовое разнообразие сообществ (т. е. функция двух величин — числа видов, входящих в данное сообщество, и выравнивания их по обилию) оценивали с помощью индекса Шеннона-Уивера.

На рассматриваемых хозяйствах сразу же заметна характерная черта, уже отмечавшаяся нами ранее и свойственная, по всей вероятности, всем мидиевым хозяйствам Белого моря. Заключается она в том, что на искусственных субстратах обоих хозяйств находятся мидии различных возрастных классов, среди которых особи основной генерации доминируют по численности и, в особенности, по биомассе.

Сравнение размеров одновозрастных мидий с этих хозяйств свидетельствует о том, что в Обориной салме темп роста моллюсков более высокий (табл. 23). Так, средняя длина мидий возраста 2+ в конце августа 1990 г. здесь составляла 37 мм. Подобного размера мидии с хозяйства у мыса Картеш достигли лишь к осени четвертого

## Характеристики поселения мидий на разных хозяйствах

Время, место	Возраст, лет	Средняя длина, мм	Средняя плотность		Средняя биомасса	
			экз/м	%	г/м	%
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
Оборина салма 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	4+	51.0±1.26	75±5	7.7	927±108	21.3
	0+	2.2±0.08	95±19	2.0		
	1+	6.6±0.13	815±87	18.0	56±11	2.0
	2+	17.4±0.06	3490±227	79.0	3320±486	90.0
Хозяйство у мыса Картеш Октябрь 1985	3+	40.4±0.09	45±12	1.0	300±114	8.0
	0+	1.6±0.06	95±37	3.0		
	1+	3.5±0.07	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

сезона культивирования. Более того, мидии с хозяйства Обориной салмы превосходят по темпам роста даже моллюсков, выращенных в условиях эксперимента у мыса Картеш, когда нагрузка на данную акваторию была незначительной (т.е. водообмен практически не изменился в результате мизерной нагрузки на нее). Последние достигали размера 37 мм лишь после третьего года выращивания. Следует подчеркнуть, что в Обориной салме моллюски всех возрастных классов, представленных на субстратах, имеют более высокие темпы роста по сравнению с особями такого же возраста на хозяйстве у мыса Картеш. Так, средние размеры годовиков и «переселенцев» в Обориной салме соответственно на 3 и 7 мм больше, чем у таковых особей первого хозяйства.

Несмотря на схожесть по процентному соотношению особей разных возрастных классов, абсолютные величины плотности поселения на рассматриваемых хозяйствах существенно различны. В целом мидий на каждом отдельном субстрате хозяйства Обориной салмы в несколько раз меньше, чем у мыса Картеш. Так, на втором году функционирования хозяйства особей основной генерации меньше в 4 раза, а годовиков – в 10 раз. Это обусловлено, по всей вероятности, тем, что в 1988 г. на выставленные в Обориной салме субстраты осело меньшее количество молодежи, чем это имело место на хозяйстве у мыса Картеш в 1983 г. Такую ситуацию, в свою очередь, можно объяснить конкретными условиями акватории Обориной салмы на фоне естественных ежегодных флуктуаций личинок мидий в планктоне и сроками выставления искусственных субстратов.

Относительно низкая стартовая плотность моллюсков на субстратах в значительной степени и обусловила их высокую скорость роста в последующие сезоны, что отразилось и на величинах их биомасс. Так, биомасса мидий в Обориной салме в конце второго года культивирования была на 0.6 кг/м субстрата больше, чем таковая на хозяйстве у мыса Картеш за тот же период. Здесь отметим, что вклад моллюсков разных генераций в общую величину биомассы был сходным в обоих исследуемых местах.

Таким образом, развитие мидиевого сообщества в Обориной салме как бы «опережает» таковое на хозяйстве у мыса Картеш на год. Это подтверждается результатами анализа поселения мидий в Обориной салме осенью 1991 г., показавшего, что летом этого же года произошла значительная элиминация моллюсков основной генерации в результате осыпания их с субстратов, и появилось большое количество вновь осевшей молодежи (0+). Собственно, выявленный нами критический период в развитии культивируемых мидий на хозяйстве в Обориной салме имел место на 3-й год. Напомним, что на первом опытно-промышленном хозяйстве у мыса Картеш данное явление имело место на 4-й год.

Выявленные различия в развитии мидиевого сообщества на искусственных субстратах рассматриваемых хозяйств имеют место также и в развитии всего сообщества обрастания в этих акваториях. Сопоставление списков видов, встреченных в рассматриваемых обрастаниях (табл. 24), свидетельствует о том, что обрастание в Обориной салме богаче, чем у мыса Картеш, причем как по абсолютному

Список видов, встречающихся в обрастаниях искусственных субстратов  
опытно-промышленного (мыс Картеш) и промышленного  
(Оборина салма) хозяйств по выращиванию мидий

Вид	Мыс Картеш			Оборина салма		
	1984	1985	1986	1989	1990	1991
<i>MOLLUSCA</i>						
<i>BIVALVIA</i>						
<i>Heteranomia aculeata</i> (Müller)				+		+
<i>Heteranomia squamula</i> (L.)		+	+			+
<i>Hiatella arctica</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
<i>Mytilus edulis</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>GASTROPODA</i>						
<i>Epheria vincta</i> (Montagu)		+	+	+	+	+
<i>Diaphana minuta</i> (Brown in Smith)				+		
<i>Littorina obtusata</i> (L.)		+				
<i>NUDIBRANCHIA</i>						
<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius)			+			
<i>Coryphella</i> sp.	+	+	+	+		+
<i>POLYCHAETA</i>						
<i>ERRANTIA</i>						
<i>Eulalia viridis</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
<i>Eumida sanguinea</i> (Oerst.)	+			+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)			+	+	+	+
<i>Harmothoe imbricata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L.)	+	+	+	+		+
<i>Nereis pelagica</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Nereis virens</i> Sars.	+					
<i>Nereimyra punctata</i> (O.F.Müll.)	+	+	+	+	+	+
<i>Phyllodoce maculata</i> (L.)	+					
<i>Scoloplos armiger</i> (O.F.Müll.)					+	
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i> Claparede						+
<i>SEDENTARIA</i>						
<i>Amphitrite cirrata</i> O.F.Müll.				+	+	+
<i>Neomphitrite figulus</i> (Dalyell)	+	+	+	+	+	+
<i>Polycirrus medusa</i> Grube					+	+
<i>ASCIDIA</i>						
<i>Molgula</i> sp.	+	+		+	+	+

<i>Styela rustica</i> L.		+	+		+	+
CRUSTACEA						
CIRRIPEDIA						
<i>Balanus crenatus</i> Brugutere	+	+	+		+	+
AMPHIPODA						
<i>Corophium bonell</i> (Milne-Edwards)	+	+	+	+	+	+
<i>Gammarus oceanicus</i> Segestrale	+			+		
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kroyer	+					
HYDROZOA						
<i>Dynamena pumila</i> (L.)			+			
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+	+	+	+	+
<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars)					+	+
SCYPHOZOA						
<i>Aurelia aurita</i> (L.) (сцифистомы)	+	+	+			+
BRYOZOA						
<i>Electra pilosa</i>						+
TURBELLARIA						
<i>Notoplana atomata</i> (O.F. Müll.)	+			+		+
INSECTA						
<i>Tendipedidae</i> gen. sp.				+		+
PORIFERA						
<i>Halichondria panicea</i> (Pallas)			+			+
ALGAE						
<i>Ceramium rubrum</i>				+		
<i>Cladophora fracta</i>				+	+	+
<i>Enteromorpha</i> sp.				+	+	
<i>Laminaria saccharina</i>					+	+
<i>Polysiphonia urceolata</i>				+	+	+
<i>Polysiphonia nigrescens</i>				+		
<i>Pylaiella litoralis</i>					+	

Примечание. + означает, что вид встречен в данном обрастании

числу видов, так и по их количеству, приходящемуся на одну пробу. Следует отметить, что наблюдаемые различия в видовом составе

обусловлены в основном наличием или отсутствием редких или случайных видов, поэтому различия в приводимых в таблице списках могут объясняться естественными флуктуациями одного и того же сообщества. Более значимыми оказываются различия количественных показателей биомасс особей видов.

Процентное соотношение биомасс и численностей основных представителей данных сообществ (без мидии) свидетельствует, что структура сравниваемых сообществ, хотя и имеет общие черты, но не идентична. Например, в обоих случаях основными субдоминантами мидиевого обрастания (возраст которого более года) являются *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica*, однако степень доминирования этих видов на хозяйстве у мыса Картеш гораздо больше, чем в Обориной салме. В Обориной же салме значительную долю в сообществе, по сравнению с другим хозяйством, имеют полихеты семейства Terebellidae, *Harmothoe imbricata* и даже водоросли. Несколько особняком стоят годовальные сообщества обрастания обоих хозяйств. Их объединяет между собой не формальное сходство, а, скорее, значительное отличие от сообществ более старшего возраста. Для молодого неустоявшегося сообщества вообще характерна высокая вариабельность видового состава (Scheer, 1945; Todd, Turner, 1989; Ошурков, 1985 и др.). Это справедливо и для обрастания субстратов в условиях промышленной мидиевой марикультуры в Белом море. Одной из особенностей годовалых обрастаний в рассматриваемом случае является наличие в их составе видов полихет, которые в «зрелом» мидиевом обрастании либо не встречаются вовсе, либо не имеют таких высоких показателей обилия.

Низкий уровень сходства двух- и трехлетних сообществ обрастания анализируемых здесь хозяйств обусловлен, прежде всего, небольшой биомассой *Nereis pelagica* и *Hiatella arctica* на хозяйстве в Обориной салме. Низкие показатели обилия *H. arctica* здесь можно объяснить интенсивным развитием ее главного конкурента — мидии. На этом же хозяйстве отмечается низкая биомасса и плотность поселения (особенно на второй год функционирования хозяйства) и *Nereis pelagica*, одного из наиболее обычных и массовых представителей сообществ обрастаний вообще и мидиевых в частности. В то же время следует отметить повышенную (более чем в 2 раза), по сравнению с хозяйством у мыса Картеш, плотность поселения другой эррантной полихеты — *Harmothoe imbricata*, хотя биомассы ее на обоих хозяйствах, что видно из представленных данных, статистически не различаются. Не исключено, что здесь имеются своеобразные биотические отношения. Так, известно, что молодь *H. imbricata* интенсивно питается молодью других полихет, в том числе и *N. pelagica* (Стрельцов, 1966).

Следует отметить и то, что на искусственных субстратах хозяйства в Обориной салме спустя 2 года после его постановки отмечаются виды, которые на хозяйстве у мыса Картеш встречались только на шестой год существования последнего. Прежде всего, это — полихеты семейства Terebellidae (*Amphitrite cirrata* и *Polycirrus medusa*), а также *Capitella capitata*. Отмеченные виды для своего развития требуют достаточного количества детрита, накопление которого на искусственных субстратах происходит в основном благодаря жизнедеятельности мидий. Интенсивное развитие мидиевого поселения в Обориной салме способствовало этому процессу, и если сам факт обнаружения указанных видов можно еще объяснить случайным характером заселения субстратов, то величины их биомасс и плотностей поселения, значительно превышающие таковые на хозяйстве у мыса Картеш, свидетельствуют об

имеющихся различиях в условиях обитания этих полихет в сравниваемых сообществах.

Следует отметить, что если на хозяйстве у мыса Картеш практически все субстраты представляли собой отрезки мелкоячеистой капроновой дели, то в Обориной салме большую их часть составляли капроновые канаты, наряду с субстратами и из крупноячеистой дели, свернутой в жгуты. Как мы уже отмечали выше, подобный тип субстратов (капроновый канат) наиболее соответствует развитию мидиевого поселения в условиях марикультуры и менее подходящ для инфаунных видов. Однако несмотря на это в данном случае решающим фактором, определяющим обилие рассматриваемых видов полихет в обрастании, является, скорее, не физическая структура субстрата, а характер развития самого мидиевого поселения на них как основного источника пищи и убежища для сопутствующих видов.

При исследовании процесса формирования сообщества обрастателей на первом опытно-промышленном хозяйстве было выделено несколько стадий его развития. Если оценивать сравниваемые сообщества обрастания на двух хозяйствах с этой точки зрения, то хозяйство у мыса Картеш после двух лет своего существования находится на стадии максимальной монополизации мидией субстрата. Характеризуется эта стадия чрезвычайно низким видовым разнообразием; наиболее массово в таком сообществе представлены лишь немногие виды — *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmothoe imbricata*. При этом выравненность видов по обилию мала, чего нельзя сказать об аналогичном сообществе из Обориной салмы. Здесь понижение видового разнообразия не произошло ни после двух, ни после трех лет существования сообщества. После двух лет экспозиции субстратов оно было даже выше, чем в сообществе обрастания у мыса Картеш на пятый год его существования, поэтому обрастание в Обориной салме можно характеризовать как уже стареющее мидиевое сообщество (еще раз подчеркнем, что имеется в виду основная генерация мидий). Предыдущая стадия, по всей вероятности, была очень короткой, что также связано с более интенсивным ростом мидий на хозяйстве в Обориной салме, по сравнению с таковым у мыса Картеш. Собственно, это и определяет изменение условий существования ассоциированной с мидией фауны.

Представленные в этой главе материалы свидетельствуют о существенной разнице в развитии сообщества обрастания на мидиевых хозяйствах, расположенных в различных местах одной и той же акватории. Очевидно, что при сохранении основных принципиальных черт формирования мидиевого сообщества в условиях культивирования в каждом конкретном месте акватории, в каждом конкретном сезоне будут проявляться те или иные особенности, могущие оказывать существенное влияние на марикультуру мидий в целом.

В данном рассматриваемом случае следует очень важный вывод для перспектив развития марикультуры на Белом море — цикл выращивания мидий до промыслового (50 мм) размера может быть менее 4 лет. Так, на хозяйстве в Обориной салме он составляет 3 года.

Определение наиболее перспективных мест промышленного культивирования мидий и их культивирование в этих местах связано с аспектами влияния крупных промышленных хозяйств на данную акваторию. Рассмотрению этого вопроса и будет посвящена следующая глава.

## Г Л А В А 9    ВЛИЯНИЕ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ

Одним из основных условий функционирования промышленной мидиевой марикультуры на Белом море должна быть ее экологическая безопасность для окружающей среды. Создание мидиевых хозяйств в той или иной акватории прямо или косвенно влияет практически на все стороны жизнедеятельности биоты данной акватории и смежных районов моря. Степень и характер этого влияния, в конечном счете, определяют целесообразность, масштабность и эффективность марикультуры.

Сама по себе постановка промышленных мидиевых хозяйств оказывает определенное влияние на условия жизни биоты данной акватории и, соответственно, на функционирование всех компонентов этой экосистемы. И, прежде всего, это связано с изменением в худшую сторону показателей исходного водообмена, который может еще более ухудшаться во время функционирования хозяйства (по мере роста моллюсков на субстратах). Далее, в течение цикла выращивания мидий в окружающую среду поступают продукты метаболизма культивируемых моллюсков, которые, в свою очередь, могут оказывать целый спектр влияния на экосистему. Так, даже для естественных мидиевых поселений показано, что не усвоенная моллюсками пища в виде фекалий и псевдофекалий может вызвать, при соответствующих неблагоприятных условиях (например, пониженный водообмен, резкое сезонное повышение температуры воды и др.), возникновение бескислородных зон и последующую гибель населения донных биоценозов, включая и самих мидий (Verwey, 1973). Не менее важное значение на функционирование экосистемы могут оказывать также и растворенные продукты метаболизма особей массовых поселений животных (Агатова, 1980; Хайлов, 1985).

В наших работах по марикультуре мидий на Белом море постоянно обращалось и обращается внимание на необходимость (при развитии промышленного культивирования) учитывать влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду (Кулаковский, 1987, 1990, 1992; Кулаковский, Лезин, 1999). В связи с этим в разные годы были выполнены исследования по сравнению ряда показателей жизнедеятельности мидий, обитающих как в условиях культивирования, так и в естественных поселениях. Изучался также характер воздействия мидиевой марикультуры на биоту окружающей среды (Галкина и др., 1982; Галкина, Кулаковский, 1993; Кулаковский, Шамарин, 1989).

Здесь целесообразно привести некоторые сведения по методической части исследований этого раздела, поскольку они могут быть полезны в плане сравнения результатов, полученных другими специалистами, которые будут занимать сходными вопросами в связи с марикультурой мидий. Интенсивность выделения мидиями растворенных органических веществ (РОВ) определяли в опытах, которые проводили в аквариальных условиях. Количество органического вещества оценивалось по величине БПК-5, количество растворенных углеводов (РУ) – согласно методикам по Стрикланду и Парсонсу (Strickland, Parsons, 1968). Для получения истинных величин РОВ данные, вычисленные по значению БПК-5, умножались на коэффициент 5.6, поскольку, как показали расчеты, количество органического вещества, полученного более точным методом гель-фильтрации, в 5.6 раз выше величины РОВ, определенной по величине биохимического потребления кислорода (Галкина, 1978). В пробах воды из исследуемых мест (открытая часть губы Чупа, естественные мидиевые поселения, мидиевое хозяйство) определяли содержание РОВ, РУ, видовой состав, численность, биомассу и продукцию фитопланктона.

Результаты исследований летом (конец июля-вторая половина августа) 1979 г. приведены в табл. 25. Параллельно определяли также некоторые параметры жизнедеятельности мидий как в естественных биотопах, так и в условиях культивирования (табл. 26, с. 104).

