

И.М. Примаков, П.А. Лезин,
М.В. Иванов, Э.Е. Кулаковский

ПУТИ ОПТИМИЗАЦИИ МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**И.М. Примаков, П.А. Лезин,
М.В. Иванов, Э.Е. Кулаковский**

**ПУТИ ОПТИМИЗАЦИИ
МАРИКУЛЬТУРЫ МИДИЙ
В БЕЛОМ МОРЕ**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2006

УДК 639.42.061
574.52
594.124

А в т о р ы :

И.М. Примаков, П.А. Лезин, М.В. Иванов, Э.Е. Кулаковский

Р е д а к т о р :

кандидат биологических наук *А.А. Сухотин*

Пути оптимизации марикультуры мидий в Белом море / Под ред. канд. биол. наук А.А. Сухотина. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. — 72 с., ил.

В брошюре представлены результаты исследований 1999–2004 гг. в области марикультуры двустворчатых моллюсков мидий (*Mytilus edulis* L.) в Белом море. Изучены гидрологические и гидрохимические параметры акваторий мидиевых хозяйств, а также влияние хозяйств на бентосные и планктонные сообщества в прилежащих акваториях, оценен личиночный пул в этих акваториях в связи с проблемой посадочного материала для марикультуры, исследовано влияние размера и возраста мидий на их индивидуальную плодовитость и воздействие морских звезд на такие важнейшие параметры жизнедеятельности мидий, как рост, скорость фильтрации, интенсивность биссусообразования.

Брошюра предназначена для специалистов-зоологов, экологов, преподавателей и студентов вузов, работников рыбной промышленности.

*Работы выполнены при поддержке программы исследований РАН
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»*

ISBN 5-87317-288-9

© Коллектив авторов, 2006
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2006

*Посвящается памяти
доктора биологических наук
Эдуарда Евгеньевича Кулаковского,
основоположника марикультуры мидий
на Белом море*

Введение

В результате многолетних исследований, выполненных Зоологическим институтом РАН, не только была показана принципиальная возможность культивирования мидий (*Mytilus edulis* L.) в Белом море, но и на их основе осуществляется промышленная марикультура этого ценного промыслового моллюска. Объединенными усилиями ученых различных коллективов совместно с представителями промышленности Севера России разработана и используется оригинальная биотехнология культивирования мидий в условиях арктического водоема, каковым, по сути, и является Белое море.

Весь опыт предыдущих работ и состояние промышленной марикультуры мидий на Белом море в настоящее время свидетельствуют о том, что необходимым условием для перспективного развития экономически эффективной и экологически безопасной промышленной марикультуры (причем любого объекта культивирования) является использование результатов исследований в области фундаментальной биологии. Фундаментальные знания о сложных биотических процессах, протекающих в экосистемах, составляют основу оптимальной эксплуатации водных экосистем. Поэтому для поступательного развития марикультуры необходимо знать не только биологию объекта культивирования, но и как устроена экосистема вообще, определить механизмы, обеспечивающие ее внутренние взаимосвязи, и уметь выражать их количественно. Поскольку марикультура основана на использовании потенциальных возможностей объекта культивирования в конкретных условиях его обитания, необходимо не только определить эти возможности, но и выявить характер и динамику их проявления во времени и пространстве.

Показатели темпов роста мидий являются основными при культивировании этих моллюсков. При создании биотехнологии культивирования обычно исследуются основные параметры роста моллюсков в различных естественных биотопах и сравниваются с таковыми, полученными в искусственно создаваемых условиях в разных участках той или иной акватории. Выбираются такие акватории и такая биотехнология, где при прочих равных условиях темпы роста культивируемых моллюсков наиболее высокие. При дальнейшем совершенствовании биотехнологии исследования направлены на повышение этого главного «марикультурного» показателя, что достигается характером размещения в данной акватории искусственных субстратов (исходя из данных по водообмену), уточнением их длины и структуры, временем постановки хозяйства, сбора урожая и многими, многими другими операциями. В комплексе разносторонних исследований для биологического обоснования и создания (совершенствования) марикультуры в той или иной акватории можно выделить две обязательные и взаимосвязанные составляющие. Первая: продукционно-гидробиологические исследования, которые обязательно должны предшествовать проведению конкретных крупномасштабных хозяйственных мероприятий, и только на основе этих исследований такие мероприятия должны планироваться и осуществляться. Вторая составляющая включает в себя исследование биотических взаимоотношений массовых поселений объекта культивирования и представителей биоты данной акватории. Эти исследования (наряду с другими) позволяют не только рассчитать величины нагрузок на данную акваторию, выход товарной продукции, но и прогнозировать возможные последствия влияния марикультуры на окружающую среду в целом.

Определение оптимальных методов экологических наблюдений за состоянием естественных и искусственных поселений мидии

Специальные исследования влияния биотических факторов среды на темпы роста культивируемых моллюсков в Белом море были вызваны, с одной стороны, необходимостью разработать биотехнологию для защиты мидий от уничтожения их морскими звездами (*Asterias rubens* L.) при непосредственном физическом контакте этой пары (хищник – жертва) гидробионтов, а с другой — выявленным нами фактом дистантного угнетающего влияния морских звезд на темпы роста моллюсков.

Известно, что морские звезды в Белом море за летне-осенний период способны уничтожить от 23 до 45% (иногда даже до 80%) биомассы мидий естественных поселений. Попадая на искусственные субстраты с культивируемыми мидиями, они также способны нанести значительный урон марихозяйству. Используемая биотехнология марикультуры мидий в Белом море (учитывая его своеобразные гидрологические условия — периодическое сильное распреснение поверхностных слоев воды в прибрежных акваториях) позволяет избегать этой опасности (Кулаковский, 2000). Однако на грунте, непосредственно под мидиевыми хозяйствами скапливается большое количество морских звезд, как удаленных с искусственных субстратов, так и привлекаемых сюда из других участков данной акватории мидиями, опадающими с субстратов в силу ряда естественных причин. В ряде мест расположения мидиевых хозяйств создается ситуация, когда искусственные субстраты не касаются грунта, но находятся в непосредственной близости (1–2 м) от него. Было замечено, что в нижней части таких субстратов моллюски заметно отстают в росте от тех, которые находятся в верхней части субстратов. Гидрологические параметры и обеспеченность пищей в водной толще (3 метра), занимаемой искусственными субстратами с мидиями, были практически одинаковы, однако благодаря перемещению придонных водных масс эти придонные воды омывали нижние части субстратов. Таким образом, культивируемые моллюски, прежде всего на нижних частях искусственных субстратов, постоянно находятся в воде, которая достигает их от мест массового скопления морских звезд на грунте.