Как видно из приводимых данных, показатели жизнедеятельности моллюсков в условиях культивирования выше, чем у особей естественных популяций. Более высокий уровень жизнедеятельности культивируемых моллюсков при их значительном количестве приводит и к увеличению концентрации РОВ в акватории размещения хозяйства. Так, в бухте Круглой, где размещалось экспериментальное хозяйство, величина РОВ достигает 10–18 мг/л, тогда как в открытой части губы Чупа (контроль) она составляет всего 3–4 мг/л. Численность, биомасса и продукция фитопланктона закономерно повышаются от открытой части губы Чупа к участкам естественных мидиевых поселений и к местам их культивирования. В значительной степени мы склонны соотносить это с содержанием РОВ в соответствующих местах. Следует отметить, что наблюдения были выполнены в период спада численности фитопланктона в данной акватории. Тем не менее, возле мидиевого хозяйства показатели, характеризующие фитопланктон, были высокими. Интересно также отметить тот факт, что в период наблюдений фитопланктон бухты Круглой (где размещалось небольшое экспериментальное хозяйство) на 70% был представлен видами рода *Chaetoceros*, а в открытой части губы Чупа и в районе естественных мидиевых поселений преобладали перидинии, типичные для этого сезона в планктоне Белого моря (Кокин и др., 1970). Таким образом, можно полагать, что РОВ метаболитов мидий в местах их массовых поселений оказывает влияние не только на количественный, но также и на качественный состав фитопланктона. Подобные же данные имеются и в литературе (Брайко, 1979; Соловьева и др., 1977). Для губы Чупа (бухта Круглая) было также показано стимулирующее влияние экспериментального мидиевого хозяйства и на развитие

Таблица 25  
**Характеристика некоторых биохимических и биологических показателей поверхностного слоя воды в разных местах акватории губы Чуна**

Место исследований	Содержание РОВ, ккал/м <sup>3</sup>	Содержание РУ, ккал/м <sup>3</sup>	Бактериопланктон (1) Фитопланктон (2)			
			N, кл/мл	B, ккал/м <sup>3</sup>	P, ккал/м <sup>3</sup>	P/B
Акватория мидиевого хозяйства, горизонт 0–5 м	90.0	20.5	(1) $1.8 \times 10^6$	(1) 0.300	(1) 0.22	(1) 0.7
			(2) $1.5 \times 10^6$	(2) 2.5	(2) 2.0	(2) 0.8
Мидиевая банка, горизонт 0–5 м	50.0	12.3	(1) $11.1 \times 10^6$	(1) 0.190	(1) 0.22	(1) 1.0
			(2) $0.3 \times 10^6$	(2) 0.7	(2) 1.0	(2) 1.4
Открытая часть моря, горизонт 0–5 м	15.0	1.23	(1) $0.3 \times 10^6$	(1) 0.026	(1) 0.03	(1) 1.1
			(2) $0.04 \times 10^6$	(2) 0.1	(2) 0.08	(2) 0.68

Обозначения: РОВ – растворенные органические вещества, РУ – растворенные углеводы, N – плотность поселения, B – биомасса, P – суточная продукция

донных поселений в этой же акватории (Голиков, Скарлато, 1979).

Следующим этапом наших исследований в этом направлении было определение влияния мидиевой марикультуры на бактериопланктон. Известно, что микрофлора (бактериопланктон) играет значительную роль в продуктивности и метаболизме морских экосистем (Сорокин, 1982, 1990). Естественно полагать, что если марикультура мидий оказывает влияние на фитопланктон и на донные сообщества, то, несомненно, это влияние должно сказываться и на бактериопланктоне, причем в первую очередь. Бактерии, утилизируя рассеянное, преимущественно растворенное органическое вещество, превращают его в вещество бактериальной биомассы, которое является полноценным источником пищи для многочисленных фильтраторов. Показано, что бактерии могут составлять значительную долю в пищевом рационе мидий (Сорокин, 1982; Сеничева, 1990; Гутвейб, 1990). Продукция бактериопланктона в ряде случаев соизмерима с таковой фитопланктона (Галкина и др., 1988).

Исследования по бактериопланктону осуществлялись в разные сезоны с 1982 по 1992 гг. на различных промышленных мидиевых хозяйствах, в местах естественных поселений моллюсков и в открытых частях губы Чупа. Результаты исследований показали, что в разных местах акватории губы Чупа скорость суточного биохимического потребления кислорода (БПК) изменяется от 0.02 до 0.43 мл  $O_2$  / л. Эти величины соответствуют типичным значениям БПК для вод Белого моря (Сапожников, 1991). Из приводимых данных видно, что максимальные величины этого показателя обнаружены в непосредственной близости от мидиевых поселений. Аналогичная картина показана и для мидиевых хозяйств в бухте Ласпи Черного моря (Куртыркова и др., 1990).

Повышенные значения величин БПК в акваториях мидиевых хозяйств можно объяснить повышенной здесь концентрацией продуктов метаболизма мидий. Из данных по развитию мидий на опытно-промышленном хозяйстве, представленных выше в соответствующей главе, следует, что средний суточный рацион всех мидий данного хозяйства на третий, к примеру, год его функционирования составляет 1.2–1.4 млн. ккал, что соответствует 120–140 кг  $C_{орг}$  или 240–280 кг органического вещества (Сухотин, 1990). Из всей потребленной мидиями пищи в процессе метаболизма выделяется в среду до 12.5% РОВ (Галкина, 1985). Следовательно, величина поступления РОВ в акваторию данного хозяйства составляет около 30 кг в сутки (это помимо того количества органики, которое поступает в воду вместе с фекалиями). Поступление этих веществ различается по сезонам: в весенне-летний период больше, чем осенью и зимой. Максимальные же количества РОВ приходятся на период вымета половых продуктов моллюсками, в июне. В составе РОВ метаболитов мидий из общего количества потребленной ими пищи в среду возвращается 43% углерода и примерно по 10% азота и фосфора в виде средне- и низкомолекулярных веществ углеводной и белковой природы (Галкина, 1985). Приведенные данные по поступлению в окружающую среду РОВ метаболитов дают представление о мощности потока органики в результате жизнедеятельности мидий и о специфичности биохимических условий в местах их

культивирования. Тот факт, что повышенные значения БПК отмечаются не далее 5 м от искусственных субстратов, объясняется, по-видимому, не только интенсивным водообменом, но и высокой скоростью окисления и ассимиляции этих РОВ бактериопланктоном, поскольку вблизи от субстратов хозяйства находится и наибольшее количество бактериальных клеток и, соответственно, более высокие значения их суммарной биомассы (табл. 27). Эта тенденция проявлялась во все сезоны исследования.

Так, бактерии в незначительном количестве присутствуют в морской воде уже в марте, когда акватория губы целиком покрыта льдом

Таблица 27

**Численность и биомасса бактериопланктона в различных участках акватории губы Чула**

Район исследований	Год, сезон	Горизонт, м	Численность, тыс. кл/мл	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>
Контрольная точка (открытая часть губы)	март 1986	0	5.3-5.5	0.8±0.2
		0	15-26	3.9±0.9
	апрель 1986	3	5.5-6.0	0.9±0.1
		10	5.6-5.5	0.9±0.1
	июнь 1986	0	150-250	30.6±12.0
Мидиевое хозяйство у мыса Картеш	март 1986	0	5.5-6.6	1.0±0.2
		3	13.5-20.9	3.1±0.3
		10	3.5-3.7	0.52±0.1
	апрель 1986	0	78-80	12.0±3.2
		3	135-200	37.7±3.2
		10	8.0-10.6	1.59±0.2
	июнь 1986	0	250-300	45.2±17.0
		3	500-600	98.7±12.0
		10	300-350	52.7±14.2
	июль 1982	1	500-600	90.4±12.6
сентябрь 1982	3	600-800	120.4±15.3	
сентябрь 1986	3	600-800	120.4±15.3	
октябрь 1986	0	250-300	45.0±8.8	
Мидиевое хозяйство в бухте Круглая		1	1600-2000	241.7±24.6
	июль 1982	3	560-850	128.9±12.5
Мидиевое хозяйство в Оборинной салме	июль 1992	1	700-800	125.8±17.5
Естественное поселение мидий, Левин наволок	июль 1982	0	1000-1100	165.8±21.5
Соностров, вне мидиевых хозяйств		0	17-22	3.3±0.9
	апрель 1986	3	5-9	1.4±0.4

толщиной до 1 м. Но и в это время количество бактерий на акватории мидиевых хозяйств, в слое воды, занимаемой субстратами с мидиями, в 2.5–3 раза больше, чем в поверхностном и придонном слоях, где субстратов с мидиями нет. В более позднее время это «расслоение» воды по содержанию в ней бактерий проявляется еще более заметно. Так, на контрольной точке (открытая часть губы Чупа) в апреле наибольшее количество клеток бактериопланктона находится в поверхностном слое, а глубже (на 3 и 10 м) количество их уменьшается в 2.5–3 раза. На акватории мидиевых хозяйств, в поверхностном же слое воды, бактерий намного больше. Так, на хозяйстве у мыса Картеш в апреле отмечено 70–80 тыс. кл./мл, в то время как на контрольной точке, на соответствующем горизонте, их число не превышало 26 тыс. кл./мл.

В акватории мидиевых хозяйств бактериопланктон активно развивается, начиная с апреля, и достигает численности 200 тыс. кл./мл в 3-метровом поверхностном слое воды, который и занимают культивируемые мидии. Максимальные показатели численности бактерий (600–800 тыс. кл./мл) здесь приходится на июль–сентябрь, но и в октябре количество клеток еще велико и сравнимо с июнем. В динамике численности бактериопланктона имеются также и межгодовые колебания. Так, в исследованиях 1986 и 1992 гг не отмечалась численность в 1 млн. кл./мл и более, в то время как в июле 1982 г. в акватории хозяйства бухты Круглой и в воде над естественными мидиевыми поселениями численность клеток изменялась от 1 до 2 млн. кл./мл. Возможно, такая межгодовая динамика плотности бактериопланктона связана с температурными флуктуациями. Так, в июле 1982 г. температура воды в поверхностном слое бухты Круглой достигала 16–18°C, а в 1986 г. она с июня по сентябрь изменялась в пределах 7.5–10.5°C и лишь в отдельные дни, в июле, приближалась к 15°C. В 1992 г. при отборе проб на хозяйстве в Обориной салме температура поверхностного слоя воды была 11°C, а численность бактериопланктона составляла 700–800 тыс. кл./мл.

Здесь следует подчеркнуть, что бактериопланктон продолжает активно развиваться в сентябре–октябре и, по-видимому, в ноябре, когда температура воды понижается до 3°C. В сентябре на хозяйстве мыса Картеш отмечена максимальная численность бактериальных леток, зарегистрированная для 1986 г. В октябре число бактерий меньше, но находится на уровне, сравнимом с июньским. Для Белого моря такое положение вполне закономерно, поскольку значения температуры воды в 3–5°C еще не являются препятствием для развития микроорганизмов. Например, в Баренцевом море бактериопланктон активно развивается и при зимних температурах воды, близких к 0°C (Теплинская, 1985). Вероятно, такое развитие происходит благодаря органике отмирающего фитопланктона, в основном закончившего свою вегетацию.

Изменения биомассы бактериопланктона в рассматриваемых нами чках акватории губы Чупа соответствовали изменениям его численности. Начиная с июня, вблизи поселения моллюсков разумные биомассы бактериопланктона (100–130 мг/м<sup>3</sup>) могут

рассматриваться как довольно существенный источник пищи для некоторых планктонных фильтраторов (Сорокин и др., 1970).

Отмеченные нами биомассы бактерий, по всей вероятности, следует рассматривать как постоянный фон, остающийся после потребления бактериопланктона многочисленными фильтраторами, в том числе в той или иной форме и самими мидиями. О действительных количествах бактериальных клеток в акваториях мидиевых хозяйств можно судить по результатам определения бактериальной продукции, которые показали, что в летне-осенний период (июль-сентябрь) продукция бактериопланктона составляет 25–40 мг С м<sup>3</sup>/сут. В апреле, когда акватория еще покрыта льдом, продукция бактериальных клеток находится на уровне 6 мг С м<sup>3</sup>/сут., в июне она приближается к 10 мг, а в октябре составляет 5–7 мг соответственно. Следует специально подчеркнуть, что значительное количество бактериальной биомассы в планктоне акватории губы Чупа образуется тогда, когда практически закончена (или еще не началась) вегетация фитопланктона. Можно полагать, что в это время органическое вещество бактериальных клеток становится существенным источником энергии для жизнедеятельности мидий на рассматриваемых хозяйствах путем как прямого потребления, так и опосредованно, через промежуточные звенья. В водных сообществах в качестве такого звена в первую очередь выступают простейшие (Сорокин, 1982).

На основании полученных данных можно полагать, что годовая продукция бактериопланктона в акваториях мидиевых хозяйств достигает 600 ккал/м<sup>3</sup>. Если считать, что продукция фитопланктона в прибрежных водах Белого моря не превышает 500–850 ккал./м<sup>3</sup>/год (Федоров и др., 1974; Галкина и др., 1988), то очевидно, что бактериопланктон относится к важному источнику энергии для обеспечения жизнедеятельности мидий в условиях мариккультуры.

В литературе имеются многочисленные данные об использовании бактерий в качестве пищи мидиями (Bernard, 1989; Prier et al, 1990). Наличие высоких концентраций бактериолитического энзима (лизозима) в их пищеварительной системе связывается с ролью этого энзима, скорее, в процессе пищеварения, чем в защите мидий от бактерий (Birkbeck, McHenry, 1982). Вместе с тем в экспериментальных условиях показаны множественные пути влияния продуктов метаболизма беломорских мидий на развитие сообщества бактериопланктона (Галкина, 1985). Так, добавление в среду мантийной жидкости мидий стимулирует развитие бактерий, в то время как «очищенная» мантийная жидкость, содержащая только органические компоненты, напротив, подавляет их развитие. Возможным объяснением такого факта может быть то, что во втором случае эксперимента в очищенной фракции имеется высокая концентрация веществ антибиотического действия, относящихся к классу паолинов, которые присутствуют и в вытяжках из тканей мидий (Зайцев, 1981). Можно предположить, что такие сложные и многосторонние пути регулирующего воздействия метаболитов мидий на бактериопланктон выработались этими моллюсками в процессе эволюции и способствовали существованию вида, популяции которого образуют мощные поселения. Продукты метаболизма особой таких массовых

поселений являются, с одной стороны, субстратом для развития бактерий, которые используются моллюсками в качестве пищи, а, с другой стороны, содержат механизм, позволяющий избежать опасности микробной интоксикации.

Рассмотренные изменения различных биотических звеньев экосистемы акваторий, используемых для мидиевой марикультуры, в значительной степени определяются, на наш взгляд, влиянием именно РОВ метаболитов моллюсков, чем изменением общей гидрохимической ситуации в этих акваториях. Здесь мы еще раз акцентируем внимание на том, что все проявления влияния РОВ на экосистему осуществляются согласно изложенным выше (глава 3) принципам концепции информационных связей при биотической информации.

Гидрохимическая характеристика акваторий ряда промышленных мидиевых хозяйств была проанализирована в течение 1990 г. (май–ноябрь) и 1991 г. (август–октябрь) (Ляхин, Кулаковский, 1993). Здесь в качестве примера приводятся данные по двум хозяйствам: одно из них расположено в бухте Никольской, другое – в проливе Кривозерской бухты (мыс Картеш). Ко времени данных наблюдений акватория последней использовалась под новое мидиевое хозяйство, а в бухте Никольской располагалось довольно мощное промышленное хозяйство общей площадью в 6 га, состоящее из четырех разновременно поставленных участков. В 1988 г. был освоен первый участок площадью 3.3 га. В августе 1990 г. только на этом участке имелось 56 млн. экз. мидий средним размером 35 мм.

Определения гидрохимических параметров среды на обоих хозяйствах проводили в двух местах – на самих хозяйствах и в контрольных точках, расположенных на расстоянии около полукилометра от них. Пробы воды отбирали ежесезонно с горизонтов 0, 3, 15 м и придонного горизонта. В поверхностном слое рассматриваемых акваторий максимальное содержание кислорода (8–9 мл/л до 110% насыщения) наблюдается весной при прогреве воды и интенсивном фотосинтезе. По мере повышения температуры происходит уменьшение абсолютного содержания кислорода до 6 мл/л.

С июля интенсивность фотосинтеза ослабевает, начинают преобладать окислительные процессы, что приводит к некоторому недосыщению воды кислородом (до 95%). Содержание кислорода в верхнем 5-метровом слое воды бухты Никольской, в контрольной точке и на мидиевом хозяйстве практически одинаково. В более глубоких слоях воды в этих местах имеются различия, которые увеличиваются к концу летнего сезона. Так, если весной относительное содержание кислорода на поверхности и на горизонтах 10–15 м различается лишь на 3–5%, то к сентябрю эти различия увеличиваются до 10%. В период массового размножения мидий различия по насыщенности поверхностных и придонных вод кислородом могут быть еще значительнее (Несветова, 1988).

Сезонный ход значений рН имеет сходный характер. В эвфотической зоне высокие значения рН (8.5–8.7), наблюдаемые весной, постепенно уменьшаются до 8–7.9 по мере ослабления фотосинтеза и усиления процессов биохимического разложения органического

вещества. С этим же связано и уменьшение рН по вертикали до величин 8–7.8 на горизонте 15 м.

Состоянием углекислотной системы определяется степень насыщенности воды карбонатом кальция, которая оценивается по отношению произведения фактических концентраций кальция и карбонатных ионов к концентрационному произведению растворимости кальцита при наблюдаемых температуре и солености (Алекин, Ляхин, 1984). Расчеты показывают, что при всех значениях рН не ниже 7.8 и температурах, близких к 0°C, вода соленостью более 20‰ и щелочностью около 2 мг-экв/л всегда перенасыщена кальцитом. На исследуемых мидиевых хозяйствах экстремальные значения рН, температуры и солености воды составляют соответственно 7.9, около 0°C зимой и, соответственно, 21.4‰ (за исключением кратковременного распреснения весной). Отсюда можно сделать заключение об отсутствии карбонатной агрессивности воды на горизонтах выше 15 м даже в зимнее время. Следовательно, карбонатный материал створок раковин живых мидий не подвергается коррозионному воздействию воды, что, собственно, хорошо видно и при визуальных наблюдениях.

В целом выполненные исследования позволяют заключить, что кислородный и углекислотный режимы верхнего 15-метрового слоя воды в исследуемых акваториях являются вполне благоприятными для жизнедеятельности культивируемых мидий.

Режим биогенных элементов на всех точках наблюдений характеризуется четко выраженным годовым изменением концентраций с максимумом перед началом вегетационного сезона и минимумом в середине лета. Пределы изменчивости концентраций биогенов (фосфаты 0.1–1.9 мкмоль/л; нитраты 0–6 мкмоль/л; нитриты 0–0.2 мкмоль/л; кремний 16–40 мкмоль/л) позволяют представить район исследований как олиготрофный с хорошо сбалансированными циклами круговоротов фосфора и азота.

Хорошо выявляемым годовым циклом изменчивости охвачен слой воды 0–15 м. В летнее время на горизонте 15 м отмечается повышение концентраций биогенных элементов как результат минерализации органического вещества под слоем термоклина. Следует отметить, что заметных различий в содержании биогенных элементов на контрольных точках и на мидиевых хозяйствах не наблюдается.

Из форм связанного азота определенный интерес представляют аммиак и мочевина, в значительной степени обусловленные своим наличием метаболизму животных. Как показали наблюдения 1991 г., концентрации аммиака, близкие по своим значениям во всем 3-метровом слое воды, занимаемом культивируемыми мидиями, возрастают от очень малых в начале августа до 2 мкмоль/л в октябре, когда (при понижении температуры воды) окисление аммиака сильно замедляется.

Мочевина в концентрациях 0.8–1.5 мкмоль/л присутствует на всех горизонтах, не меняясь или слабо возрастая от августа к октябрю. Максимум концентраций сдвинут к горизонту 0–3 м, т. е. именно к тому слою водной массы, который занимают культивируемые мидии. В контрольных точках летом концентрации мочевины

динаковы во всем слое 0–15 м, а затем (ближе к осени) максимум ищется к горизонту 15 м.

По наблюдениям 1991 г. содержание общего фосфора, включающего в себя растворенные и взвешенные органические и неорганические формы, возрастает в поверхностном слое 0–3 м от августа к октябрю на всех точках наблюдений в пределах концентраций 0.2–0.8 мкмоль/л. На горизонте 15 м и у дна содержание общего фосфора увеличивается от августа к середине сентября, а к октябрю либо слабо уменьшается, либо остается неизменным.

Аналогичный временной ход обнаруживается и для фосфатов. По сравнению с 1990 г. в 1991 г. содержание фосфатов в слое 0–3 м в августе на 0.2–0.3 мкмоль/л меньше, в сентябре практически одинаково, а в октябре превышало прошлогодние значения на 0.1 мкмоль/л.

Временной ход концентраций нитратов и нитритов отражает исследованность процессов фиксации неорганического азота при фотосинтезе и нитрификации при распаде органического вещества в аэробной среде. В течение августа в верхнем слое содержание нитратов либо слабо уменьшается (преобладание их утилизации водорослями), либо столь же слабо возрастает (преобладание минерализации органического вещества). Фотосинтез замедляется, поэтому при деструкции органического вещества в воде накапливается некоторое количество нитритов, не успевающих быстро окислиться. В первой половине сентября возникает максимум нитритов при минимуме нитратов. Далее к октябрю окисление нитритов и вертикальная конвекция пополняет запас нитратов в верхнем слое. На горизонте 15 м содержание нитратов достигает 6–8 мкмоль/л с тенденцией возрастания от лета к осени при уменьшении концентраций нитритов, подвергающихся быстрому окислению.

Данная схема свойственна всем точкам наблюдений. Она свидетельствует о хорошей аэрации воды и беспрепятственной минерализации органического вещества. Отмеченные флуктуации неорганических форм связанного азота в оба рассматриваемых года можно объяснить различиями в термогалинном режиме и характере вертикальной стратификации.

Рассматривая эти данные в целом, следует заключить, что в исследованных акваториях влияние жизнедеятельности культивируемых мидий не приводит к кардинальным изменениям гидрохимического режима акваторий, что в большей степени относится к верхнему (0–10 м) слою воды. Это объясняется, прежде всего, хорошим водообменом акваторий исследованных бухт, благодаря постоянно действующим приливо-отливным течениям.

В донных осадках под мидиевыми хозяйствами возможно значительное накопление фекальных и псевдофекальных продуктов выделения культивируемых моллюсков. При соблюдении всех основных условий биотехнологии это не будет негативным образом сказываться на функционировании экосистемы акватории, поскольку перемещения глубинных и придонных водных масс способствуют удалению отсюда продуктов жизнедеятельности культивируемых моллюсков, а попадающая на грунт часть фекалий будет

утилизирована донной фауной. Однако при чрезмерной нагрузке акваторий и (или) при неправильной эксплуатации хозяйств (несвоевременный сбор товарной продукции, что приводит к масовому осыпанию мидий с субстратов в критический период, значительное уменьшение водообмена и др.), могут возникнуть уже негативные ситуации, особенно на грунте под мидиевыми хозяйствами, способные вызвать заморные явления с соответствующими последствиями, что, собственно, и отмечалось в той же бухте Никольской (Чивилев, Миничев, 1992).

Большое значение имеют исследования по характеру влияния функционирующих мидиевых хозяйств на различных представителей биоты. Это влияние будет иметь место и в условиях оптимального режима культивирования, и необходимо определить его характер прежде всего на жизнедеятельности культивируемых моллюсков. С целью определения влияния уже функционирующих мидиевых хозяйств на оседание и рост вновь осевшей молодежи мидий в последующие годы в этих же акваториях в 1985–1986 гг были выполнены специальные исследования. Суть их заключалась в следующем. Искусственные субстраты для оседания молодежи генерации конкретного года выставлялись в двух местах – на уже существующем мидиевом хозяйстве и в контрольной точке, расположенной хотя и вблизи от этого мидиевого хозяйства, но не испытывающей влияния вод, проходящих через него. Работы выполнялись в районе бухты Кривозерской (пролив, мыс Картеш), водообмен которой достаточно подробно разбирался нами выше. Приводимые ниже результаты экспериментов относятся к 1985 г

За 10 дней до начала изучения динамики оседания личинок мидий соответствующие субстраты, предварительно помещенные в садки из мельничного газа, устанавливались в местах наблюдений. Такая процедура постановки предотвращала оседание педивелигеров мидий до начала наблюдений и вместе с тем не препятствовала образованию на субстратах пленки из представителей микрофитобентоса. В начале исследований этот защитный протектор удалялся с субстратов.

С 1 по 10 августа 1985 г. плотность поселения молодежи мидий на искусственных субстратах возрастала как в контрольной точке, так и на мидиевом хозяйстве. Невзирая на естественные колебания в характере оседания, можно заключить, что в этот период различия в плотности поселения молодежи мидий на субстратах, в общем, незначительные.

К 10 августа плотность поселения моллюсков в обоих случаях составляла 20 тыс. экз./м<sup>2</sup> (рис. 9). В дальнейшем плотность поселения мидий на субстратах, установленных на мидиевом хозяйстве, стала снижаться, и к 14 августа ее величины составили около 8 тыс. экз./м<sup>2</sup>. По всей вероятности, тенденция снижения плотности в этом месте сохранилась и в последующий период, так как к 10 сентября было отмечено уже 3 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Напротив, плотность поселения мидий в контрольной точке продолжала, хотя и неравномерно, возрастать, достигнув к 14 августа величины 30 тыс., а к 10 сентября – 80 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Можно считать, что, начиная с 11 августа, оба исследуемых места достоверно отличались по величине

не плотности поселения молоди мидий на искусственных субстратах. Во время этих работ большая часть личинок мидий в планктоне имела размеры в среднем около 300 мкм, т. е. в основном эти личинки были уже готовы к оседанию на подходящий субстрат. Анализ размерной структуры осевшей на субстраты молоди мидий показал, что в контрольной точке к 14 августа средний размер особей составлял 600 мкм, в то время как на хозяйстве — 470–500 мкм.

К 14 августа плотность поселения молоди мидий на субстратах за 6 дней их экспонирования достигла 300 тыс. экз./м<sup>2</sup> в контрольной точке и только 35 тыс. экз./м<sup>2</sup> — на мидиевом хозяйстве. При дальнейшей экспозиции плотность поселения моллюсков снижалась и на 7 сентября составляла 9.6 тыс. экз./м<sup>2</sup> в контрольной точке и 7.1 тыс. экз./м<sup>2</sup> на мидиевом хозяйстве. Средние размеры молоди мидий к 5 сентября на рассматриваемых горизонтах 0.5, 1 и 2.5 м в контрольной точке составляли соответственно 1690, 1600 и 1400 мкм, в то время как на всех трех горизонтах субстратов, находящихся на мидиевом хозяйстве, — около 700 мкм.

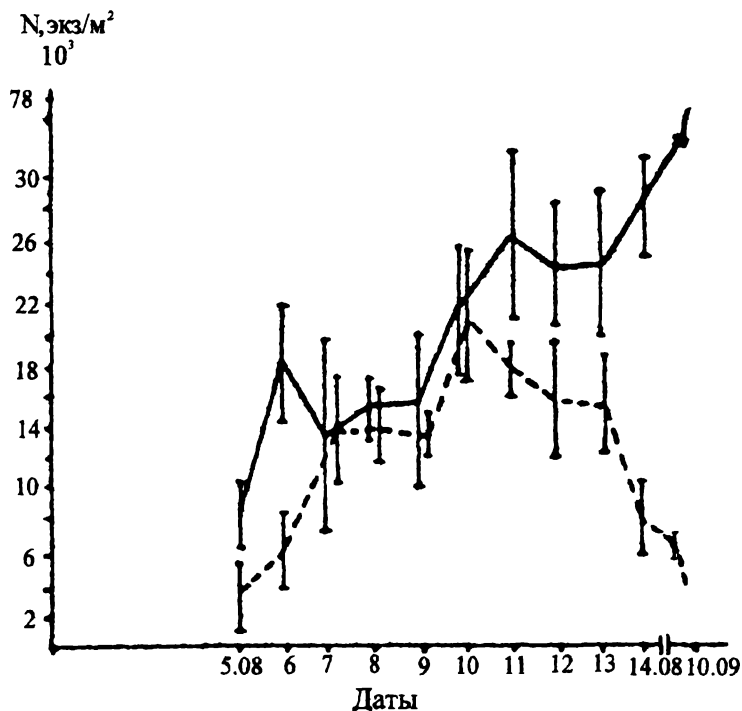


Рис. 9. Динамика плотности поселения молоди мидий на искусственных субстратах мидиевого хозяйства и в контрольной точке.

Сплошная линия — контроль; пунктирная — хозяйство. Указаны доверительные интервалы ( $p = 0.05$ )

Полученные результаты свидетельствуют о неодинаковом характере оседания и роста молодежи мидий на искусственных субстратах, выставленных на акватории, подверженной влиянию вод (течений) уже функционирующего мидиевого хозяйства и вне его. Как мы уже отмечали, миграция недавно осевшей на субстраты молодежи мидий — довольно хорошо известное явление. Какими бы причинами ни объяснялось это явление, в любом случае оно связано с активным поиском молодью мидий наилучших условий для своего дальнейшего существования. В наших экспериментах также имело место активное открепление оседающих на субстраты особей, но причины этого открепления различны и зависят от места расположения искусственных субстратов. Так, сначала и в том, и в другом месте наблюдалось интенсивное оседание личинок и рост молодежи, однако с определенного момента (в рассмотренном случае — с 10 августа) плотность поселения молодежи мидий на вновь выставленных субстратах в местах, подверженных влиянию вод, проходящих через уже существующее хозяйство, снижается, а размеры молодежи не превышают 600 мкм. Отметим, что снижение плотности на постоянно экспонируемых субстратах в этом месте не связано с «нехваткой» в планктоне готовых к оседанию личинок, что показано при изучении проб планктона в это время, а также при учете молодежи на субстратах суточной экспозиции, устанавливаемых в этом же самом месте. Здесь оседание происходит примерно в том же темпе, какой отмечался при оседании молодежи на субстраты хозяйства в сезон его постановки (т. е. в 1983 г.). Дело в том, что здесь, на акватории действующего мидиевого хозяйства, вновь оседающие на субстрат мидии, достигнув (подчеркнем) определенного размера, открепляются и переходят к «вторично-плавающему» образу жизни. Процесс открепления особей с субстратов здесь преобладает над их оседанием, а последнее в этом месте, на первоначально заселенных субстратах, идет гораздо менее интенсивно, чем в контрольной точке, о чем свидетельствуют данные по общей плотности поселения мидий. Таким образом, массовая миграция первоначально осевшей молодежи при достижении ими определенных размеров свидетельствует о неблагоприятных условиях для дальнейшего их развития в этом месте. В контрольной точке также имеет место процесс открепления оседающей молодежи, но, во-первых, он не столь интенсивен, и, во-вторых (что самое важное) первоначально осевшие особи продолжают расти, а открепляются в основном оседающие позднее.

Такое различие в характере оседания и роста молодежи мидий в рассматриваемых местах мы в большей степени склонны объяснять влиянием метаболитов взрослых моллюсков уже функционирующего мидиевого хозяйства (яркий пример проявления биотических информационных связей). Естественно, что не исключается и воздействие ряда других стрессовых факторов (сильное волнение, локальное распреснение и т. п.), на которые молодежь мидий реагирует быстрым откреплением от субстрата (Лучникова, Ведерников, 1985; Максимович, Ведерников, 1986), но в данном случае в практически идентичных (кроме влияния мидиевого хозяйства) условиях эти факторы должны действовать с одинаковой силой и в том, и в другом месте.

Оценивая возможные пути влияния марикультуры мидий на окружающую среду, следует выделить несколько основных моментов: во-первых — это изменение гидрологического режима акватории, занятой хозяйством; во-вторых — поступление на грунт как под самим хозяйством, так и возле него большого количества органики в виде фекалий и псевдофекалий, а также части мидий в результате их осыпания с субстратов, особенно во время критического периода; и,

законец, в-третьих образование в данной акватории специфической «биохимической» среды, благодаря РОВ метаболитов моллюсков.

При небольших масштабах марикультуры, в экспериментальных условиях, влияние всех этих факторов проявляется в меньшей степени. При более крупных масштабах, в зависимости от конкретной ситуации, оно может быть как положительное, так и отрицательное. Здесь можно постулировать следующее положение – при возрастании масштабов культивирования возрастает и опасность негативных последствий для окружающей среды. Видимые проявления такой опасности (изменение гидрологического режима акватории, образование заморных зон и изменения в донных биоценозах на грунте под хозяйствами и др.) происходят, на наш взгляд, на фоне изменения процессов регуляции в экосистемах.

РОВ в составе метаболитов мидий, содержащие биологически активные вещества, как раз и могут выступать в качестве элементов регуляторной химической коммуникации, действующих в данной экосистеме и оказывающих регуляторное влияние на многие стороны жизнедеятельности организмов. В настоящее время имеется уже довольно много работ о специфической регуляции биологически активными веществами (входящими в состав метаболитов) многих аспектов жизненного цикла различных представителей морской биоты (Burke, 1984; Morse, 1990; Poulet, Martin-Jezequel, 1983, и др.). Так, оседание на субстраты личинок ряда беспозвоночных гидробионтов регулируется и управляется специфическими химическими веществами, выделяемыми организмами в местах обитания (Crisp, Meadows, 1962; Gabbot, Larman, 1971; Kasyanov, Kulikova, 1975). Бактериально-водорослевая пленка, развивающаяся на искусственных субстратах, является фактором, стимулирующим оседание и метаморфоз личинок посредством метаболитов организмов, образующих эту пленку. Показано, что гамма-аминомасляная кислота является естественным индуктором оседания и метаморфоза личинок *Haliotis rufescens*. Этот индуктор содержится в коралловых водорослях *Lithothamnion* sp. и *Lithophyllum* sp. (Morse et al., 1979). Имеются также данные и о зависимости оседания личинок от качественного состава бактериально-водорослевой пленки (Meadows, Williams, 1963). Так, если в обрастательную пленку входят диатомовые водоросли рода *Navicula*, то личинки полихеты *Spirorbis borealis* охотнее оседают именно на нее, чем на пленку, содержащую, например, зеленую одноклеточную водоросль *Dunaliella galbana*. Показано, что пленка, образованная бактерией *Pseudomonas marina*, более «привлекательна» для оседания личинок полихеты *Janua brasiliensis*, чем пленка диатомовой водоросли *Nitzschia* sp. (Kirchman, Gracham, 1982). Эти же авторы показали, что пленка, образованная в результате 7-дневной экспозиции субстрата, более эффективна в плане оседания личинок полихет, чем пленка, образовавшаяся в течение одних суток. В обзоре Серавина и др. (1985) приводятся подробные данные о влиянии бактериально-водорослевой пленки на оседание личинок различных животных и делается вывод об активной роли этой пленки в оседании многих (если не большинства) морских организмов-обрастателей.

Все вышеприведенные данные, на наш взгляд, свидетельствуют о том, что в экосистемах существует тонкая регуляция, основанная на общих принципах химической регуляторной коммуникации в соответствующих информационных связях (Кулаковский, 1988), и, анализируя влияние мидиевой марикультуры на окружающую среду, этому вопросу необходимо уделять особо пристальное внимание.

## Г Л А В А 10. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты и обобщенный опыт всей предыдущей работы по культивированию мидий позволяют нам сделать ряд общих заключений в связи не только со становлением марикультуры мидий в Белом море, но и ее дальнейшей перспективой.

По ряду обстоятельств среди морей России именно на Белом море, как это может показаться ни парадоксально, достигнуты довольно существенные успехи в этом отношении. Тем не менее, еще преждевременно говорить о том, что промышленная марикультура мидий приобрела здесь необратимый и стабильный характер. Об этом свидетельствует ее развитие в других, более благоприятных по климатическим условиям для культивирования морях России, где, как уже отмечалось, подобные работы велись задолго до наших. Об этом же свидетельствует и ситуация на Белом море.

Вкратце общее состояние дел по марикультуре мидий в нашей стране можно охарактеризовать следующим образом – научные разработки по марикультуре есть, экспериментальные успехи по культивированию есть, инструкции (как надо выращивать) тоже есть, а стабильной промышленной марикультуры – нет. В чем же причина такого положения?

Исходя из самого определения марикультуры, рассмотрим научную, организационную и промышленную ее стороны. Естественно, большее внимание мы уделим научной стороне, которая и была предметом настоящей работы, однако в отрыве от других составляющих она не может выполнить своей (подчеркнем) основной роли в становлении и развитии этой отрасли хозяйственной деятельности на море.