Для проверки возможного негативного дистантного влияния морских звезд на рост мидий были выполнены специальные эксперименты. Суть этих экспериментов заключалась в сравнении роста мидий в контроле и при их совместном содержании с морскими звездами. Исследования были выполнены в природных условиях, в акватории мидиевого хозяйства. В качестве материала использовали мидий, собранных с искусственных субстратов хозяйства. Две группы, по 30 примерно одноразмерных (длина створок 26 мм) и одновозрастных (2+) моллюсков в каждой, помещались в садки из капроновой дели. Оба этих садка с мидиями помещались внутрь бóльших по размерам садков, изготовленных из того же материала. Таким образом, имелись две установки — садок в садке. Одна из этих установок служила в качестве контроля. Во второй установке, в отличие от контроля, в больший по размерам садок были помещены 10 экз. морских звезд, с длиной наибольшего луча 10 см. Размер морских звезд соответствовал их возможности активно поедать мидий отобранного размера. Таким образом, в экспериментальной установке мидии и морские звезды находились вместе, но звезды не могли их поедать, т.к. был исключен непосредственный прямой физический контакт между ними. Перед началом экспериментов измерялась длина раковины каждой мидии (с точностью до 0.1 мм) и на ее створках стальной иглой наносился номер. Эти установки выставлялись в июне на акватории мидиевого хозяйства. Установки размещали на глубине 1 м от поверхности моря и на расстоянии 1.5 м одна от другой. Через каждые 5–7 суток проводили измерение моллюсков в обоих садках. Садки очищали от фитообрастания и во внешний садок опытной установки добавляли немного мидий, собранных с искусственных субстратов, для питания морских звезд. Продолжительность экспериментов составила около 70 дней.

На основании данных по изменению длины раковины моллюсков в обеих группах за время эксперимента для всех мидий были получены индивидуальные кривые роста и величины прироста для каждого измерения. Для каждой группы мидий определен среднegrupповой прирост, стандартные отклонения и 95%-ный доверительный интервал. Результаты экспериментов по дистантному влиянию морских звезд приведены на рис. 1.

Видно, что после 8 суток эксперимента разница в темпах роста мидий в условиях опыта и контроля начинает резко увеличиваться. Так, уже через 20 суток с начала экспозиции средний прирост длины раковины составлял 1.1 и 3.1 мм в опытной и контрольной группах соответственно; на 43-и сутки — 1.7 и 6.2 мм. К концу августа величины

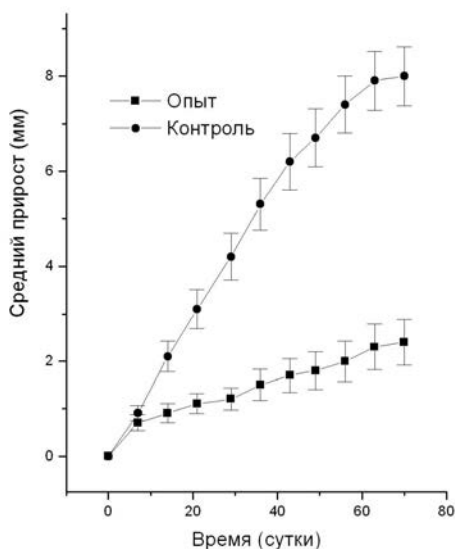


Рис. 1. Рост мидий в присутствии морской звезды (опыт) и в контроле. Указан 95%-ный доверительный интервал.

средних приростов составляли 2.4 и 8.0 мм в опытной и контрольной группах.

Таким образом, в результате исследований показано, что дистантное влияние морских звезд может оказывать существенное негативное влияние на темпы роста мидий, что, безусловно, необходимо учитывать при организации и эксплуатации промышленных мидиевых хозяйств в Белом море.

Для выяснения механизмов такого влияния и возможности количественного выражения его проявления, необходимо было разработать специальную методику, позволяющую в полевых условиях, легко и быстро, с высокой степенью надежности определять физиологическое состояние мидий при различных изменениях факторов среды. В качестве показателя физиологического состояния моллюсков была выбрана скорость фильтрации.

Скорость фильтрации моллюсков является комплексной характеристикой, поскольку учитывает не только количество потребляемых пищевых частиц, но также ряд таких физиологических показателей, как мышечная и цилиарная активность, интенсивность дыхания, образования псевдофекалий и др. Являясь своего рода интегральным показате-

телем состояния животного, скорость фильтрации может быть использована для оценки влияния факторов внешней среды на изучаемый объект.

Современные методики определения скорости фильтрации двусторчатых моллюсков в большинстве своем не позволяют достичь необходимой точности измерения и связаны, как правило, со значительными методическими сложностями и большой затратой времени (Riisgard et al., 1979, 2001; Visman, 1990 и др.). Одним из достаточно простых способов измерения является методика разделения сифональных токов животного. При разработке установки для целей настоящего исследования была использована методика измерения фильтрационной активности, основанная на изоляции сифонов моллюска с помощью эластичной мембраны (Famme et al., 1986; Riisgard et al., 2001). Помимо высокой точности и простоты применения, данный метод позволяет производить практически непрерывные серии измерений. Это особенно важно для изучения динамики процесса за небольшой отрезок времени.

Для определения фильтрационной активности мидий в настоящей работе использовали измерительную установку (рис. 2), сконструированную на основе принципов, предложенных Феммом с соавторами (Famme et al., 1986)

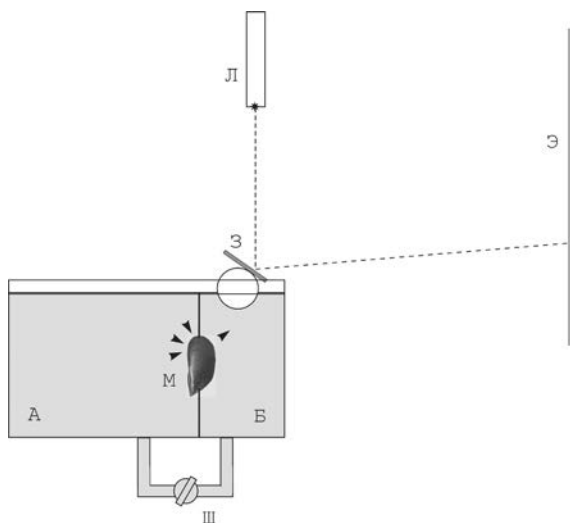


Рис. 2. Конструкция установки для измерения фильтрационной активности мидий. Пояснения в тексте.