Научное обоснование и биотехнология для создания будущих промышленных хозяйств на первоначальном этапе исследований (и это естественно) вытекает сугубо из экспериментальных работ. Как правило, эксперименты осуществляются на значительной по площади акватории при ее мизерной нагрузке. В процессе экспериментальных работ все операции, связанные с эксплуатацией такого опытного хозяйства (собственно, его нельзя и назвать хозяйством, так как это обычно всего лишь несколько установок из подручных средств с небольшим количеством искусственных субстратов), осуществляются самими научными сотрудниками. Естественно, что в этом случае все работы осуществляются вручную, и буквально каждый отдельный субстрат с мидиями находится под постоянным контролем научных работников, которые в зависимости от ситуации могут оперативно перемещать эти субстраты, очищать их от морских звезд и неблагоприятного обрастания микроводорослями и т. п., т. е. постоянно следить за условиями культивирования, достигая оптимального темпа роста мидий. Полученные в этих экспериментах данные, относящиеся главным образом к темпу роста моллюсков,

практически всегда впечатляюще и многообещающе. Собственно, они-то и являются основой привлечения внимания представителей промышленности для их возможного последующего использованию в широкой практике. К сожалению, порой интерпретация этих экспериментальных (главным образом научных) данных осуществляется в плане их возможного использования путем чисто арифметических построений. Например, если с одного искусственного субстрата в конце цикла выращивания можно получить, скажем, 30 кг товарных мидий, то, если выставить сто тысяч таких субстратов, получим уже 3 тыс. т, а если выставить еще больше субстратов, то совсем много. Такие цифры впечатляют и становятся своего рода ориентиром, поскольку промышленность, что также совершенно естественно, заинтересована в скорейшем получении как можно большего количества ценной продукции при минимальных затратах на ее получение. Для этого с промышленной точки зрения лучше всего в одной какой-то акватории разместить как можно больше мидиевых хозяйств, чтобы снизить затраты на их организацию и эксплуатацию в разных, удаленных друг от друга акваториях.

При принятии решения по созданию промышленных мидиевых хозяйств для их организации необходимо соответствующее (прежде всего биологическое) обоснование, которое и составляется в основном представителями науки, разработавшими, скорее, не биотехнологию как таковую, а приемы культивирования в эксперименте. Именно здесь и кроются, на наш взгляд, первые серьезные трудности в развитии промышленной марикультуры, которые в дальнейшем могут даже свести «на нет» все усилия в этой области. Дело в том (и это показано нами выше), что постановка промышленного хозяйства будет означать, прежде всего, уже неизмеримо большую нагрузку на ту же самую акваторию, где осуществлялся эксперимент. При этом необходимо также иметь в виду, что все операции по постановке и, главное, последующей эксплуатации вновь организуемых крупных хозяйств будут осуществляться персоналом, не достаточно подготовленным для работы в области марикультуры, а, порой, и не заинтересованным в ней.

При промышленном масштабе марикультуры невозможно сохранить все исходные параметры окружающей среды (прежде всего водообмен) в этой акватории, которые имели место в эксперименте, поэтому простое перенесение данных, непосредственно полученных в эксперименте, в обоснование для промышленного объема культивирования в большинстве случаев может привести к негативным результатам, поскольку совершенно не учитывается складывающаяся качественно иная ситуация в той же самой акватории.

Таким образом, исходя из своих интересов промышленность — за организацию крупных («гигантских») хозяйств, с выходом продукции в тысячи или даже десятки тысяч тонн, поскольку меньшие объемы для нее просто нерентабельны. Однако организация таких хозяйств сопряжена с большими разносторонними трудностями и, прежде всего, с неизбежными изменениями, а порой и резкими нарушениями «биотехнологии», той самой, которая в большинстве случаев вытекает сугубо из эксперимента. Как правило, организация (вслед за экспериментальным этапом) сразу крупных хозяйств, тем более в период становления марикультуры, приводит к негативным последствиям. Получается так, что затрачиваются огромные средства, но очень часто результаты, к сожалению, не только не оправды-

вают затрат, но и вызывают резко негативные последствия для экосистемы акваторий. Все это может вызвать недоверие к рекомендациям ученых и вообще к марикультуре как новой (для нашей страны в целом, а для Севера – в особенности) отрасли хозяйства. Далее, организуя и эксплуатируя свои хозяйства промышленность (крупные ее подразделения) решает практически все вопросы, связанные с марикультурой, включая финансирование тех или иных научно-исследовательских работ по своим заказам. Порой эти заказы на исследования (не согласованные с представителями науки, осуществившими разработку первого этапа культивирования) не адекватны задачам марикультуры, поэтому нередки случаи, когда результаты таких исследований просто не находят своего применения.

Но самое негативное, на наш взгляд, явление этого этапа становления промышленной марикультуры заключается в том, что возникает и увеличивается разрыв между фундаментальными научными исследованиями (без которых любая марикультура в перспективе немыслима) и практической деятельностью. Кажущаяся легкость процесса культивирования может создать у производителей впечатление о возможности осуществления (без предварительной консультации с «наукой») тех или иных биотехнологических новшеств, порой не совместимых с биологией объекта культивирования. Такие несогласованные новшества также могут вызвать впоследствии крайне негативный эффект.

Необходимым этапом получения базы данных для промышленной марикультуры при ее становлении является, вслед за экспериментом, осуществление широкого комплекса океанографических и биологических исследований в условиях уже опытно-промышленного культивирования. Главные задачи исследований этого этапа – воспроизвести результаты экспериментальных исследований в масштабах марикультуры, приближающихся к промышленным, разработать соответствующую биотехнологию и оценить влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду. Основываясь уже на этих результатах, следует определить масштабность будущих промышленных хозяйств в конкретных акваториях при условии получения товарной продукции, сопоставимой с экспериментальными масштабами культивирования. На этом же этапе работ вместе с представителями науки обязательно должны работать и производители, которые в дальнейшем и будут эксплуатировать промышленные хозяйства. Такая совместная работа является необходимым условием для предотвращения грубых ошибок при использовании разработанной биотехнологии в процессе промышленной эксплуатации хозяйств. В этой связи необходимо иметь в виду также важность специальной подготовки научно-исследовательских кадров в области марикультуры. К сожалению, до сих пор у нас в стране этому вопросу уделяется крайне мало внимания, а между тем его положительное решение в значительной степени и будет определять перспективу промышленной мидиевой марикультуры. Весь опыт нашей работы свидетельствует о настоятельной необходимости решения этого вопроса, тем более что здесь нет особых затруднений. ЗИН РАН неоднократно проявлял инициативу в этом отношении и предлагал и научному центру АН Карелии, и университету, и пединституту (г. Петрозаводск) организовать цикл лекций ведущих сотрудников Зоологического института по марикультуре мидий с последующей специализацией студентов и аспирантов (курсовые,

пломные работы, подготовка диссертаций) на мидиевых хозяйствах. Мы считаем подготовку высококвалифицированных кадров из местного населения крайне важным условием развития марикультуры в Карелии и всегда готовы принять участие в этом деле, вно как и в совместных исследованиях со всеми научными подразделениями, заинтересованными в разработке теории марикультуры вообще.

Программа научных исследований на этом этапе работ, естественно, значительно расширяется по сравнению с предыдущими. Не будем перечислять все направления исследований, подчеркнем здесь только одно — чем шире, глубже и целенаправленнее будут изучены разные стороны биологии объекта культивирования и его взаимоотношения со средой обитания в условиях промышленного выращивания, тем с большим оптимизмом можно смотреть в будущее марикультуры.

Таким образом, следует особо подчеркнуть, что только совокупность результатов исследований по культивированию в экспериментальных и опытно-промышленных масштабах может служить отправной точкой при создании биотехнологии промышленного культивирования, которая, естественно, также будет постоянно совершенствоваться по мере развития марикультуры.

Помимо отмеченных основных составляющих марикультуры факторов, нельзя не отметить еще один, и, пожалуй, самый главный — речь идет о чистоте акватории. В настоящее время Белое море можно считать одним из относительно чистых морей России, однако тенденция загрязнения моря нарастает. Все усилия по развитию марикультуры могут быть напрасными, если не будут приниматься на общегосударственном (региональном) уровне целенаправленные меры по сохранению (и улучшению) экологической ситуации моря в целом.

Выполненные нами исследования показали принципиальную возможность и реальность промышленной марикультуры мидий в южных арктического моря. В этом и была главная цель настоящей работы. В дальнейшем при развитии промышленной марикультуры необходимо для каждой предварительно выбранной акватории, соответствующей целям культивирования мидий, осуществить комплекс специальных целенаправленных исследований, позволяющих не только рассчитать величины нагрузок на данную акваторию, выход товарной продукции, но и прогнозировать возможные последствия влияния марикультуры на окружающую среду в целом. Здесь крайне важно подчеркнуть, что в любом случае проведению конкретных крупномасштабных хозяйственных мероприятий обязательно должны предшествовать продукционно-гидробиологические исследования, и только на их основе эти мероприятия должны планироваться и проводиться (Алимов, 1989).

Уже на первых этапах наших работ в условиях опытно-промышленного культивирования со всей очевидностью проявился важнейший принцип марикультуры — неукоснительное соблюдение требований биотехнологии, вытекающих из предыдущих научно-исследовательских разработок. Естественно, что и они могут быть совершенными, что проявится в последующем, но каждый этап должен быть завершен на основании уже имеющихся разработок, анализирован, и только после этого можно будет вносить те или иные коррективы в обоснование следующего этапа. В противном

случае может сложиться такая же ситуация, какая имеет место и на Белом море. Дело в том, что все ныне существующие здесь промышленные мидиевые хозяйства не соответствуют (в большей или меньшей степени) исходным требованиям разработанной биотехнологии культивирования. Напомним, что эта биотехнология включала в себя результаты многолетних исследований экспериментального и опытно-промышленного этапов. Такое несоответствие в значительной степени и является причиной того, что в условиях промышленного культивирования не удается (пока) получать те величины товарной продукции, которые получены в опытно-промышленном варианте. Так, сбор урожая с первого опытно-промышленного хозяйства (также поставленного и эксплуатировавшегося с существенными нарушениями) позволил нам определить «выход» товарной продукции до 300 т мидии за 4 года выращивания с 1 га водной поверхности. Последующие работы показали, что время культивирования (для получения сырья в пищевых целях) можно сократить на один год в зависимости от конкретного района размещения мидиевых хозяйств. Рекомендованная величина выхода продукции — это тот ориентир, который реально достижим и при промышленном масштабе культивирования, но при одном обязательном условии — соблюдении биотехнологии.

Есть еще один существенный негативный аспект, препятствующий поступательному развитию промышленного культивирования мидий, и это относится уже к результатам различных научных исследований, выполняемых на существующих хозяйствах. Как было отмечено во введении, марикультура представляет собой широкое поле деятельности для исследователей различных биологических дисциплин. Сейчас многие исследователи из разных научных учреждений осуществляют те или иные разнообразные работы на имеющихся мидиевых хозяйствах, и это хорошо. Плохо только то, что они недостаточно знакомы как с основами марикультуры вообще, с особенностями марикультуры мидий на Белом море в частности, так и с историей создания и эксплуатации конкретно изучаемого ими хозяйства, поэтому часто выводы этих исследований, предназначенные по замыслу для внесения вклада в дальнейшее развитие марикультуры, не вполне корректны. Не вдаваясь в детали, отметим здесь, что такие исследования, осуществляемые на находящихся в крайне угнетенном состоянии мидиевых хозяйствах, представляют ценность для марикультуры (причем большую) в том отношении, что они показывают характер изменений в функционировании поселения культивируемых мидий, всего сообщества обрастания при нарушении биотехнологии. Другими словами, главным выводом этих работ является констатация (и прогноз) ситуации, которая может произойти (и происходит) при нарушении биотехнологии, но ни в коем случае нельзя рассматривать полученные результаты исследований на таких, находящихся в крайне угнетенном состоянии, хозяйствах как норму их функционирования.

Здесь следует специально отметить, что разработанную нами биотехнологию культивирования мидий ни в коем случае нельзя рассматривать как универсальную (и тем более обязательную) для использования во всех районах Белого моря. Еще раз подчеркнем, что это был только вариант для конкретной акватории в самом начале работ по биологическому обоснованию марикультуры мидий. Мы считаем, что при сохранении ее основных принципиальных

положений (выбор места, оценка величины нагрузки на данную акваторию, время постановки искусственных субстратов и их размещение по акватории в зависимости от водообмена, сбор урожая в зависимости от времени наступления критического периода и др.) для каждой конкретной акватории могут и должны быть те или иные модификации биотехнологии, способствующие оптимизации марикультуры.

Опыт нашей совместной работы с промышленностью показал, что при промышленной марикультуре необходимо искать разумные компромиссы между биотехнологией объекта культивирования и экономической эффективностью хозяйств. Так, при промышленной марикультуре оказалось практически невозможно (по крайней мере, в настоящее время) осуществлять перевод субстратов из летнего в зимнее положение и наоборот, что можно сделать в эксперименте, поэтому в дальнейших работах при постановке новых промышленных хозяйств было принято решение изначально заглублять искусственные субстраты на 1–1.5 м от поверхности носителей, и в таком положении оставлять их в течение всего цикла культивирования. В этом случае отпадает крайне трудоемкая и дорогостоящая операция дважды в год (ранней весной и поздней осенью) перемещать огромное количество искусственных субстратов. В то же время такое заглубление субстратов и нахождение их постоянно в данном положении за все время цикла выращивания обеспечивает защиту культивируемых мидий как от ледовых воздействий (вмерзания) в зимний период, так и от морской звезды. Поскольку большинство акваторий, потенциально пригодных для размещения мидиевых хозяйств, локализованы в прибрежных «эстуарных» районах моря, то, как зимой, так и в летне-осенний период (во время сильных ветров) будут создаваться условия, способствующие удалению с искусственных субстратов морских звезд в результате значительного распреснения слоев воды, занимаемых субстратами. И хотя самый поверхностный, наиболее благоприятный для роста мидий в летнее время слой воды в этом случае будет не использован, такая биотехнология культивирования на данном этапе развития марикультуры на Белом море может считаться наиболее эффективной с экономической точки зрения.

Еще раз специально подчеркнем, что каждая конкретная акватория требует и конкретного подхода к ее эксплуатации в плане марикультуры. Так, в ряде акваторий возможно использование искусственных субстратов иной длины, чем 3 м. То же касается и нормативов установки носителей и искусственных субстратов (расстояния между ними). Даже в одной и той же акватории в зависимости от места организации хозяйств эти параметры могут варьировать. Иными словами, имеется много путей оптимизации промышленной марикультуры, и эти пути нужно, безусловно, искать и использовать, что и имеет место при конкретных работах на конкретных мидиевых хозяйствах (Садыхова и др., 1992). Однако во всех случаях необходимо соблюдать основные принципы культивирования, которые вытекают из биологических особенностей существования мидий в условиях Белого моря.

С самого начала работ мы постоянно подчеркивали, что для поступательного развития марикультуры мидий необходимо соблюдение условий биотехнологии. Даже несоблюдение одного какого-то отдельного ее положения может вызвать цепную реакцию, в

конечном счете, негативно сказывающуюся на результате. Обычно же при промышленном культивировании происходит нарушение сразу нескольких положений биотехнологии (время выставления искусственных субстратов, их расположение в нужном слое воды, характер размещения элементов хозяйства на данной акватории, время сбора урожая и т. п.). Естественно, что все это на первоначальном этапе становления новой отрасли хозяйства – до некоторой степени неизбежные моменты, которые нужно, тем не менее, преодолевать в последующих работах, однако ни в коем случае нельзя допускать, чтобы подобные нарушения биотехнологии становились «нормой».

Мы неоднократно подробно останавливались на всех этих вопросах (включая и аспекты обслуживания мидиевых хозяйств) с конкретными предложениями преодоления объективных трудностей первоначального этапа развития марикультуры и надеемся на реализацию наших предложений в обозримом будущем (Кулаковский, Кунин, 1982; Скарлато, Кулаковский, 1990; Кулаковский, Миничев, 1992).

Одним из главных положений биологического обоснования марикультуры мидий является оценка ее влияния на окружающую среду, их взаимовлияния. Исследование этих важнейших вопросов требует привлечения основных положений рассмотренной выше концепции информационной связи и связанно с изучением регуляторных процессов в экосистемах. В принципе, это направление охватывает весь комплекс вопросов марикультуры, часть из которых рассмотрена нами в настоящей работе. Для Белого моря данное положение имеет первостепенное значение. Здесь как ни в каком другом водоеме особую значимость имеет реальный подход к возможностям марикультуры. Даже для более благоприятных в этом отношении акваторий видные экологи современности отмечают опасность негативного влияния на окружающую среду в результате «чрезмерного» развития марикультуры (Кинне, 1983).

Какова же должна быть стратегия мидиевой марикультуры в Белом море? Наиболее рациональным (с экологической и экономической точек зрения) способом ведения здесь марикультуры является организация многих, но относительно небольших по размеру хозяйств, размещенных на достаточном удалении друг от друга. Условия прибрежной зоны Белого моря, особенно Кандалакшского залива, исторически обусловленный и еще сохранившийся характер экономических взаимоотношений местного населения предопределяют осуществлять именно такой путь развития здесь мидиевой марикультуры. Собственно, и мировая практика выращивания мидий основана главным образом на использовании небольших фермерских хозяйств, задача которых состоит в выращивании и сборе товарной продукции. Дальнейшие операции – ее транспортировка, переработка и реализация – являются задачей уже других служб. Такие небольшие хозяйства (фермы) будут и экологически наиболее адекватны условиям Белого моря.

Мы уже упоминали, что небольшие хозяйства оказывают стимулирующее воздействие на биоту окружающей среды. Так, в бухте Круглой марикультура мидий явилась основной причиной резкого повышения (в течение 10 лет существования здесь экспериментальных хозяйств) всех биоэнергетических характеристик биоценозов за счет организмов разных трофических уровней, в том числе (в существенной мере) за счет водорослей и детритофагов.