Основная часть установки представляет собой прямоугольный аквариум из оргстекла объемом 2.5 л, разделенный перегородкой на два отсека (рис. 2, А, Б). Перегородка между отсеками имеет квадратное отверстие, перекрытое тонкой эластичной резиновой мембраной М. Резиновая мембрана закрепляется в специальной рамке, которая плотно фиксируется по периметру отверстия между отсеками. Вертикальная прорезь в мембране имеет длину, соответствующую (немного меньше) линейным размерам подопытных моллюсков. Мидия закрепляется в мембране таким образом, чтобы ее вводной сифон находился в отсеке А, а выводной — в отсеке Б. Эластичная резина плотно облегает вставленную в прорезь мембраны мидию, не допуская проникновения воды между створками раковины и отсеками и в то же время не препятствуя раскрытию створок при фильтрации воды моллюском.

Отсеки аквариума соединены между собой выносным шунтом с краном (рис. 2, Ш), что при необходимости позволяет быстро выравнивать уровни воды в отсеках. При закрытом кране закрепленный в мембране подопытный моллюск в процессе фильтрации «перекачивает» воду из одного отсека аквариума в другой. В отсеке, в который поступает вода из выводного сифона мидии, находится свободно перемещающийся по вертикали поплавок с закрепленным на нем зеркалом З. Перемещение поплавка по вертикали зависит от уровня воды в отсеке.

Изменение уровня воды регистрируется посредством отраженного от зеркала лазерного луча, источник которого — полупроводниковый лазер (650 nm, 5 mV) (рис. 2, Л). Лазер смонтирован на лабораторном штативе, на расстоянии примерно 50 см от зеркала. Луч, отраженный от зеркала, направляется на вертикальный экран Э, находящийся на расстоянии 5 м от всей установки (эти расстояния не имеют принципиального значения и подбираются в зависимости от конкретных условий). Перед началом экспериментов прибор калибруется. Для этого в больший отсек добавляют известный объем воды и фиксируют изменение положения луча на экране.

Количественное определение скорости фильтрации подопытных моллюсков осуществляли, перекрывая кран шунта и фиксируя время (с точностью до 0.1 сек), в течение которого луч преодолевал расстояние на экране, определенное при калибровке прибора. Точность измерений в данном случае составляла 0.1 мл/мин. Для повторных замеров кран шунта открывали, выравнивали уровень воды в обеих камерах и вновь повторяли замер. Описанная установка позволяет осуществлять только непродолжительные (точечные) измерения скорости

филтрации мидий, поскольку при длительных замерах, когда кран шунта закрыт, возникает эффект обратного давления, искажающий результаты измерений (Famme et al., 1986). Суть эффекта обратного давления заключается в достижении такой разницы уровней воды в отсеках, при которой начинается обратный ее ток через мантийную полость животного.

Для проведения непрерывных измерений фильтрационной активности мидий в течение длительного времени была разработана и испытана установка с развязкой потоков воды (Лезин, 2001). Эта конструкция позволяет определять скорость фильтрации подопытных моллюсков в течение длительного эксперимента при постоянном протоке свежей морской воды и избежать эффекта обратного давления. Схема такой установки приведена на рис. 3.

Как и в описанной выше конструкции, основу прибора составля-

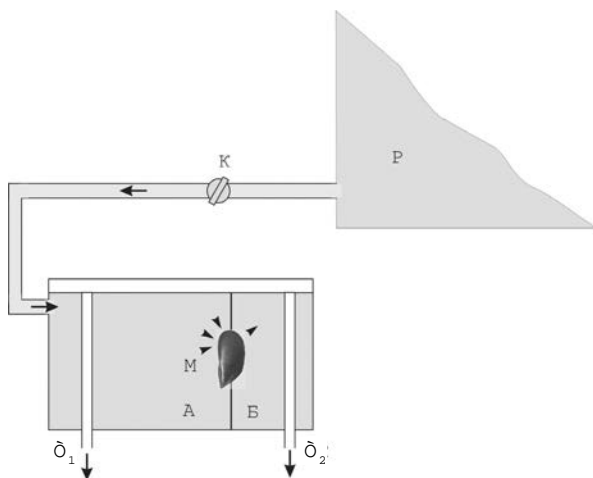


Рис. 3. Схема установки для долговременных измерений фильтрационной активности мидий. Пояснения в тексте.

ет аквариум с двумя отсеками, также разделенными резиновой мембраной. Крепление мидии в прорези мембраны осуществляется так же, как и в предыдущей установке. В отсек А по входящей трубке из резервуара Р постоянно и с одинаковой скоростью поступает свежая морская вода. Благодаря водомерной трубке T_1 избыток воды из отсека удаляется, в результате чего поддерживается ее постоянный уро-

вень. В отсеке Б, куда поступает профильтрованная моллюском вода, также установлена водомерная трубка (T_2), по которой избыток воды, эквивалентный объему, профильтрованному мидией, выводится наружу. Объем отфильтрованной воды может быть измерен как при помощи различного рода датчиков, так и обычным мерным цилиндром.

Описанные установки отличаются легкостью в изготовлении, компактностью, простотой эксплуатации, высокой точностью получаемых результатов, возможностью быстрого повторения экспериментов. В последнем варианте возможны долговременные эксперименты. Немаловажным преимуществом также является возможность быстрого получения результатов непосредственно в полевых условиях, что может представить интерес и для санитарной гидробиологии при анализе качества воды по скорости фильтрации двустворчатых моллюсков.

Все результаты экспериментов по дистантному влиянию морских звезд на скорость фильтрации мидий, изложенные в настоящей работе, получены с использованием описанной методики.

Однако, несмотря на перечисленные достоинства установок, существует ряд методических сложностей, связанных с их использованием. В частности, при отсутствии постоянного контроля двигательная активность мидий может искажать получаемые результаты. На точность получаемых данных также влияют такие факторы, как объем установки, размер подопытных животных, характеристики резиновой мембраны и др. В связи с этим, в последние годы коллективом используется измерительная аппаратура, основанная на качественно иных принципах (Лезин, Халаман, 2005).

Раздел I

Влияние абиотических и биотических (морские звезды) факторов среды на структуру поселений и физиологические характеристики мидий в различных экологических условиях

Скорость фильтрации мидий в присутствии морских звезд

В экспериментах использовали моллюсков размером около 30 мм, собранных с искусственных субстратов мидиевого хозяйства. Морских звезд, с длиной максимального луча каждой 5–7 см, отбирали с грунта в этой же акватории, глубина которой составляла 5–8 м во время отлива. Подопытных моллюсков и морских звезд содержали в отдельных аэрируемых аквариумах, помещенных в изотермическую камеру. Величины солености и температуры воды в аквариумах соответствовали природным условиям (24‰, 10–12 °С). Для исследования зависимости скорости фильтрации мидий от величины воздействия фактора присутствия хищника, воду в аквариуме, где содержались морские звезды, не меняли и их не кормили. В аквариуме с мидиями воду меняли регулярно.

Десять морских звезд выдерживали в течение 4 и 10 суток в аквариуме емкостью 40 л, затем эту воду использовали в опытах. В экспериментах осуществлялась частичная и полная замена воды в отсеке, где находился вводной сифон закрепленной в мембране мидии, на воду из аквариумов с морскими звездами, а также помещение непосредственно в этот отсек живой морской звезды, взятой из моря в месте сбора всего материала. При частичной замене воды в отсеке определенный ее объем удаляли и добавляли такой же объем «экспонированной» воды (в которой содержались морские звезды). Каждая серия экспериментов включала в себя пять повторностей с разными моллюсками. Перед началом каждого эксперимента определяли скорость фильтрации мидий в контроле. Сравнение данных в контроле и эксперименте позволило оценить скорость фильтрации моллюска в зависимости от дистантного присут-

ствия морских звезд. Для предварительной характеристики активного начала, выделяемого морскими звездами, пробы воды из аквариума с ними доводили до кипения, охлаждали, аэрировали и испытывали таким же образом, как и термически не обработанную воду из этого же аквариума. Для обработки полученных данных использовали стандартные методы линейной статистики.

Скорость фильтрации подопытных моллюсков в контроле за время экспериментов сохранялась практически на одном уровне (рис. 4).

При добавлении в отсек с вводным сифоном закрепленной в мембране мидии 60 мл воды из аквариума, где в течение 4 суток находи-

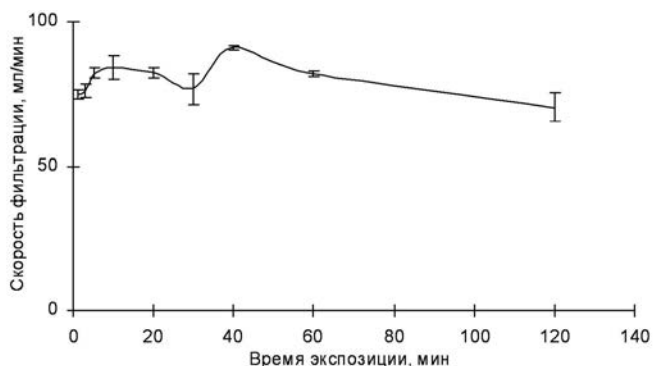


Рис. 4. Скорость фильтрации воды мидией в контроле. Здесь и далее для всех рисунков этого подраздела указан 95%-ный доверительный интервал.

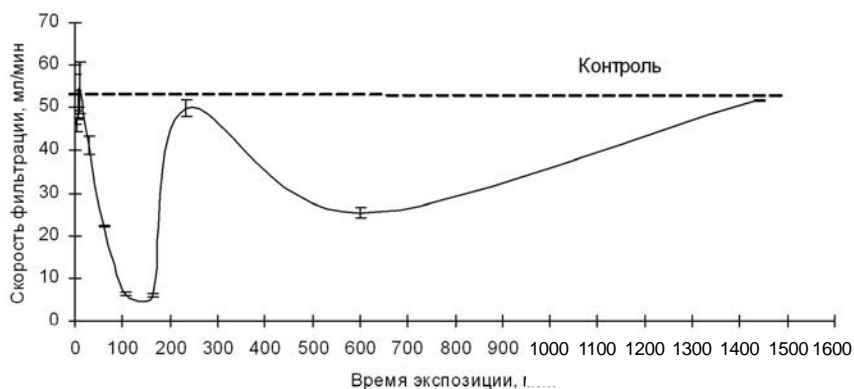


Рис. 5. Скорость фильтрации мидии при воздействии 60 мл воды из аквариума, где в течение 4 суток находились морские звезды.

лись морские звезды, наблюдалась следующая картина. Сначала отмечались незначительные колебания скорости фильтрации моллюска, затем резкое снижение этого показателя с последующим постепенным его восстановлением к концу эксперимента (рис. 5).

При добавлении такого же объема воды из аквариума с морскими звездами, которые находились в нем уже 10 суток, изменения фильтрационной активности мидий становятся более резкими, чем в предыдущем случае, и скорость фильтрации остается низкой на протяжении всего эксперимента (рис. 6).

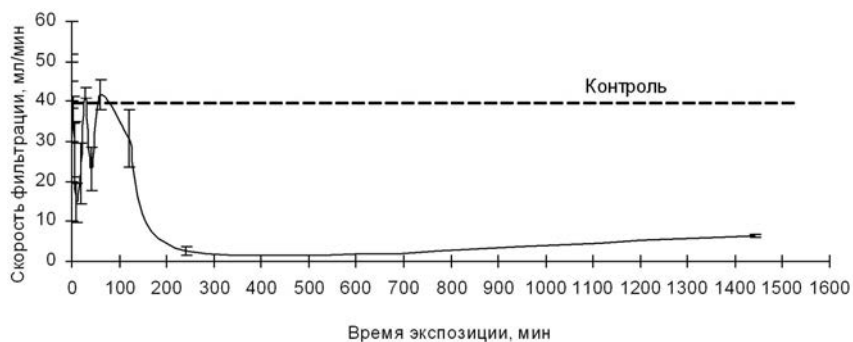


Рис. 6. Скорость фильтрации мидии при воздействии 60 мл воды из аквариума, где в течение 10 суток находились морские звезды.

При полной замене воды в отсеке на воду из аквариума с морскими звездами (экспозиция 10 суток), в течение всего эксперимента наблюдается практически полное угнетение фильтрации мидии (рис. 7).