Стимуляция развития планктонных и многих донных животных и водорослей происходит главным образом за счет потоков веществ, выделяемых мидиями в окружающую среду (Голиков, Скарлато, 1979). Такой «избыток» дополнительных потоков веществ в результате жизнедеятельности культивируемых мидий можно использовать путем организации би- и поликультуры в данной акватории. Эксперименты по совместному культивированию мидии и ламинарии (*Laminaria saccharina*) показали, что темп роста ламинарии в бикультуре на протяжении всего эксперимента (с 14 июня по 6 октября 1979 г.) оставался на более высоком уровне, чем в контроле (Макаров, Кулаковский, 1982).

В процессе функционирования хозяйств с искусственных субстратов практически всегда происходит осыпание на грунт некоторой части моллюсков. Во время выявленного нами критического периода это осыпание приобретает катастрофический характер. Следовательно, сбор урожая необходимо осуществлять до наступления этого периода или же предусмотреть меры по сбору осыпающихся моллюсков. В противном случае, с одной стороны, значительно снижается общий выход товарной продукции с хозяйства, а с другой, происходит скопление осыпавшихся мидий на грунте под самим хозяйством. Если хозяйство размещено в таком месте, где глубина под ним более 20 м, то оказавшиеся на грунте моллюски могут погибнуть в результате несоответствия данных условий среды обитания (холодные глубинные воды с илистыми грунтами) их экологии. Разложение больших масс опавших с субстратов моллюсков может оказать негативное влияние на фауну данной акватории, и, прежде всего это коснется донных биоценозов. Здесь также по возможности следует использовать принцип поликультуры, поскольку он «подсказан» самой природой. Так, мы заметили, что в акватории размещения мидиевого хозяйства в весенне-летний сезон на грунте под ним всегда имеются скопления ценной промысловой рыбы зубатки (*Anarhichas lupus* L), для которой мидия – излюбленный объект питания. Имеющиеся в настоящее время разработки искусственного воспроизводства зубатки и получения большого количества ее молоди (Павлов, Новиков, 1992) позволяют практически решать вопросы совмещения пастбищного выращивания этой рыбы (возможно, и пятнистой зубатки – *A. minor*) с культивированием мидий. Мы считаем, что ведение поликультурных хозяйств не только способствует снижению возможных негативных последствий мидиевой мариккультуры на среду, но позволяет, в принципе, использовать одну и ту же акваторию для получения различных морепродуктов.

Скопление на грунте под хозяйством осыпающихся (по тем или иным причинам) с искусственных субстратов мидий вызывает и скопление здесь не только зубатки, но и морских звезд. Попасть на субстраты они не могут, но, тем не менее, их массовое присутствие на грунте под культивируемыми мидиями в ряде случаев (когда глубины места постановки хозяйства небольшие) оказывает негативное влияние на темпы роста моллюсков. Специально выполненные исследования (Кулаковский, Лезин, 1999) показали, что морские звезды, находящиеся вблизи мидий (при отсутствии непосредственного физического контакта), угнетающе действуют на рост мидий. Здесь наглядно проявляется принцип информационной связи при

биотической информации. Моллюски получают информацию (метаболиты хищника) о его присутствии посредством канала передачи (потоков воды) и изменяют характер своего метаболизма (его понижение), направленный на защитную реакцию. Она заключается в как можно меньшем поступлении в воду продуктов метаболизма мидий, являющихся в свою очередь важным информационным сигналом для хищников. Понижение же метаболизма приводит к существенному замедлению темпов роста мидий. Это отчетливо проявляется на моллюсках, занимающих нижнюю часть искусственных субстратов. При фермерском характере ведения марикультуры, можно успешно решить вопрос по сбору и реализации морских звезд в акватории мидиевых хозяйств, повышая при этом их эффективность.

Наши исследования закономерности формирования сообщества обрастания на искусственных субстратах, а также особенности личиночного развития мидий и их оседания на субстраты позволяют в каждом конкретном случае определять время выставления искусственных субстратов при организации мидиевых хозяйств и осуществлять контроль за состоянием развития мидиевого поселения в процессе функционирования этих хозяйств. Полученные данные по плотности поселения и биомассе моллюсков на искусственных субстратах, параметрам их жизнедеятельности, наличию соответствующего корма, характеру водообмена и др. позволяют ориентировочно производить предварительный расчет мощности хозяйств на конкретных акваториях. В акватории, где предполагается разместить мидиевое хозяйство, необходимо предварительно определить исходные параметры ее водообмена и размещать элементы хозяйства на ней таким образом, чтобы они исходно, с самого начала постановки и в процессе функционирования хозяйства, существенно его не нарушали.

Принцип оценки величины нагрузки на конкретные акватории проиллюстрируем двумя примерами. Так, объем воды, занимаемый опытно-промышленным хозяйством возле мыса Картеш (Пролив) составляет 30 000 м<sup>3</sup> (1 га водной поверхности при длине субстратов 3 м). В поверхностном слое воды в летний сезон среднее содержание sestона, используемого мидиями в качестве пищи, составляет в энергетическом эквиваленте 3 ккал/м<sup>3</sup>. Таким образом, общее количество пищи, имеющееся одновременно на хозяйстве, составляет 90 000 ккал. При среднесуточной скорости течения 2 см/с объем воды на хозяйстве сменится 17 раз за сутки. Следовательно, количество доступной мидиям пищи будет составлять 1.53 млн. ккал.

Среднесуточный рацион всех мидий, имеющих на искусственных субстратах хозяйства в летний период, составляет 1.2–1.4 млн. ккал, т. е. в данном случае количество поступающей пищи достаточно для обеспечения жизнедеятельности имеющихся на хозяйстве моллюсков. Напомним, что рассматриваемая акватория хозяйства расположена в небольшой бухте, в проливе, и имеет хороший водообмен. Для больших бухт (в целом) абсолютные величины водообмена будут менее значимы. Примером может быть бухта Никольская, где расположены несколько промышленных хозяйств. Площадь ее акватории – 2.2 млн. м<sup>2</sup>, средняя глубина составляет 11 м, общий объем около 25 млн. м<sup>3</sup>. Смена объема воды всей бухты происходит за 5 суток. В 1988 г. в этой бухте поставлено мидиевое хозяйство общей площадью 3.3 га. На одном гектаре

размещалось 8 тыс. искусственных субстратов. В августе 1990 г на хозяйстве находилось 56 млн. мидий средним размером 35 мм. Поверхностный 3-метровый слой бухты занимает 6.6 млн. м<sup>3</sup>. В этом слое одновременно содержится 19.8 млн. ккал сестона. Предварительно выполненные исследования по определению рациона мидий (Александров и др., 1987) позволили рассчитать, что каждая такая мидия в данный год потребляла в сутки 41.3 ккал пищи. Соответственно всеми мидиями хозяйства потреблялось 2.3 млн. ккал. Каждые сутки в бухту в результате водообмена в поверхностный 3-метровый слой поступает 4 млн. ккал сестона. Таким образом, в слое воды, занимаемом мидиями хозяйства, каждые сутки в летнее время имеется 24 млн. ккал пищи. Из этого количества культивируемые мидии будут потреблять (напомним) 2.3 млн. ккал. Следовательно, в данной бухте нахождение рассматриваемого хозяйства не отразится существенным образом на «пищевых» ресурсах данной акватории, но, исходя из характера водообмена в этом месте (меньшего по сравнению с предыдущим примером), для равномерного обеспечения всех культивируемых мидий достаточными пищевыми ресурсами необходимо и соответственным образом располагать элементы хозяйства.

Приведенные расчеты, отметим, носят приблизительный характер, поскольку здесь не учитывается поступление пищи для мидий за счет турбулентного перемещения водных масс, а также возможного некоторого локального увеличения первичной продукции за счет бактерио- и фитопланктона вследствие выделяемых мидиями РОВ. Тем не менее, при промышленной марикультуре такие предварительные оценки обеспеченности данной акватории пищевыми ресурсами (как для культивируемых мидий, так и для других представителей биоты) являются необходимыми. Здесь еще раз следует особо подчеркнуть, что приводимые расчеты должны соотноситься с величинами исходного водообмена, который (напомним) в процессе функционирования хозяйства не должен существенно нарушаться. В этой связи перспективны работы по созданию математических моделей, позволяющих оценить степень нарушения исходного водообмена в данной акватории во времени (в зависимости от количества искусственных субстратов и характера их расположения, темпов роста моллюсков и др.), включающих в себя возможно большее количество значимых для развития мидиевого поселения параметров (Кулаковский, Крейман, 1984; Зайнуллин, 1992).

С точки зрения фундаментальных научных исследований большой экобиологический интерес представляет вопрос о закономерностях протекания тех или иных процессов в сообществе. Здесь исключительно важную роль имеет изучение регуляторных систем организмов, принципов их функционирования в конкретных условиях. Для понимания регуляторных процессов в сообществах (экосистемах) необходимо исследовать и характер взаимодействия на уровне отдельных организмов. Различным образом влияя друг на друга (системы обратных связей), они определяют функционирование всего сообщества. Собственно, совокупность этих взаимодействий в значительной степени и обуславливает эмергентные свойства сообщества в целом.

Мы уже отмечали влияние функционирующего хозяйства на оседание и рост молодежи мидий последующих генераций. Такое угнетающее влияние взрослых особей на молодежь особенно важно

учитывать при промышленной марикультуре. Так, площадь акватории в ряде случаев позволяет размещать здесь несколько хозяйств. Лучше всего создавать эти хозяйства одновременно, т. е. в один и тот же сезон. Если же создавать хозяйства поочередно, в разные годы, то нужно предусмотреть такое размещение каждого последующего хозяйства, чтобы ток воды от уже функционирующих не «проходил» через вновь организуемое. В противном случае созданные позже хозяйства будут малоэффективными в результате угнетающего воздействия метаболитов взрослых мидий, попадающих сюда с током воды от уже существующего хозяйства. Такой конкретный случай имел место в акватории Обориной салмы, когда новое хозяйство, поставленное рядом (50 м) с уже имевшимся, но годом позже, практически оказалось «холостым», т. е. мидий на субстратах почти не было, а сами субстраты сплошь покрылись водорослями. Напомним, что как раз именно в этой акватории темпы роста мидий на первоначально поставленном хозяйстве были выше, чем на хозяйстве у мыса Картеш.

Большое значение для определения стратегии марикультуры мидий на Белом море имеют пути использования продукции с мидиевых хозяйств. Первым коммерческим продуктом, полученным из беломорских мидий, выращенных в условиях промышленной марикультуры, были пищевые консервы. Естественно, что предварительно была проделана большая работа по получению необходимых данных для оценки пригодности использования моллюсков в пищевых целях. Гигиеническая оценка, выполненная в свое время специалистами НИИ гигиены питания РНГЦ Минздрава УССР (Киев), свидетельствует о том, что культивируемая беломорская мидия является ценным пищевым сырьем. Это подтверждено результатами исследований их аминокислотного и жирнокислотного состава, содержания микроэлементов и витаминов. Биологическое тестирование свидетельствует о благоприятном воздействии мидий на показатели белкового и липидного обменов в организме теплокровных животных, функционального состояния ЦНС, печени, почек (Левинтон, 1990; Левинтон и др., 1992). Напомним, что сырьем для пищевых продуктов являются моллюски размером 50 мм, что требует 3–4 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 продукцию в медико-биологических целях.

К настоящему времени в мировой практике уже получено много биологически активных препаратов из различных морских беспозвоночных животных, и исследования в этой области интенсивно продолжаются (Nashimoto, 1979; Colwell, 1984). Большое количество ценных в фармакологическом отношении биологически активных веществ синтезируют моллюски и, в частности, мидии. Во ВНИРО МРХ СССР из мидий (в том числе и из *Mytilus edulis* L. Белого моря) на основе кислотного гидролиза получен высокоактивный лечебно-профилактический продукт МИГИ – К (мидийный гидролизат), используемый для снижения тяжести протекания лучевой болезни. Однако спектр действия и использования этого препарата много шире (что также связано, по нашему мнению, с принципами общеорганизменной регуляторной химической коммуникации). В комплексе

абот по марикультуре мидий на Белом море в Санкт-Петербурге оздано и успешно функционирует государственное унитарное редприятие Гипрорыбфлота «Экос», разработавшее и реализующее ригинальную технологию, позволяющую практически безотходно и с ысокой степенью механизации перерабатывать мидий любого азмера для производства гидролизата и известковой муки, спользуемой в птицеводстве и звероводстве.

Гидролизат беломорской мидии, выращенной в условиях ультивирования, — препарат, полученный из высококачественного, ологически чистого сырья. По химическому составу он близок к ироко используемому в ветеренарии гидролизину Л-103, аминокептиду 2 и гидролизату ЦОЛИПК, превосходя последние по балансированности аминокислотного и микроэлементного состава. идроллизат производится путем солянокислого гидролиза мягких аней мидий с дальнейшей нейтрализацией кислоты щелочью. Это — эмноокрашенная однородная жидкость с характерным грибным пахом и вкусом, плотностью 1.175–1.190, представляющая собой аствор минеральных солей, аминокислот и других биологически стивных веществ. Массовая доля сухих веществ составляет 39–)%, рН от 5 до 5.8. Содержание аминного азота в пределах 0.85–1.20%.

#### **Химический состав МИГИ-К (%)**

Микроэлементы	0.06
Меланоидины	0.06
Липиды	0.07
Аминокислоты, амины	10–15
Хлористый натрий	20–25
Вода	65

#### **Аминокислотный состав МИГИ-К (мг %)**

Лейцин	11.1
Пролин	10.9
Аланин	10.2
Треонин	9.6
Орнитин	0.3
Серин	9.5
Глутаминовая	38.1
Аспарагин	27.6
Лизин	16.6
Аргинин	13.9
Глицин	13.4
Валин	9.2
Изолейцин	8.7
Фенилаланин	8.5
Тирозин	6.5
Метионин	5.0
Гистидин	4.5
Цистин	2.1
ОН-лизин	0.6

## Жирнокислотный состав МИГИ-К (%)

Полиненасыщенные	53
Мононенасыщенные	13
Насыщенные	20
Неидентифицированные	14

По результатам совместных исследований предприятия «Экос» и ВНИИЭМ им. Пастера (Санкт-Петербург) гидролизат из мидий Белого моря соответствует ТУ 15-1036-89 на гидролизат из мидий пищевой. Гидролизат из мидий был испытан на предмет изучения специфической антивирусной активности (на модели вируса гриппа) в НИИЭМ им. Пастера. Основанием к проведению исследований в этом направлении послужили данные по химическому составу препарата, в частности полученные в институте биохимии им. Баха РАН (Москва).

В МИГИ-К выявлено наличие пептидов (от ди- до гекса), которые находятся в комплексе с меланоидами. Показано присутствие такого дипептида, как картозин, состоящего из гистидина и альфа-аланина. Известно, что этот дипептид обладает антиоксидантным и иммуномодулирующими свойствами.

Можно предположить, что антивирусное действие препарата обусловлено присутствием в нем коротких пептидов, которые в составе МИГИ-К находятся в комплексе с меланоидами.

Испытания партий препарата, полученного из мидий Белого и Черного морей, показали, что все они обладали *in vitro* антивирусным действием, причем более активным был препарат из моллюсков Белого моря. Аналогичная картина получена и при испытаниях *in vivo*. Эти исследования открывают конкретные перспективы (уже в недалеком будущем) использования полученного из мидий антивирусного фармацевтического препарата в медицинской практике (Кулаковский и др., 1994). Так, в настоящее время изготовлен, получил сертификацию и используется биологически активный препарат из гидролизата мидий – мидео, обладающий общим благотворным воздействием на функционирование жизненно важных систем человека.

Таким образом, рассматривая перспективы промышленной мидиевой марикультуры на Белом море, следует иметь в виду различные направления использования продукции и, исходя из этого, создавать соответствующие специализированные хозяйства. Наряду с хозяйствами, предназначенными для получения продукции в пищевых целях, целесообразно иметь хозяйства для получения сырья медико-биологического назначения. Товарную продукцию с таких хозяйств можно получать уже через 1,5–2 года. Естественно, что такие хозяйства будут и экологически более безопасными. Значительное сокращение времени культивирования, более низкая себестоимость самих хозяйств при высокой рыночной стоимости продукции будут способствовать повышению экономической эффективности мидиевой марикультуры.

Сейчас уже общепризнано, что становление и развитие промышленной марикультуры мидий на Белом море осуществлено благодаря многолетним разносторонним исследованиям биологии и жизненных циклов массовых представителей фауны, выполненным Зоологическим институтом РАН. На первых этапах эти исследования были направлены главным образом на обоснование принципиальной возможности культивирования мидий в арктическом водоеме. Теперь,

когда промышленная марикультура создана и функционирует, когда в этой отрасли хозяйства участвуют не только многочисленные научные коллективы и промышленные подразделения, но и региональные власти разных уровней, задача Зоологического института по-прежнему заключается в развитии фундаментального направления исследований. Получаемые результаты впоследствии могут представить интерес и в плане их использования для совершенствования марикультуры. Это предусматривает экспериментальную проверку полученных результатов с последующим возможным их использованием (при заинтересованности соответствующих организаций) уже в промышленной практике. Естественно, что в таком случае на первых этапах необходимо какое-то время для совместного сотрудничества с этими организациями, которые хотя и использовать научно-исследовательские разработки, и «доведения» их до промышленного масштаба.

В настоящее время уже имеется ряд таких разработок. Так, оформлено и получено авторское свидетельство по способу сбора мидий из естественных поселений. Суть его заключается в следующем. В определенное время развития соответствующего естественного мидиевого поселения (это время определяется циклическим характером развития конкретных мидиевых банок) из него можно отобрать некоторую часть моллюсков. Эта операция при использовании разработанного способа сбора мидий не наносит никакого ущерба мидиевому поселению и биоценозу в целом. Собранных таким образом моллюсков можно или непосредственно использовать в медико-биологических целях, или же доращивать некоторое время (сезон) в условиях подвесного культивирования.

Есть проработки по размещению элементов мидиевых хозяйств в летнее время в открытых участках моря, поблизости от акватории данного хозяйства. Такой способ культивирования заключается в переводе на летний сезон элементов хозяйства (линий носителей с субстратами) из защищенной зимой и весной ото льда акватории в открытые части побережья. Здесь можно расположить эти линии таким образом, чтобы условия роста культивируемых моллюсков были наиболее оптимальными. На зимний период эти линии опять переводятся в защищенную от подвижек льда основную акваторию и оставляются здесь до следующего сезона. Поскольку метаболизм мидий в зимнее время незначительный, на этот период в данной акватории можно разместить большое количество мидий. С освобождением моря ото льда (май-июнь) линии носителей вновь переводятся в открытые участки моря. Этим путем можно значительно увеличить выход товарной продукции при соблюдении условий экологической безопасности данной акватории. Ведутся работы по определению возможностей селекции мидий по темпу роста, получению личинок от этих родителей, консервации и длительному хранению личинок для их последующего использования в качестве посадочного материала.