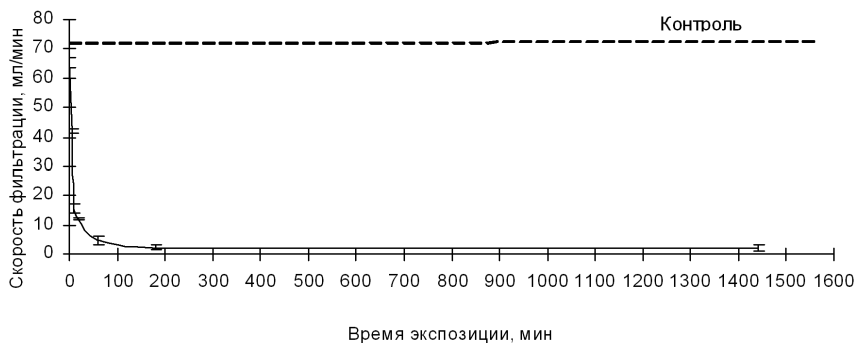


Рис. 7. Скорость фильтрации мидии при полной замене воды в установке на воду, в которой в течение 10 суток находились морские звезды.

Помещение в отсек с вводным сифоном мидии живой морской звезды сначала вызывает снижение фильтрации моллюска, однако в течение последующих 9 часов скорость фильтрации восстанавливается (рис. 8).

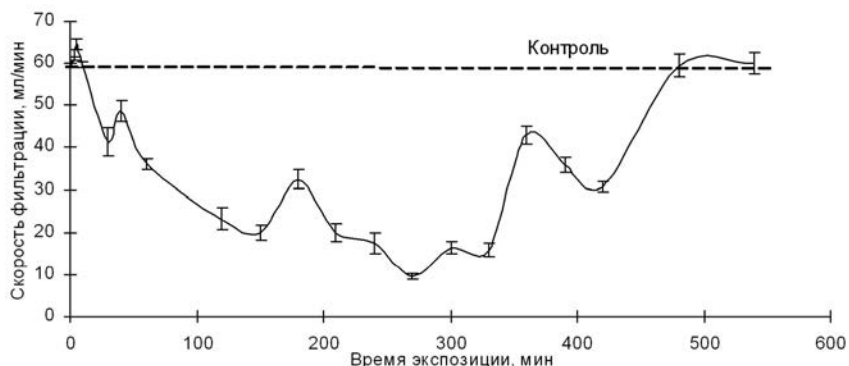


Рис. 8. Скорость фильтрации мидии при помещении в установку морской звезды.

В серии длительных (семь суток) экспериментов подопытных моллюсков попеременно подвергали воздействию воды (полная замена) из аквариумов с морскими звездами, находившимися там 10 суток, с последующей замены этой воды в отсеке на свежую морскую воду. Такие эксперименты всегда показывали одинаковый результат: в воде, где

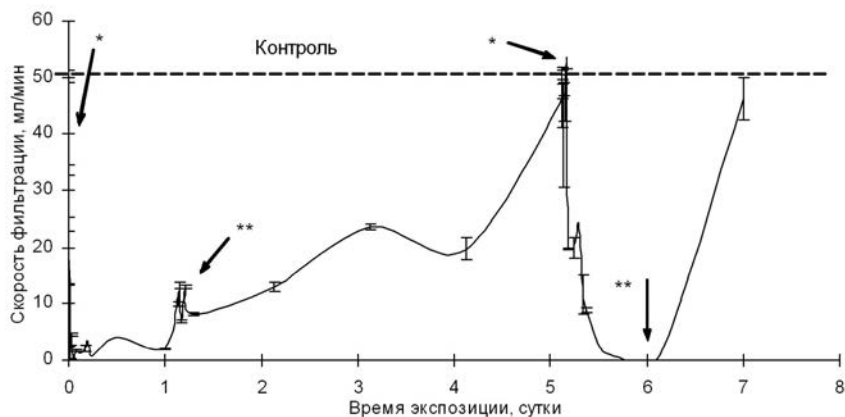


Рис. 9. Скорость фильтрации мидии при попеременной замене в установке свежей воды на воду, в которой в течение 10 суток находились морские звезды: * — вода из аквариума с морскими звездами, ** — чистая вода.

находились морские звезды, скорость фильтрации мидий угнеталась, а замена этой воды на свежую морскую приводила к восстановлению данного показателя до нормы. Интересно отметить, что при повторном воздействии на моллюска воды из-под морских звезд восстановление фильтрационной активности мидий происходит практически вдвое быстрее, чем в случае первого воздействия (рис. 9).

Добавление в отсек термически обработанной воды из-под морских звезд не влияло на фильтрационную активность мидий, между тем как в этом же опыте замена такой воды на термически не обработанную сразу же оказывала угнетающее воздействие на скорость фильтрации моллюска (рис. 10).

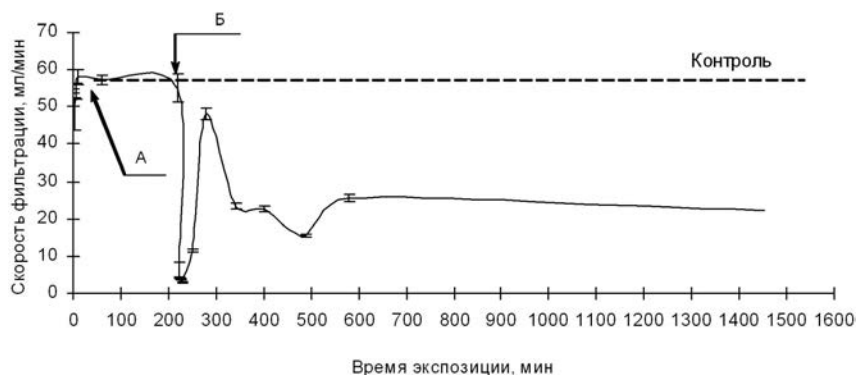


Рис. 10. Скорость фильтрации мидии при воздействии термически обработанной (А) и не обработанной (Б) воды, в которой в течение 10 суток находились морские звезды.

Постановка экспериментов для оценки влияния метаболитов морских звезд на некоторые физиологические и поведенческие характеристики мидий

Для исследования влияния морских звезд на такие физиологические и поведенческие показатели мидий, как динамика агрегативных процессов, биссусообразование, особенности формирования и структуры друз, была проведена серия экспериментов в лабораторных условиях.

Экспериментальные работы проводились в изотермических камерах, в 2 аквариумах емкостью по 400 л каждый. В аквариумах в течение

всего срока эксперимента температура воды и ее соленость были постоянными (11 °С, 24‰). Система принудительной циркуляции и подачи свежей морской воды была построена таким образом, что полная замена объема воды происходила в течение 3–4 суток. Такие условия эксперимента соответствовали естественной ситуации.

Мидии для эксперимента были отобраны с субстратов опытно-промышленного хозяйства, с глубины 0.5–1 м. Длина раковины моллюсков составляла 25–27 мм, возраст — 2–3 года. Перед использованием в эксперименте мидии были акклимированы к лабораторным условиям в течение нескольких суток. Каждый моллюск был помечен индивидуальным номером, нанесенным на створки раковины стальной иглой.

Мидии в аквариумах содержались в садках, подвешенных в толще воды. Садки были сделаны из сетки (перфорированный пластик), диаметр отверстий которой не позволял мидиям покинуть садок, но не препятствовал свободному водообмену. Нижняя часть садков конструктивно представляла раму из оргстекла, прикрепленную к сетке. В нижней части рамы в специальных пазах с помощью защелок крепилось дно садка. Такая конструкция позволяла в любой момент эксперимента извлекать дно садка с прикрепившимися моллюсками и производить необходимые измерения. Площадь дна садков составляла 0.25 м².

Морские звезды, собранные в акватории биостанции в районе опытно-промышленного хозяйства, также были акклимированы к лабораторным условиям в течение нескольких суток. Для эксперимента были отобраны 25 особей со средней длиной луча 10 см. Морские звезды были помещены в один из аквариумов с установленными здесь садками с мидиями и находились в нем в течение всего времени эксперимента. Кормление морских звезд производилось раз в неделю; в качестве корма использовали мидий той же размерной категории, что и в эксперименте.

В процессе эксперимента производились съемки ряда показателей через равные интервалы времени. Для этого извлекали дно садков с прикрепившимися моллюсками из аквариумов опытной и контрольной группы. Производили определение следующих показателей:

- количество агрегированных и одиночных особей;
- количество друз и число составляющих их моллюсков;
- линейные размеры друз.

Такая система съемок позволяла проследить как динамику процесса агрегации в целом, так и «судьбу» каждой друзы в отдельности. Кроме того, в некоторых случаях проводили определение активности

биссусообразования в опытной и контрольной группах по стандартной методике (Kulakowsky et al., 2001). Осуществлялся подсчет биссусных нитей, образованных каждым моллюском. У части отделенных биссусных нитей определяли диаметр с помощью окуляр-микрометра.

По завершении эксперимента были определены основные кондиционные индексы мидий.

Полученные данные обрабатывали с применением стандартных методов линейной статистики.

Влияние морских звезд на ростовые и кондиционные характеристики мидий

Ранее было продемонстрировано, что длительное пребывание мидий в присутствии хищника (морской звезды) значительно снижает скорость линейного роста моллюска (см. выше). Однако из литературных данных известно, что, помимо уменьшения линейного роста раковины, факт присутствия хищника может сказываться также на таких показателях, как вес мягких тканей, вес раковины, размер мускула-замыкателя и морфология раковины (Hancock, 1965, Seed, 1968). Для анализа этих характеристик по окончании длительного лабораторного эксперимента подопытные мидии были использованы для проведения необходимых измерений. Моллюсков взвешивали, затем вскрывали и извлекали мягкие ткани. Подсушенные на фильтровальной бумаге ткани взвешивали, также определяли вес высушенной раковины.

Полученные результаты показывают, что соотношение веса мягких тканей к общему весу моллюска у мидий, содержащихся с морскими звездами, на 10% ниже, чем у мидий в контрольной группе (рис. 11, А).

Анализ соотношения веса раковины и мягких тканей показал, что в опытной группе отношение веса раковины и тела (мягких тканей) моллюска почти вдвое превышает данный показатель в группе контроля (рис. 11, Б).

Таким образом, фактор постоянного присутствия хищника, помимо эффекта угнетения линейного роста, также влияет и на кондиционные показатели мидий. Мидии, живущие в присутствии морских звезд, имеют не только меньшие линейные размеры, но также меньшую массу мягких тканей и значительно более толстую раковину.

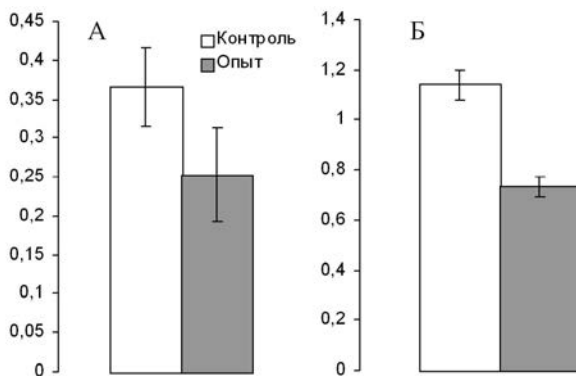


Рис. 11. Отношение веса мягких тканей к общему весу моллюска (А) и отношению веса раковины к весу мягких тканей (Б) в контрольной группе (контроль) и в присутствии морских звезд (опыт). По оси ОУ — отношение. Здесь и далее вертикальные линии отображают 95%-ный доверительный интервал.

Влияние морских звезд на активность биссусообразования мидий

В процессе исследования ростовых характеристик мидий неоднократно отмечался факт повышения активности биссусообразования мидий в присутствии морских звезд, что выражалось в большем числе биссусных бляшек на створках мидий и биссусных нитей в группе моллюсков, содержащихся с морскими звездами (Кулаковский, Лезин, 1999; Kulakowsky et al., 2001). В связи с данным фактом был произведен ряд кратковременных лабораторных тестов, направленных на исследование влияния морских звезд на скорость продукции биссуса. Молодые (2+) моллюски были рассажены в чашки Петри с морской водой. В контрольной группе использовали чистую морскую воду, в опытной — воду, в которой предварительно в течение недели содержались морские звезды. Через сутки производили подсчет биссусных нитей, образованных каждой мидией. Полученные результаты показали, что в присутствии морских звезд мидии в течение суток формируют в 2.5 раза больше нитей, чем моллюски в контрольной группе (рис. 12, А).

Высокая достоверность влияния фактора присутствия хищника подтверждается проведенным однофакторным дисперсионным анализом ($P < 0.005$).