Но основной задачей научных подразделений в работах по марикультуре (подчеркнем еще раз) продолжает оставаться фундаментальное направление исследований различных аспектов биологии объекта культивирования и его взаимоотношения со средой обитания.

Совокупность данных разных направлений исследований, апробированных в широкомасштабном эксперименте и, далее, в промышленной практике послужит основой создания теории марикультуры. Именно на этом пути мы и видим перспективу развития промышленной мидиевой марикультуры на Белом море.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агатова А.И.* Растворенное и взвешенное вещество в мировом океане // Рыбн. хоз-во. Сер. Рыбохоз. исполъз. ресурсов Мирового океана, 1980. С. 1-32.
- Алексин О.А., Ляхин Ю.И.* Химия океана. - Л.: Гидрометеиздат, 1984. 340 с.
- Александров С.В., Буряков В.Ю., Сухотин А.А.* Определение рациона беломорских мидий // Тез. докл. III регион. конференции: «Проблемы изучения, рац. исполъз. и охраны природн. ресурсов Белого моря». Кандалякша, 1987. С. 116-117.
- Алимов А.Ф.* Исследования биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн., 1987 Т. 23. № 6. С. 3-9.
- Алимов А.Ф., Голиков А.Н.* Некоторые закономерности соотношений между размерами и весом у моллюсков // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 4. С. 517-530.
- Алякринская И.О.* Биохимические адаптации водных моллюсков к обитанию в воздушной среде // Зоол. журн., 1972. Т. 51. вып. II. С. 1630-1636.
- Аминова Д.Г., Гальцова В.В.* Видовой состав и сезонное распределение свободноживущих нематод в губе Чупа Белого моря. // Зоол. журн., 1978. Т. 57. № 9. С. 1311-1318.
- Бабков А.И.* Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 27 (35). - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 3-16.
- Бабков А.И.* Краткая гидрологическая характеристика района Сонострова Белого моря // Исслед. фауны морей. Т. 39 (47). Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 4-8.
- Бабков А.И., Голиков А.Н.* Гидробиокомплексы Белого моря. - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 104 с.
- Бабков А.И., Кулаковский Э.Е.* К вопросу о роли водообмена при организации и эксплуатации мидиевых хозяйств на Белом море // Исслед. фауны морей, Т. 39 (47). - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 22-26.
- Бабков А.И., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л.* Гидрологический режим некоторых районов губы Чупа Белого моря в связи с их использованием для марикультуры мидий // Экологич. иссл. перспективных объектов марикультуры в Белом море. - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 4-8.
- Бабков А.И., Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А.* Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий в Белом море // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 16-24.
- Багиров Р.М.* Основные особенности формирования микрообрастания Каспийского моря // I съезд сов. океанологов, 1977. 117 с.
- Балакирев Е.С.* Популяционно-генетическое исследование мидии Грея // Генет. иссл. мор. гидробионтов: Материалы 3 Всесоюзн. совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб, Тарту - М., 1987. С. 227-243.
- Бергер В.Я.* Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды Л.: Наука, 1986. 216 с.

- Бергер В.Я., Ковалева Н.М.** Соленостные адаптации и характер распространения брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря // Эксперимент. экол. морских б/позвоночных: Материалы симпозиума. — Владивосток, 1976. С. 23—26.
- Бергер В.Я., Кулаковский Э.Е., Кукин Б.Л., Луканин В.В., Ошурков В.В.** Экология и перспективы культивирования мидий в Белом море // Исследование мидии Белого моря. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984. С. 98—114.
- Безр Т.Л.** Влияние хищничества морской звезды *Asterias rubens* L на популяцию промыслового моллюска *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов европейского севера. — Петрозаводск, 1974. С. 243—245.
- Безр Т.Л.** Запасы мидий и степень их уничтожения морскими звездами в районе Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. С. 18—20.
- Бианки В.В.** О питании некоторых морских птиц Кандалакшского залива // Теоретич. основы рац. использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутр. водоемов Карелии. — Петрозаводск, 1963. С. 54—56.
- Бондарчук Л.Л.** Количественная характеристика эпифитных диатомей Кандалакшского залива Белого моря. — М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 9—11.
- Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е.** Некоторые данные по развитию бентосных диатомовых водорослей на мидиевых хозяйствах в Белом море // Исслед. фауны морей, Т. 39 (47). — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 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) // Исслед. фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и др. морей СССР — М.: Гидрометеиздат, 1991. С. 256—266.
- Брайко В.Д.** Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастателей // Океанология, 1974. Т. 14, С. 345—348.
- Брайко В.Д.** Метаболиты мидий и их роль в модификации микроусловий ценоза обрастаний // Биология моря, 1979. № 48, С. 9—15.
- Брайко В.Д., Долгопольская М.А.** Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн., 1974. № 10, С. 11—18.
- Бубко О.В., Миничев Ю.С., Львова Т.Г., Кулаковский Э.Е.** Развитие нервной системы *Nephtys minuta* // Зоол. журн., 1979. Т. 58, вып. 7, С. 949—956.
- Бузников Г.А.** Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития. — М.: Наука, 1967 265 с.
- Бузников Г.А.** Моноамины и ацетилхолин как регуляторы процессов эмбриогенеза — основные итоги и перспективы исследований // Проблемы эксперимент. биологии. — М.: Наука, 1977 С. 304—310
- Винберг Г.Г.** Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоол. журн., 1962. Т. 41, вып. II. С. 1618—1630.
- Винберг Г.Г.** Поток энергии в экосистеме эфтрофного озера // Докл. АН СССР, 1969. Т. 186. № 1. С. 198—201.
- Винберг Т.Л.** Биология питания *Asterias rubens* L. на литорали Белого моря // Зоол. журн., 1967. Т. 46, вып. 6. С. 923—931.
- Галкина В.Н.** Роль метаболитов в обогащении прибрежных вод растворимыми органическими веществами // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по биологии шельфа. — Севастополь, 1978. С. 28—29.
- Галкина В.Н.** Роль массовых видов животных в круговороте органических веществ в прибрежных водах северных морей: Автореф. канд. дисс. 1985. 23 с.

- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е. Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. - Л., изд. Зоол. ин-та РАН, 1993. С. 101-110.
- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология, 1982. Т. 22. № 2, С. 321-324.
- Галкина В.Н., Буряков В.Ю., Рура А.Д. Количественное распределение фито- и бактериопланктона в районе Сонострова // Исслед. фауны морей. Т. 39 (47). - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 40-49.
- Гальцова В.В. Мейофауна и нематоды обрастаний на искусственных коллекторах для сбора мидий // Зоол. журн., 1982. Т. 61, вып. 9. С. 1422-1424.
- Гальцова В.В., Аминова Д.Г. Состав и сезонное распределение мейофауны в губе Чупа Белого моря // Биология моря, 1978. № 6. С. 23-32.
- Гальцова В.В., Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Лайус Ю.А., Лукина Т.Г. Исследование биоценоза мидий на искусственных субстратах в условиях марикультуры на Белом море // Экология обрастания в Белом море. - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 76-88.
- Гербильский Н.Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства // Воспроизводство рыбных запасов в связи с гидростроительством. Учен. зап. ЛГУ № 315. Ч. II. Серия биол. наук. Вып. 48, 1962. С. 101-110.
- Говберг Л.И. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Белого моря // Океанология, 1970. Т.Х, вып. 5. С. 3-20.
- Голиков А.Н. Происхождение и развитие экосистем шельфа в умеренных и холодных водах северного полушария и некоторые принципы биогеографического районирования // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. - Л.: Наука, 1974. С. 20-21.
- Голиков А.Н. О количественных закономерностях процесса дивергенции. // Гидробиол. исслед. самоочищения водоемов. - Л.: Наука, 1976а. С. 90-96.
- Голиков А.Н. Сезонная динамика потока энергии через экосистему *Mytilus edulis* L. в губе Чупа Белого моря // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. - Л., 1979. С. 41-42.
- Голиков А.Н., 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. 306-319.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Обрастание искусственных субстратов как основа повышения продуктивности природных морских экосистем // Экология сообществ обрастателей. СССР-США. Совместная программа США, 1975. Т. 42. С. 181-194.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Биология моря, 1979. № 4. С. 68-73.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г., Бабков А.И., Меншуткина Т.В., Федяков В.В., Шошина Е.Б. Биоценозы губы Палкина Белого моря // Исслед. фауны морей, вып. 29 (37). - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 3-11.
- Головкин А.Н., Гаркавая Г.П., Чурбанова И.В. Влияние метаболитов мидий на динамику биогенных веществ в прибрежных зонах Восточного Мурмана // Океанология, 1976. Т. 16, вып. 3. С. 451-456.
- Горбенко Ю.А. Сообщество перифитонных микроорганизмов как биологическая система // Океанология, 1969. Т. 2. С. 318-327.
- Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. - Киев: Наукова думка, 1977. С. 241-250.

- Григорьев А.В. Данные о температуре и плотности воды морей Мурманского и Белого // Изв.РГО. Т.ХIV, вып.4. СПб, 1878. С. 337–360.
- Григорьев А.Л. Субарктика. Характеристики основных типов физико-географической среды. М.–Л: Изд-во АН СССР, 1946. 170 с.
- Гурьянова Е.Ф. Белое море и его фауна. –Петрозаводск, 1948. 132 с.
- Гурьянова Е.Ф. Закономерности состава и распределения фауны и флоры западного (Кандалакшско-Онежского) района Белого моря // Раб. морск. биол. ст. Карело-Финского ун-та, 1949а, вып.1. С. 10–25.
- Гурьянова Е.Ф. Особенности Белого моря как морского бассейна и перспективы повышения его продуктивности // Вестн. ЛГУ, 1949б, вып. 3. С. 26–41.
- Гутвейб Л.Г. Динамика численности, биомассы и продукции бактериопланктонного сообщества бухты Ласпи // Экология моря, 1990, вып. 36. С. 16–20.
- Дажо Р. Основы экологии. – Москва: Прогресс, 1975. 415 с.
- Дерюгин К.М. К гидрологии Белого моря // Зап. по гидрографии, 1923. Т. 47 С. 37–80.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования. // Исслед. морей СССР, 1928, вып. 7–8. 511 с.
- Душкина Л.А. Отечественная мариккультура: проблемы и перспективы // Рыбн. хоз-во, 1988. № 9. С. 5–7
- Душкина Л.А. (ред.) Биологические основы мариккультуры. – М., изд. ВНИРО, 1998. 319 с.
- Дьяконов А.М. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености // Докл. АН СССР, 1955. Т.102. № 2. С. 373–374.
- Жирмунский А.В. Перспективы использования промысловых двустворчатых моллюсков для марихозяйств в Приморье // IV Всесоюзн. конф. по промысловым беспозвоночным, 1986. С. 216–217
- Жирмунский А.В., Левин В.С. Перспективы развития мариккультуры в Приморье. – Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1986. 20 с.
- Житний Б.Г., Кулаковский Э.Е., Несветов В.А. Проблемы промышленной мариккультуры мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во, 1984. № 8. С. 37–39.
- Жуковская Е.А., Кодолова О.П., Логвиненко В.М. Исследование популяционной структуры мидий Черного моря // Применение научн. разраб. ученых-биологов в рыбн. хоз-ве. – М., 1987. С. 94–96.
- Зайнуллин Р.Г. Влияние скорости течений и турбулентности водных масс на рацион мидий при их искусственном разведении // Проблемы изуч. рац. использ. и охраны природн. ресурс. Белого моря. – Петрозаводск, 1992. С. 220–221.
- Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. – Киев, 1970. 264 с.
- Заярная С.М. Об определении энергетической ценности водных беспозвоночных животных по измерениям легкодоступных параметров // Экспер. экология морских беспозвоночных. – Владивосток, 1976. С. 75–80.
- Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1972. 217 с.
- Зезина О.Н., Семенова Н.Л. Некоторые данные по экологии и распространению брахиоподы *Hemithyris psittacea* (Gmelin) // Экология донного населения шельф. зоны. – М., 1979. С. 88–92.
- Золотницкий А.П., Штыркина А.Ф. Предварительные бионормативы по культивированию мидий в условиях опытно-промышленного хозяйства // Состояние, перспективы улучшения и использ. морской экол. системы прибрежной части Крыма. – Севастополь, 1983. С. 152–153.
- Иванов А.И. Предварительные результаты работ по культурному выращиванию мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в Керченском заливе и в некоторых районах Черного моря // Океанология, 1971. № 11, вып. 5. С. 889–899.

- Иванова-Казас О.М. Происхождение, эволюция и филогенетическое значение ресничных личинок // Зоол. журн., 1987 Т. 66, вып. 3. С. 325-338.
- Иванова М.Б., Умнов А.А. Способы определения продукции популяций водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. - Л.: Наука, 1979. С. 119-133.
- Карзинкин Г.С. К изучению бактериального перифитона // Тр. лимнолог ст. Косино, 1934, вып. 17. С. 21-49.
- Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт: Морфо-экологические и эволюционные аспекты проблемы. - Л.: Наука, 1977 264 с.
- Кинне О. Реализм в аквакультуре - точка зрения эколога // Биология моря, 1983. № 6. С. 3-11
- Книпович Н.М. Основы гидрологии Европейского Ледовитого океана // ЗапИРГО, 1906. Т.42. 1510 с.
- Кокин К.А., Кольцова Т.И., Хлебович Т.В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Ботан. журн., 1970. Т. 55. № 4. С. 499-508.
- Кресс А.Е. Микробное население океана в районе Северного полюса // Тр. Ин-та микробиол., 1958, вып. 5. С. 186-199.
- Кудерский Л.А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Тр. Карельск.отд. ГосНИОРХ, 1966. Т. 4, вып. 2. С. 204-371.
- Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.
- Кулаковский Э.Е. Реакция нейросекреторных клеток *Mytilus edulis* L. на понижение солёности среды // Моллюски: их система, эволюция и роль в природе, сб. 5 - Л., 1975. С. 149-151.
- Кулаковский Э. Е. Влияние опреснения на нейросекреторную систему мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря // Соленостные адаптации водных организмов. - Л.: Наука, 1976а. С. 160-166.
- Кулаковский Э. Е. Нейросекреторный механизм адаптаций морских беспозвоночных // Проблемы зоологии. - Л.: Наука, 1976б. С. 55-57
- Кулаковский Э. Е. Влияние экстракта мозга беломорской полихеты *Nephtys minuta* Theel на ее акклиматацию к пониженной солёности среды // Докл. АН СССР, 1976в. Т. 229. № 4. С. 998-1000.
- Кулаковский Э.Е. Нейросекреторная система *Nephtys minuta* (Annelida, Polychaeta) // Зоол. журн., 1977 Т. 566. № 8. С. 822-828.
- Кулаковский Э.Е. Проблемы и достижения культивирования беломорских мидий // Научн.-технич. проблемы развития мариккультуры. - Владивосток, 1980. С. 41-43.
- Кулаковский Э.Е. Нейрогормональная регуляция у беспозвоночных животных // Актуальные вопросы современной эндокринологии. - М.: Наука, 1981 С. 95-109.
- Кулаковский Э.Е. Исследования по мариккультуре мидий на Белом море // Гидробиол. и ихтиол. исследования на Белом море. - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1987 С. 64-76.
- Кулаковский Э.Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Нервная система морских беспозвоночных. - Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 15-23.
- Кулаковский Э.Е. Экосистемный подход к проблеме мариккультуры мидий на Белом море // Проблемы изучения, раз. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. - Архангельск, 1990. С. 213-215.
- Кулаковский Э.Е. Динамика размерно-возрастной структуры поселения мидий на искусственных субстратах в условиях мариккультуры на Белом море // Проблемы изучения, раз. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. - Петрозаводск, 1992. С. 222-224.
- 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., Кунин Б.Л. Предварительные результаты по выращиванию мидий на искусственных субстратах в условиях Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 36–55.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море — Л.: Наука, 1983. 35 с.
- Кулаковский Э.Е., Крейман К.Д. Теоретическое и практическое обоснование марикультуры мидий на Белом море // Природная среда и биоресурсы морей и океанов. — Л., 1984. С. 112–113.
- Кулаковский Э.Е., Рычкова М.А. Видовой состав диатомовых водорослей обрастающих мидий в условиях марикультуры // Экология обрастания в Белом море. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 85–91.
- 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., Бондарчук Л.Л. Микро- и макроводоросли на марикультурных установках в Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. — Кандалакша, 1987. С. 178–180.
- 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., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. С. 63–75.
- 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.
- Кулаковский Э.Е., Флячинская Л.П. Становление элементов регуляторных систем в личиночном развитии двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* // Зоол. журн., 1993. Т. 72, вып. 9. С. 20–28.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Львова Т.Г., Саранчова О.Л., Бабков А.И. Аквакультура мидий на Белом море // Итоги и перспективы изучения биологич. ресурсов Белого моря. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1983. С. 56–62.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Сухотин А.А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря. I. Первый сезон роста // Экологические исслед. перспективных объектов марикультуры в Белом море. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 29–39.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Сухотин А.А. Характеристика поселения съедобной мидии в условиях опытно-промышленного хозяйства на Белом море // Биология моря, 1986. № 4. С. 35–40.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Сухотин А.А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном хозяйстве в губе Чупа Белого моря за три сезона роста // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 89–96.
- Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л., Миничев Ю.С., Максимович Н.В. Распределение личинок мидий (*Mytilus edulis* L.) в губе Чупа Кандалакшского залива в связи с развитием мидиевой марикультуры на Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 83–88.
- Кулаковский Э.Е., Лезин П.А. Влияние морской звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteroidea) на жизнедеятельность двустворчатого моллюска — мидии (*Mytilus edulis*) (Mytilida, Mytilidae) // Зоол. журн., 1999. Т. 78. № 5. С. 596–600.