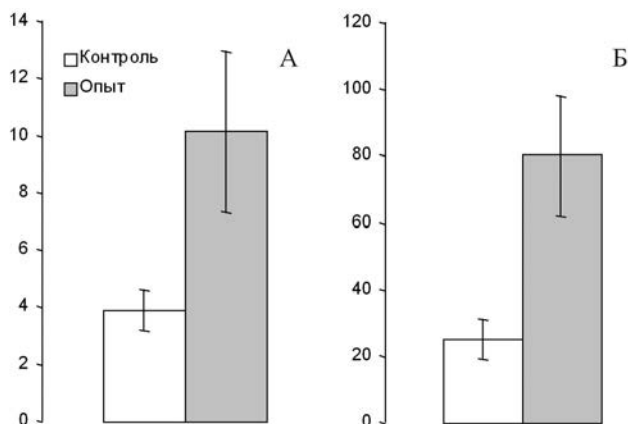


Рис. 12. Количество биссусных нитей, образованных мидиями в чистой морской воде (контроль) и в присутствии морских звезд (опыт) в течение суток (А) и в течение недели (Б). По оси ОУ показано число биссусных нитей (шт.).

Аналогичные измерения производились также в течение долговременных лабораторных экспериментов. Подсчет числа биссусных нитей проводили с интервалом в неделю. Полученные результаты показали, что, несмотря на значительное увеличение числа продуцируемых нитей по сравнению с краткосрочными экспериментами, сохраняется соотношение образованных нитей между опытной и контрольной группами моллюсков. Мидии в контрольной группе формировали в течение недели от 20 до 30 нитей, тогда как число нитей, образованных мидиями, содержащимися в воде из-под морских звезд, достигало 60–100 (рис. 12, Б).

Из литературных источников известно, что фактор присутствия хищника может влиять не только на количество продуцируемых биссусных нитей, но и на их физические параметры, такие как толщина и прочность (Dolmer, 1998). В связи с этим, кроме подсчета числа нитей, в эксперименте определяли также толщину биссусных нитей с помощью окуляр-микрометра. Нити, образованные мидиями в кратковременных экспериментах в присутствии морских звезд, имели диаметр до 0.08 мм, тогда как в контрольной группе толщина биссуса не превышала 0.04 мм (рис. 13, А).

Результаты измерений толщины биссусных нитей, сформированных в течение долговременного эксперимента (неделя), практически не отличались от данных, полученных в ходе краткосрочных тестов (рис. 13, Б).

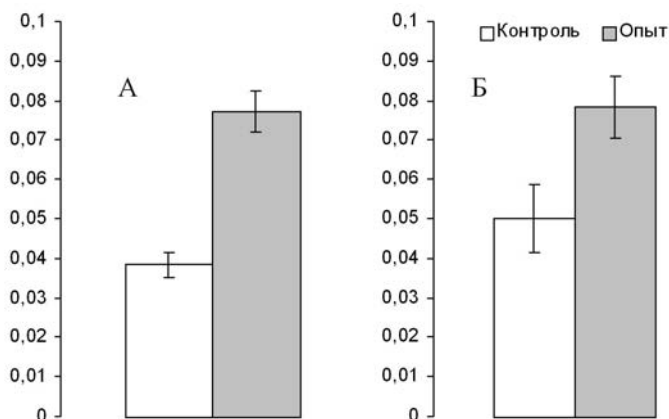


Рис. 13. Толщина биссусных нитей, сформированных мидиями в чистой воде (контроль) и в присутствии морских звезд (опыт) в течение суток (А) и в течение недели (Б). По оси ОУ — толщина нитей (мм).

Таким образом, проведенные эксперименты показали, что продукты метаболизма морских звезд активизируют формирование биссуса мидиями. В присутствии морских звезд мидии продуцируют в среднем в 2–2.5 раза больше биссусных нитей, чем в контрольных условиях. Прикрепляясь, мидии в первые сутки формируют от 4 до 12 нитей, в течение недели их число может возрастать до 100. При этом соотношение числа нитей в опытной и контрольной группах сохраняется. Биссусные нити, формируемые моллюсками в присутствии морских звезд, имеют существенно больший диаметр, чем в контроле. Изменения толщины продуцируемых нитей с течением времени не обнаружено.

Влияние морских звезд на характеристики процесса агрегации

Одной из важнейших характеристик динамики и развития поселения мидии является его пространственная структура, которая формируется в результате специфических агрегативных поведенческих реакций моллюска. Скорость формирования и пространственная организация агрегаций мидии определяется при этом как характеристиками биото-

па, так и действием внешних абиотических и биотических факторов. Исследованиями разных авторов было показано, что присутствие хищника может изменять как некоторые особенности процесса формирования агрегаций мидии, так и характеристики собственно друз (Кулаковский, Лезин, 1999; Кулаковский и др., 2001; Cote, Jelnikar, 1999).

Исследования организации мидиевых поселений на искусственных субстратах, применяемых в культивировании мидий, позволили определить основные характеристики пространственного распределения моллюсков на субстрате с цилиндрической поверхностью. Используя систему цилиндрических полярных координат, распределение мидий можно описать функцией трехмерной винтовой линии (Лезин, 1999). Мидии при таком способе распределения располагаются на субстрате сплошным рядом, как бы «обернутым» вокруг субстрата наподобие витков пружины.

Однако моделирование процессов формирования агрегаций на цилиндрической поверхности, как показали предварительные исследования, связано с рядом трудноразрешимых пока проблем. По этой причине для решения наших задач была использована модель распределения мидий на плоскости (дно садка). Несмотря на различия в развитии поселений мидий на плоской и цилиндрической поверхностях, существует ряд основных закономерностей, объединяющих формирование поселений мидии в природных биотопах и на искусственных субстратах.

В работах, посвященных исследованию процесса агрегации мидий, показано, что основные закономерности распределения моллюсков выявляются обычно уже в течение первых суток эксперимента (Лезин, 1999а; Халаман, Лезин, 2004; Cote, Jelnikar, 1999). Однако, как показали предварительные исследования, определить эффект присутствия хищника на ранних этапах агрегации мидий практически невозможно вследствие высокой вариабельности поведения моллюсков. По этой причине в данной работе мы оперируем более длительными временными интервалами и рассматриваем не столько процесс агрегации и начального формирования распределения мидий, сколько изменения в сформированной структуре в течение длительного времени.