- Кулаковский Э.Е., Байков Ю.А., Бичурина М.А., Миничев Ю.С., Тимофеев А.В. Использование продукции мидиевых хозяйств Белого моря // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 135-140.
- Кулачкова В.Г. Паразиты мидии съедобной – объекта марикультуры в Белом море // Исследование мидии Белого моря. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 88-98.
- Кулачкова В.Г., Муравьева Т.В. Паразиты мидии (*Mytilus edulis*) – перспективного объекта марикультуры в Белом море // Повышение продуктивности и рац. использование биологических ресурсов Белого моря. – Л., 1982. С. 48-49.
- Кувтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И. Оценка гидрохимических условий бухты Ласпи – района культивирования мидий // Экология моря, 1990, вып. 36. С. 1-7.
- Кучерова З.С., Горбенко Ю.А. Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Тр. Севастоп. биол. ст., 1963. Т. 16. С. 443-446.
- Лавровская Н.Ф. Культивирование мидий за рубежом // Экспресс-информация, 1979, вып. 11. С. 8-18.
- 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., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 74-82.
- Левинтон Ж.Б. Актуальные вопросы медико-биологических исследований перспективных промысловых объектов Белого моря // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1990. С. 32-34.
- Левинтон Ж.Б., Роговая А.Б., Флис Л.Н., Ятченко Е.А. Перспективы получения из мидий продуктов питания специального назначения для населения, проживающего в экологически неблагоприятных регионах // Проблемы рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 1992. С. 229-231.
- Луканин В.В. Экология мидии (*Mytilus edulis* L.) Белого моря: Автореф. диссертации на соиск. ученой степени д.б.н. – М. 1989. 44 с.
- Луканин В.В., Лангуев Н.К. Особенности экологии локального поселения мидий (*Mytilus edulis*) на беломорской литорали // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. С. 17-24.
- Луканин В.В., Ошурков В.В., Бергер В.Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря // Итоги и перспективы изучения биологич. ресурсов Белого моря. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1983. С. 49-55.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря // Исследование мидии Белого моря. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 59-69.
- Лукашева Т.А., Цихон-Луканина Е.А. Роль мидий из сообщества обрастания в круговороте веществ в прибрежных водах Черного моря // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. С. 41-43.
- Лучникова О.В., Ведерников В.М. Формирование дискретной структуры генерации *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. – Архангельск, 1985. С. 129-130.
- Львова Т.Г., Кулаковский Э.Е. Исследование синтеза белка и РНК в тканях полихеты *Micronephthys minuta* при изменении солености среды // Цитология, 1979 Т. 21, № 11 С. 1356-1360.

- Ляхин Ю.И., Кулаковский Э.Е. Гидрохимическая характеристика акваторий промышленных мидневых хозяйств на Белом море // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 3-16.
- Макаров В.А., Кулаковский Э.Е. Изучение возможности культивирования беломорской *Laminaria saccharina* в условиях бикультуры ламинариямидия // Повышение продуктивности и рац. использование биологических ресурсов Белого моря. - Л., 1982. С. 54-55.
- Максимович Н.В. Особенности распространения, рост и продукционные свойства популяций некоторых *Mytilidae* Белого моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. - Л.: Наука, 1978. С. 105-107.
- Максимович Н.В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* в губе Чупа // Исследование мидий Белого моря. - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 22-35.
- Максимович Н.В., Ведерников В.М. Экология личинок *Mytilus edulis* L. в губе Чупа (Белое море) // Экологические исслед. донных организмов Белого моря. - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. С. 30-35.
- Максимович Н.В., Герасимова А.В. О плодовитости двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник СПбГУ, 1997. Сер. 3. Вып. 4 (№ 24). 30-37 с.
- Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное и раннее личиночное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae). // Зоол. журн., 1985. Т. 64, вып. 12. С. 1808-1815.
- Малахов В.В., Медведева Л.А., Гореева З.В. Токсическое действие грунтов из районов антропогенного загрязнения Кандалакшского залива Белого моря на эмбриональное развитие мидий съедобной // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. - Петрозаводск, 1992. С. 264-265.
- Матвеева Т.А. Биология *Mytilus edulis* Восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст., 1948. № 1. С. 215-241.
- Мейен С.В. Нетривиальная биология // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 4-15.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. - Л., изд. ГосНИОРХ. 1984. 52 с.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. - М., 1988. 119 с.
- Методы общей бактериологии. - М.: Мир, 1984. Т. 1. 150 с.
- Милейковский С.А. Лунная периодичность нереста у литоральных и верхнесублиторальных беспозвоночных Белого моря и других морей // Докл. АН СССР. 1958. Т. 123, вып. 3. С. 564-567.
- Милейковский С.А. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. - М., 1985. 119 с.
- Миничев Ю.С. Особенности биологии турбеллярии *Notoplana atomata* (O.F. Müller) (Turbellaria, Polycladida) // Экол. исслед. беломорских организмов. - СПб., изд. ЗИН РАН, 1997. С. 55-57.
- Моисеев П.А. Мировое рыболовство и марикультура // Биология моря, 1984. № 5. С. 54-57.
- Несветова Г.И. Предварительные данные о гидрохимическом режиме вод в районе мидневых хозяйств Сонострова Белого моря // Гидробиол. особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 27-32.
- Одум Ю. Основы экологии. - М., 1975. 740 с.
- Околовцов Ю.Б. Потенциально вредные и токсичные динофлагеллаты (Dinophyceae) в морях евразийской арктики // Ботан. журн., 1999. № 11. Т. 84. С. 1-16.

- Оноприенко Ю.И. Закон сохранения информации в биологии. – Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1985. 160 с.
- Ошурков В.В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастаний в Белом море. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 44–59.
- Ошурков В.В., Луканин В.В. Сублиторальные поселения мидий В Кандалакшском заливе Белого моря // Вестн. ЛГУ, 1982. № 15. С. 5–11.
- Ошурков В.В., Серавин Л.Н. Формирование биоценозов обрастания в губе Чупа (Белое море) // Вестн. ЛГУ, 1982. № 2. С. 37–46.
- Ошурков В.В., Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Катаева Т.К. Некоторые особенности вертикального распределения организмов-обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Исследование мидии Белого моря. – Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 36–44.
- Павлов Д.А., Новиков Г.Г. Искусственное воспроизводство зубатки на Белом море: проблемы и перспективы // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 1992. С. 243–244.
- Паленичко З.Г. Материалы по распространению и экологии некоторых беспозвоночных Белого моря // Зоол. журн., 1947 Т. 26, вып. 2. С. 123–132.
- Паленичко З.Г. Особенности биологии беломорской мидии // Зоол. журн., 1948. Т. 27, вып. 5. С. 411–421.
- Перцов Н.А., Флинт В.Е. Питание гаги Кандалакшского заповедника и роль ее в динамике литоральной фауны // Тр. Кандал. гос. запов., 1963, вып. 4. С. 7–28.
- Поленов А.Л., Кулаковский Э.Е. Морфофункциональная эволюция нейро-секреторных клеток, нейросекреторных систем и путей нейро-гормональной регуляции у Metazoa // Журн. эвол. биох. и физиол., 1989. № 4. С. 536–548.
- Поленов А.Л., Кулаковский Э.Е. Происхождение и эволюция нейро-эндокринных клеток и нейрогормональной регуляции у Metazoa // Нейроэндокринология. – СПб., 1993. С. 13–31.
- Разумовская З.Г., Чижик Г.Я., Громов Б.В. Лабораторные занятия по почвенной микробиологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. 184 с.
- Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1998. 272 с.
- Редфилд А.К., Диви Э.С. Биология обрастания // Морское обрастание и борьба с ним. – М.: Воениздат, 1957. С. 59–212.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. – Л., 1980. 224 с.
- 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.
- Савиллов А.И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*. Ч. I. *Mytilus edulis* в Белом море // Тр. ИОАН, 1953. Т. 7. С. 198–258.
- Садыхова И.А. Рост дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в подводных садках залива Петра Великого (район острова Путятин): Автореф. канд. дисс. – М., 1971. 28 с.
- Садыхова И.А. Методика определения возраста двустворчатых моллюсков. – М., изд. ВНИРО, 1972. 40 с.
- Садыхова И.А., Федорова М.В., Житний Б.Г. Вопросы усовершенствования биотехники выращивания мидий в Белом море // Проблемы изучения, рац. использ. и охраны природн. ресурсов Белого моря. – Петрозаводск, 1992. С. 38–39.
- Сатерланд Д.П. Образ жизни и динамика сообществ обрастателей // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. – Л.: Наука, 1978. С. 16–17.
- Сапожников В.В. Отчет по теме «Экологические исследования Белого моря». – М., 1991. 224 с.

- Саранчова О.Л., Кулаковский Э.Е. Экология морской звезды *Asterias rubens* в условиях марикультуры мидий на Белом море // Исследование мидии Белого моря. - Л., 1985. С. 78-88.
- Сеничева М.И. Характеристика фитопланктона как объекта питания *Mytilus galloprovincialis* Lam. в районе марихозьяств бухты Ласпи // Экология моря, 1990, вып. 36. С. 7-15.
- Серавин Л.Н. Теория информации с точки зрения биолога. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 160 с.
- Серавин Л.Н. Законы информации и роль информации в человеческом обществе. - СПб, 1997. 35 с.
- 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., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 5-28.
- Сиренко Б.И., Кунин Б.Л. Сезонная динамика оседания эпibiонтов на искусственные субстраты в Белом море // I Всесоюз. конф. по морской биологии. - Владивосток, 1977. 128 с.
- Сиренко Б.И., Саранчова О.Л. Наблюдения за ростом мидий *Mytilus edulis* L. в садках в Белом море // Промысловые двустворч. моллюски-мидии и их роль в экосистемах. - Л., 1979. С. 105-106.
- Сиренко Б.И., Саранчова О.Л. Двухлетние наблюдения за ростом мидий *Mytilus edulis* L. в садках в губе Чупа (Белое море) // Экологич. иссл. перспективных объектов марикультуры в Белом море. - Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 23-28.
- Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Ошурков В.В., Катаева Т.К., Бабков А.И., Голиков А.Н., Хлебович В.В., Кулаковский Э.Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Матер. II сов.-амер. симп. - Л., 1978. С. 10-13.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979. Т. 80. С. 5-38.
- Скарлато О.А., Зайцев Ю.П., Душкина Л.А. Современное состояние и перспективы аквакультуры // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1989. Т. 29. С. 61-70.
- Скарлато О.А., Кулаковский Э.Е. Быть или не быть промышленной марикультуре мидий на Белом море? // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. - Архангельск, 1990. С. 58-61.
- Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. Основные задачи исследования химической коммуникации млекопитающих // Химическая коммуникация животных. - М.: Наука, 1986. С. 73-78.
- Солдатова И.Н. Особенности роста мидии (*Mytilus edulis* L.) из разных биотопов // IV Всесоюз. совещ. по научн. техн. проблемам марикультуры. - Владивосток, 1983. С. 195-196.
- Солдатова И.Н., Эпштейн И.М. Дыхание *Mytilus edulis* из ценоза обрастания // Обрастание и биокоррозия в водной среде. - М.: Наука, 1981. С. 85-89.
- 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. № 3. С. 449-458.
- Сорокин Ю.И. Черное море (природа, ресурсы). - М.: Наука, 1982. 216 с.
- Сорокин Ю.И. Экосистемы коралловых рифов. - М.: Наука, 1990. 502 с.
- Сорокин Ю.И., Петипа Т.С., Павлова Е.В. Количественные исследования пищевой роли морского бактериопланктона // Океанология, 1970. Т. 10, вып. 2. С. 332-340.
- Стрельцов В.Е. Биология питания плотоядного многостетинкового червя *Harmothoe imbricata* (L) в Дальнезеленецкой губе Баренцева моря // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 1966, вып. 11(15). С. 115-121.

- Супрунович А.В. Аквакультура беспозвоночных. — Киев: Наукова думка, 1988. 156 с.
- Сухотин А.А. Эколого-физиологические исследования *Mytilus edulis* L. в условиях культивирования на Белом море: Автореф. канд дисс. — Л., 1990. 20 с.
- Сухотин А.А., Кулаковский Э.Е., Максимович Н.В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология, 1992. № 5. С. 71–77
- Теплинская Н.Г. Бактериопланктон и бактерии-деструкторы органического вещества // Жизнь и условия ее сущ. в пелагиали Баренцева моря. — Апатиты, 1985. С. 74–99.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1977. 297 с.
- Турпаева Е.П. Сообщества обрастания // Биология океана Т. 2. — М.: Наука, 1977. С. 155–161
- Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. — М.: Наука, 1970. С. 11–38.
- Федоров А.Ф. К проблемам марикультуры // Биол. исслед. Северных морей. — Апатиты: Изд-во Кольск. филиала АН СССР, 1983. С. 100–113.
- Федоров А.Ф. Продукционные возможности мидии (*Mytilus edulis* L.) в марикультуре Мурмана. — Апатиты, изд. Мурман. мор. биол. ин-та, 1987. 103 с.
- Федоров В.Д., Корсак М.Н., Бобров Ю.А. Некоторые итоги изучения первичной продукции фитопланктона Белого моря // Гидробиол. журн., 1974. Т. 10. № 5. С. 9–14.
- Федоров В.Д., Кафар-Заде Л. Экспериментальные исследования физиологической активности метаболитов (филтратов) планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах // Человек и биосфера. — М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 1. С. 175–194.
- Федяков В.В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. — Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. 126 с.
- Флячинская Л.П., Кулаковский Э.Е. Личиночное развитие *Mytilus edulis* L. в связи с задачами марикультуры на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. — Архангельск, 1990. С. 229–230.
- Флячинская Л.П., Кулаковский Э.Е. Личиночное развитие двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae). // Зоол. журн., 1991. Т. 70, вып. 11. С. 23–29.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.
- Хайлов К.М. Возможны ли экологические принципы аквакультуры? // Биол. основы аквакультуры в морях европейской части СССР — М., 1985. С. 40–54.
- Халаман В.В. Исследование сукцессии обрастания в Белом море с помощью информационного индекса видового разнообразия // Тр. ЗИН АН СССР, 1989. Т. 203. С. 34–45.
- Халаман В.В., Кулаковский Э.Е. Формирование сообщества обрастания на искусственных субстратах в условиях культивирования мидий в Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. — Архангельск, 1990. С. 230–231
- Халаман В.В., Кулаковский Э.Е. Формирование сообщества макрообрастания на искусственных субстратах в условиях мидиевой марикультуры на Белом море // Исслед. по марикультуре мидий на Белом море. Тр. Зоол. ин-та РАН, 1993. Т. 253. С. 83–101.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. 234 с.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. — Л., 1981. 112 с.

- Гивилев С.М., Миничев Ю.С.* Влияние навесного мидиевого хозяйства на бентосное сообщество // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря. - Петрозаводск, 1992. С. 49-51.
- Щадрин Н.В., Ивлева И.В.* Эффективность использования ассимилированной энергии на рост у водных эктотермных животных // III Всесоюз. конф. по морской биологии Ч. I. - Севастополь, 1988. С. 92-93.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская П.А., Рункова Г.Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. - М., 1976. 150 с.
- Шкорбатов Г.Л.* Основные черты адаптаций биологических систем // Журн. общ. биол., 1971. Т. 32. № 2. С. 131-142.
- Ярославцева Л.М., Жирмунский А.В.* Приспособление морских беспозвоночных к изменениям солености // Биология моря, 1978. № 2. С. 3-21.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. - Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Aleem A.A.* Succession of marine fouling organisms on test panels immersed in deepwater at La Jolla, California // Hydrobiologia, 1957. Vol. II. P. 40-58.
- Andreu B.* El cultivo del mejillon en Europa // Acad. brasil. cienc. 1970. Vol. 47. № 1. P. 1-48.
- Bahls L.L.* Bentic diatom diversity as mesure of water quality // Proc. Mont. acad. Sci., 1979. P. 1-6.
- Bayne B.L.* Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.) // Ophelia, 1965. Vol. 2 (1). P. 1-47
- Bayne B.L.* Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining ambient oxygen tension // Comp. Biochem. Physiol., 1971. 40 A. № 4. P. 955-970.
- Bayne B.L.* Marine mussels: their ecology and physiology // Cambridge univer. press., 1976. 506 p.
- Bayne B.L., Worall C.M.* Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1980. Vol. 3. № 4. P. 317-328.
- Bernard R.F.* Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalve molluscs // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1983. Vol. 63. 24 p.
- Birkbeck T.H., McHenry J.G.* Degradation of bacteria by *Mytilus edulis* // Marine Biology, 1982. Vol. 72. № 1. P. 7-15.
- Block J.W., Geelen H.M.* The substratum required for the settling of Mussels (*Mytilus edulis* L.) // Arch. neer. Zool. 1958. Vol. 13. № 1. P. 446-461.
- Boer de W.E., Golten C., Sheffers W.A.* Effects of some physical factors on flagellation and swarming of *Vibrio Alginoliticus* // Neth. J. Sea Res., 1975. Vol. 9. № 2. P. 197-213.
- Boje R.* Die bedeutung von nahrungsfactoren für das wachstum von *Mytilus edulis* L., in der Kieler Forde und im Nord-Ostsee Kanal // Kieler Meeresforschungen, 1965. Vol. 21. P. 81-100.
- Bonar D.B., Coon S.L., Walch M., Weiner R.M., Fitt W.* Control of oyster settlement and metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues // Bull. of marine science, 1990. Vol. 46. № 2. P. 484-498.
- Bott T.L., Brock T.D.* Growth and metabolism of periphytic bacteria: methodology // Limnol. Oceanogr., 1970. Vol. 15. P. 333-342.
- Bougis A.* Oceanographie. Biologique appliquee // L'exploitation de la vie marine. Masson., 1976. P. 320
- Briggs R.P.* Community structure and growth of *Mytilus edulis* L. in Lough Foyle // Proc. Roy. Irish. Acad., 1982. Bd. 82. № 13. P. 245-259.
- Burke R.D.* The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae: stimulus and response // Can. Journ. of 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.

- Cairns J., Kuhn D.L., Plafkin J.I. Protozoan colonization of artificial substrates // Meth. and Meas. Periphyton Commun. Rev. Philadelphia, 1979. P. 34-57
- Caspers H. Der tierische Bewuchs und Helgolander Seetonen // Helgoland. Wiss. Meeruntersuch., 1952. Bd. 4. Hft. 2. S. 171-179.
- Cheng T.C. Marine molluscs hosts for symbioses with a review of known parasites of commercially important species // Advances in Marine Biology, 1967 Vol. 5. P. 1-424.
- Colwell R.R. The industrial potential of Marine Biotechnology // Oceanus, 1984. Vol. 27. № 1. P. 321-324.
- Corpe W.A. Periphytic marine bacteria and the formation of microbial films on solid surfaces // Effects of the ocean environment on microbial activities. Baltimore, Univ. Park. Press., 1974. P. 397-417
- Crisp D.J., Meadows P.S. The chemical basis of gregariousness in cirripedes // Proc. Roy. Soc. B., 1962. Vol. 156. № 4. P. 500-520.
- Dare P.J. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England // Fish. Invest. Ser. II, 1976. Vol. 28. № 1. P. 1-25.
- Darley W.M. Utilisation of dissolved organic carbon by natural population of epibenthic salt marsh diatoms // J. Phycol., 1979. Vol. 15. № 1. P. 1-5.
- Dean T.A., Hurd L.E. Development in an estuarine fouling community by the influence of early colonists on later arrivals // Oecologia, 1980. Vol. 46. P. 295-301.
- Diehl W.J., Koehn R.K. Multiple-locus heterozygosity, mortality and growth in a cohort of *Mytilus edulis* // Mar. Biol., 1985. Vol. 88. № 3. P. 265-271.
- Fjordingstad F. Taxonomy and saprobic valency of benthic phytomicroorganisms // Int. Revue ges. Hydrobiol., 1965. Bd. 50. № 4. P. 475-604.
- Fild G.A. Biology and economic value of the mussel *Mytilus edulis* // Bull. US. Bur. Fish., 1922. Vol. 38. P. 127-259.
- Gabbot P.A., Larman V.N. Electrophoretic examination of partially purified extracts of *Balanus balanoides* containing a settlement inducing factor // 4-th European Marine Biol. Symp., Cambridge, 1971. P. 143-153.
- Gardas E. «Sun-Shade» adaptation in microbenthic algae from the Oresund // Ophelia, 1971. Bd. 9. № 4. P. 475-604.
- Gerchakov S.M., Marszalek D.S., Roth F.J., Udey L.R. Succession of periphytic microorganism on metal and glass surfaces in natural seawater // Proc. 4-th Int. Congr. Mar. Corrosion and Fouling, France, 1977. P. 56-59.
- Gorski Z. Overview of suspended mussel culture systems over the world // Aquacult. Eur., 1991. № 16(1). P. 6-10.
- Highnam K.C., Hill L. The comparative endocrinology of the invertebrates. - London: Arnold, 1977. 357 p.
- Hudon C., Bourget E. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy // Can. J. Fish and Aquat. Sci., 1981. Vol. 38. № 11. P. 1371-1384.
- Ivanov V.N. Ecological problems of mussel mariculture at the Black sea // Sevastopol marine research, Hydrores, 7 (8), Trieste. 1990. P. 5-7
- 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
- Kasyanov V.L., Kulikova V.A. Reproduction of marine bivalve molluscs: a review of Soviet works // Ecology of Fouling Communities, North Carolina, Beaford, 1975. P. 111-130.
- Kautsky N. Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population // Marine Biol., 1982. Vol. 68. № 2. P. 117-133.
- Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P. Stepwise acclimation a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biol., 1973. Vol. 18. № 1. P. 6-8.
- Kinne O. Opening address of international symposium on cultivation of marine organisms and its importance for marine biology // Helgolander wissenschaft. Meeresuntersuch. 1970a. 20. P. 1-5.

- Kirchman D., Graham S. Bacteria induce settlement and metamorphosis of *Janua (Dexiospira) brasiliensis* Grube (Polychaeta: Spirorbidae) // J. exp. mar. Biol. Ecol., 1982. Vol. 56. № 2-3. P. 153-163.
- Korringa P. Shellfish farming on the continental coast of Europe // Proc. Symp. on Mollusca, Mar. Biol. Ass. of India, 1970. P. 818-823.
- Korringa P. Farming marine organisms low in the food chain; a multidisciplinary approach to edible seaweed, mussel and clam production // Elsevier Science Publishers, 1976. Amsterdam. 264 p.
- Kulakowski E.E. Evolution aspects of nature and physiological action of neurohormones // Gen. Comp. Endocrinol., 1987. Vol. 66. № 1. P. 10-11.
- Kulakowski E.E. Information connection as a basis of regulation of the functioning at any level of the organization of living matter // Proc. Zool. Inst. RAS, 1998. Vol. 276. P. 99-106.
- Kulakowski E.E., Lvova T.G. Neurosecretory system of the polychaete *Nephtys minuta* Theel (Annelida, Polychaeta) and its possible function in salinity acclimation // Neurosecretion and Neuroendocrine activity, Springer-Verlag, 1978. P. 59.
- Lange-Bertalot H. Bio-Indicatoren. Neue Algen ersetzen Meeresalgen // Umschau Wiss. und Techn., 1977. Bd. 77. № 19. P. 642-643.
- Loo L.-O., Rosenberg R. *Mytilus edulis* culture: growth and production in western Sweden // Aquaculture, 1983. Vol. 35. № 2. P. 137-150.
- Loosanoff V.L. Development of shellfish culture techniques // College Mar. Stud. of Delaware, 1969. P. 9-40.
- Loosanoff V.L., Davis H.C. Rearing of bivalve mollusks // Adv. Mar. Biol., 1963. № 1. P. 1-136.
- Marcus M.D. Periphytic community response to chronic nutrient enrichment by reservoir discharge // Ecology, 1980. Vol. 61. № 2. P. 387-399.
- Marshall K.C., Stout R., Mitchell R. Mechanisms of the initial events in the sorption of marine bacteria to surfaces // J. Gen. Microbiol., 1971. a. № 68. P. 337-348.
- Masson J. The cultivation of the European mussel *Mytilus edulis* Linnaeus // Oceanography and Mar. Biol. Annual Rev., 1972. Vol. 10. P. 437-460.
- Matsuyama Y., Uchida T., Honjo T. Toxic effect of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on clearance rate of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* // Mar. Ecol. Prog. Ser., 1997. Vol. 46. P. 73-80.
- Meadows P.S., Williams G.B. Settlement of *Spirorbis borealis* larvae on surfaces bearing films of micro-organisms // Nature, 1963. Vol. 198. P. 610-611.
- Meenaksi V.R. Anaerobiosis in the South Indian apple-snail *Pila virens* (Lamarck) during aestivation // J. Zool. Soc. India, 1957. Vol. 9. № 1. P. 62-71.
- McDonald J.H., Koehn R.K., Balakirev E.S. et al. Species identity of the «common mussel» inhabiting the Asiatic coasts of the Pacific Ocean // Biol. Morya, 1990. № 1. P. 13-22.
- Mook D.H. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure // Ecology, 1981. Vol. 62. P. 522-526.
- 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.
- Morse D.E., Hooker N., Duncan H.  $\alpha$ -aminobutyric acid a neurotransmitter, induces planctonic *Abalon* larvae to settle and begin metamorphosis // Science, 1979. Vol. 204. № 4391. P. 407-410.
- Neihof R., Loeb C. Dissolved organic matter and the electric charge of immersed surfaces // J. Mar. Res., 1974. Vol. 32. № 1. P. 5-12.

- Page H.M., Hubbard D.M. Temporal and spatial patterns of growth in mussels *Mytilus edulis* on an offshore platform: relationships to water temperature and food availability // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1987. Vol. 11. № 2. P 159-179.
- Poulet S.A., Martin-Jezequel V. Relationship between dissolved free aminoacids, chemical composition and growth of the marine diatom *Chaetoceros debile* // Mar. Biol., 1983. Vol. 77. № 1. P 93-103.
- Rodhouse P.C., Roden C.M., Hensey M.P., Ryan T.H. Production of mussels, *Mytilus edulis*, in suspended culture and estimates of carbon and nitrogen flow: Killary Harbour, Ireland // J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1985. Vol. 65. N 1. P 55-68.
- Rosenberg R., Loo L.-O. Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in western Sweden // Aquaculture, 1983. Vol. 35. № 2. P 151-161.
- Round F.E. Benthic marine diatoms // Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev. 1971. Vol. 9. P 83-139.
- Ryther J.H., Bardach J.E. The status and potential of aquaculture, particularly invertebrate and algae culture, part I. - US Dep. of Commerce, National Bureau of Standards, Washington, 1968. 45 p.
- Scheer B. T. The development of marine fouling communities // Biol. Bull., 1945. Vol. 89. P 103-122.
- Schlieper C. Comparative study of *Asterias rubens* L. and *Mytilus edulis* L. from the western Baltic Sea // L'annee biologique, 1957. Ser. 3. T. 33. Fasc. 3/4. P 117-126.
- Schoener A. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-island // Am. Nat., 1974. Vol. 108. P 715-738.
- Seed R. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1968. Vol. 48. № 3. P 561-584.
- Seed R. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shore. II. Growth and mortality // Oecologia, 1969. Vol. 3. № 3-4. P 317-350.
- Seed R. Absolute and allometric growth in the mussel *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia) // Proc. malac. Soc. London, 1973. Vol. 40. Pt. 5. P 343-357.
- Skerman T.M. The nature and development of primary films on surfaces submerged in the sea // New Zealand J. to Sci. and Techn. 1956. Vol. 38. № 1. P 44-57.
- Soot-Ryen T. A report on the family Mytilidae // Allan Hancock Pacif. Exped., 1955. № 20. P. 1-175.
- Strickland I.D., Parsons T.R. A practical handbook of seawater analysis. P 3, 8. Determination of carbohydrate // Ottawa, 1968. P. 173-174.
- Sukhotin A.A. Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P 41-57.
- Sukhotin A.A., Kulakowski E.E. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P. 59-73.
- Sutherland J.P., Karlson R.H. Succession and seasonal progression in the fouling communities at Beaford, North Carolina // Proc. 3 Intern. Congr. Marine corrosion and fouling. Gaitersburg. USA., 1973. P 906-929.
- Taylor W.R., Gebelein C.D. Plant pigments and light penetration in intertidal sediments // Helgol. Wiss. Meeresunters., 1966. Bd. 13. № 3. P 229-273.
- Theede H. Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miersmuschel *Mytilus edulis* L. // Kieler Meeresforsch. 1963. Vol. 19. P 20-41.
- Theisen B.F. Growth and mortality of culture mussels in the Danish Wadden Sea // Meddl. Danm. Fisk.- og Havunders. N.S. 1968. Vol. 6. № 1-4. P 47-78.

- Thompson R.J. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1984. Vol. 16. № 3. P. 249-257.
- Thompson J.K., Nichols F.J. Food availability controls seasonal cycle of growth in *Macoma balthica* (L.) in San Francisco Bay, California // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1988. Vol. 116. № 1. P. 43-61.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates // Meddl. Danm. Fisk.- og Havunders., Serie Plancton, 1946. Vol. 4. P. 1-523.
- Todd C.D., Turner S.J. Ecology of intertidal and sublittoral cryptic epifaunal assemblages. 3. Assemblage structure and the solitary/colonial dichotomy // Sci. mar., 1989. Vol. 53. P. 397-403.
- Tornabene T.G., Gebelein C.D. Sterols, aliphatic hydrocarbons and fatty acids of a nonphotosynthetic diatom, *Nitzschia alba* // Lipids, 1974. Vol. 9. № 4. P. 279-284.
- Terwey J. On the ecology and distribution of cockle and mussel in the Dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of their food supply // Arch. Neerland. Zool., 1952. Vol. 10. № 2. P. 171-239.
- Tooys C.G.N. The influence of temperature and time of year on the oxygen uptake of the sea mussel *Mytilus edulis* // Mar. Biol., 1976. Vol. 36. № 1. P. 25-30.
- Vahl M. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1989. Vol. 58. P. 175-189.
- Vallace J.C. Growth of different populations of the edible mussel *Mytilus edulis* in North Norway // Aquaculture, 1980. Vol. 19. № 4. P. 303-311.
- Whittaker R.H. Communities and ecosystems. - Macmillan, London, 1975. 346 P.
- Wood F. Investigation on underwater fouling. I. The role of bacteria in the early stages of fouling // Australian J. Mar. Freshw. Res., 1950. Vol. 1. № 1. P. 85-92.
- Wobell C.E. Marine microbiology. - Waltham, Mass., USA, 1946. 240 p.

## S U M M A R Y

EDWARD E. KULAKOWSKI

### THE BIOLOGICAL BASES OF THE MUSSEL MARICULTURE ON THE WHITE SEA.

On the strength of long-term studies of the different aspects biology of *Mytilus edulis* L. the principle possibility of their industrial mariculture in the arctic White Sea is shown. Work on *Mytilus edulis* cultivation in the Kandalaksha Bay has been carried out since 1975. This region is characterized by severe climatic conditions in winter and spring and by relatively warm conditions in summer. Ice covers the White Sea from December till May. Water temperature in this period is below freezing point. In summer the maximal temperature of the surface water layers reaches 20°C. Water salinity over the whole year except during the short period of melting snow and ice is about 25‰.

Since the mariculture is based on the employment of the potential possibilities of the object of cultivation, the general questions of adaptation receive primary attention in this book. The concept of the information connections (Kulakowski, 1998) allows us to present a complete picture of the adaptational process of any living systems. According to this concept one can determine the main ranges of viability of a given object of cultivation at particular time and space and use them for mariculture.

Results of the studies the three main successive stages of mariculture (experimental, experimental-industrial and industrial ones) are given.

The main issues considered in this book are indicated in the Preface. In Chapter 1 a brief summary of the historical development of mussel mariculture in the world is given. Various methods of cultivation are regarded from the point of view of their possible utilization according to conditions in the White Sea, which are analyzed in Chapter 2.

In Chapter 3 general questions of the adaptation are discussed in the context of mariculture. The conclusion that adaptation is the manifestation of information connections in living systems is corroborated. The adaptational capacity means a combination of responses of the living systems used for the achievement of their harmony with the specific life conditions, which is determined by specific information. Since these conditions are always changing, living systems must have a permanent possibility to evaluate such changes and an ability to respond to them. Actually this response is determined by information connections. The system of general organism regulatory chemical communication is the main functional basis of information connection, proving transformation

of information signals within the living system and ensuring its adequate response. This determines the qualitative characteristics of information which are of paramount importance in the existence and modifications of any living systems.

In Chapter 4 the development of a mussel community on artificial substrata under experimental conditions are regarded. Based upon these studies the main methods of mussel cultivation in the White Sea have been developed, which permits us to start cultivation at next stages.

The results of studies on these stages of mussel mariculture are considered in Chapter 5. The following questions are discussed: forming of a community of periphyton microorganisms on artificial substrata, microalgae biofouling, mussel larval development and distribution of mussel larvae in Chupa Inlet, growth and population dynamics in cultured mussels, their respiration and energetic. Growth rate of cultured mussels was higher than that of benthic ones. Seasonal changes of growth rate were influenced mainly by sea-water temperature. By the first autumn after settlement, young mussels that settled on the substrata can be divided into two main size groups. These groups can be distinguished until the 4th-5th year. The maximal elimination of mussels from artificial substrata was observed during the 1st year after settlement and after the biomass attained more than  $10 \text{ kg/m}^{-1}$ .

Maximal values of respiration rate were recorded in late spring through June, minimal ones in winter through early spring. Maximal values of energy flow in the cultured mussel population were observed in summer, but the net production efficiency in autumn was higher than in summer. The total biomass eliminated during the period of cultivation (3-4 years) was 60-80% of the total production in different size groups. At the end of cultivation period, 1 hectare produces about 300 t of commercial mussels.

The process of community formation on the artificial substrata is considered in Chapter 6.

The influence of water exchange upon the development of cultured mussels is analyzed in Chapter 7. Characteristics of mussel mariculture in different areas of the sea are shown in Chapter 8.

Of great importance for the future mussel mariculture in the White Sea is the assessment of its environmental impact. This problem is discussed in Chapter 9 from the standpoint the information connection concept.

In Chapter 10 the entire period of the work on the mussel mariculture in the White Sea is summarized. Recommendations on the organization and exploitation of the industrial mussel farm are given.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр
Предисловие .....	3
Глава 1. Марикультура двустворчатых моллюсков .....	7
Глава 2. Краткая характеристика Белого моря в связи с возможностью культивирования мидий .....	12
Глава 3. Адаптация как форма проявления информационных связей в биологических системах .....	23
Глава 4. Развитие поселения мидий на искусственных субстратах в экспериментальных условиях .....	37
Глава 5. Развитие поселения мидий в условиях опытно-промышленной марикультуры .....	50
5.1. Формирование сообщества перифитонных микроорганизмов на искусственных субстратах .....	50
5.2. Обрастание искусственных субстратов микро- водорослями .....	55
5.3. Личиночное развитие мидий и распределение их личинок в акватории губы Чупа .....	62
5.4. Размерно-возрастная структура поселения мидий на опытно-промышленном хозяйстве .....	72
5.5. Рост мидий и некоторые энергетические показатели поселения мидий на искусственных субстратах .....	79
Глава 6. Биоценоз мидий на искусственных субстратах опытно-промышленного хозяйства .....	91
Глава 7. Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий .....	103
Глава 8. Особенности развития мидиевых поселений в условиях марикультуры в различных местах акватории губы Чупа .....	113
Глава 9. Влияние марикультуры мидий на окружающую среду .....	121
Глава 10. Заключение .....	135
Список литературы .....	149
Summary .....	165

*Кулаковский Эдуард Евгеньевич*

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МАРИКУЛЬТУРЫ  
МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ  
Исследования фауны морей, т. 50(58)**

Утверждено к печати  
редакционно-издательским советом  
Зоологического института РАН  
План 2000 г.

Редактор *Т. А. Асанович*  
Изготовитель оригинал-макета *Н. А. Жгарев*

---

Подписано к печати 11.09.2000. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Печ. л. 10.5. Уч.-изд. л. 12. Тираж 300 экз. Цена договорная.

---

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1