При описании структуры распределения мидий мы выделяем три градации агрегаций, соответствующие, на наш взгляд, реальным этапам формирования друз мидии (Халаман, Лезин, 2004):

- первичные (первого порядка) агрегации, состоящие из 2–3 особей и способные в дальнейшем как увеличиваться, так и распадаться;
- вторичные (второго порядка) — состоящие из 4–7 моллюсков и

способные как увеличиваться, так и существовать далее (вероятность распада низкая);

- третичные (третьего порядка) — включающие 8 и более мидий и характеризующиеся четко выраженной спиралевидной структурой (Лезин, 1998).

Основная агрегативная активность мидий приходится на первые сутки эксперимента, в течение которых формируется более или менее постоянная картина распределения моллюсков. Дальнейшие изменения связаны в основном с периодическим формированием мелких друз первого порядка и с последующим укрупнением или деградацией уже сформированных скоплений.

Процент особей, входящих в состав агрегаций, варьирует в ходе эксперимента в обеих группах, однако в большинстве случаев более высокая доля агрегированных мидий отмечалась в присутствии морских звезд (рис. 14).

Количество сформированных друз также варьирует в процессе эксперимента, в основном за счет образования и распада агрегаций первого порядка.

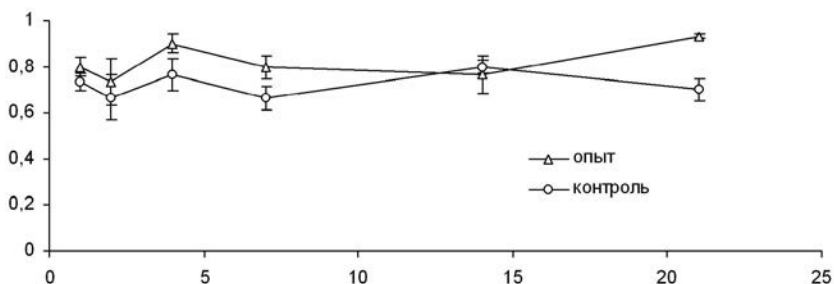


Рис. 14. Изменение процента агрегированных особей в ходе эксперимента в присутствии морских звезд (опыт) и в чистой воде (контроль). По оси ОУ — процент агрегированных особей, по оси ОХ здесь и далее в разделе — время (сутки).

В первые дни эксперимента отмечалось большее количество друз в контрольных условиях, тогда как в присутствии морских звезд обычно формировались 2–3 крупные агрегации (рис. 15).

Тенденция к формированию большого числа агрегаций в контрольных условиях сохранялась в течение некоторого времени. Затем количество друз в контрольной и опытной группах выровнялось.

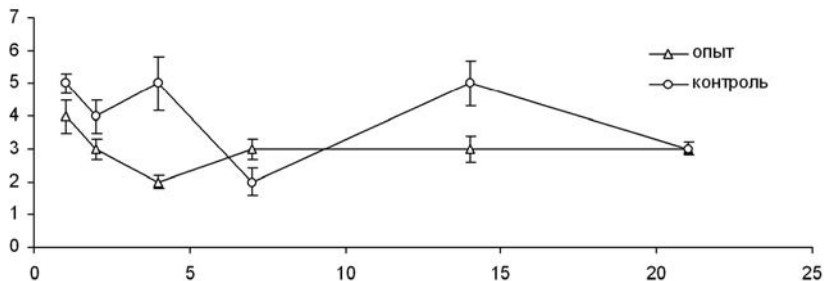


Рис. 15. Изменение количества друз в ходе эксперимента в присутствии морских звезд (опыт) и в чистой воде (контроль). По оси ОУ — число друз.

В присутствии морских звезд в течение первых суток эксперимента происходило формирование более крупных агрегаций, тогда как в условиях контроля увеличение размера друз происходило с меньшей скоростью (рис. 16, А).

При этом, если различия в максимальных размерах друз в двух группах постепенно сглаживались, средний размер агрегаций оставался выше в присутствии морских звезд в течение всего времени эксперимента (рис. 16, Б).

Доля агрегаций разного порядка существенно варьирует в ходе формирования стабильной пространственной структуры. В присутствии морских звезд в течение первых суток доли агрегаций разного размера приблизительно равны (рис. 17, А), затем наблюдается резкое снижение доли первичных агрегаций за счет их распада или укрупнения, одновременно резко возрастает процент крупных друз с четко выраженной спиралевидной структурой.

С течением времени происходит снижение до минимума числа агрегаций первого и второго порядков и большая часть моллюсков группируется в 1–2 крупных друзах.

В условиях контроля наблюдается иная картина распределения моллюсков по друзам разного размера (рис. 17, Б). В первые дни эксперимента заметно снижается доля друз второго и третьего порядков из-за резкого увеличения числа первичных агрегаций. В последующее время положение стабилизируется, и далее сохраняется соотношение, при котором доминируют агрегации второго порядка. Доли первичных агрегаций и агрегаций третьего порядка равны. Следует также отметить значительно меньший, чем в присутствии морских звезд, процент крупных друз.

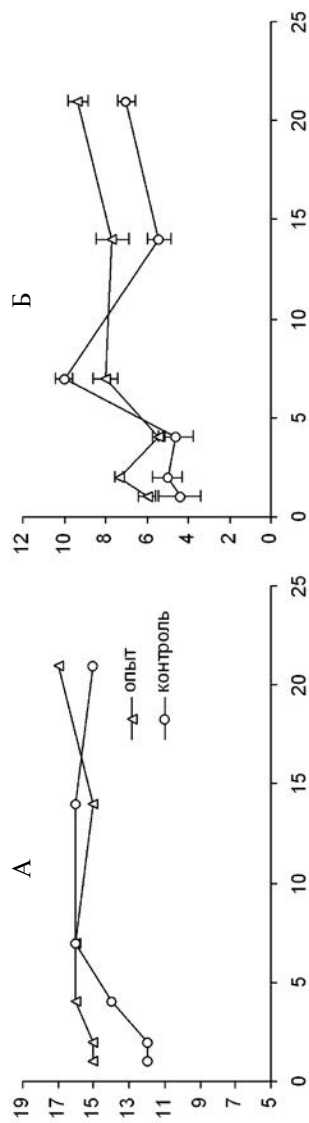


Рис. 16. Максимальный (А) и средний (Б) размер агрегаций мидий в присутствии морских звезд (опыт) и в чистой воде (контроль). По оси ОУ — количество мидий в друзах (экз.).

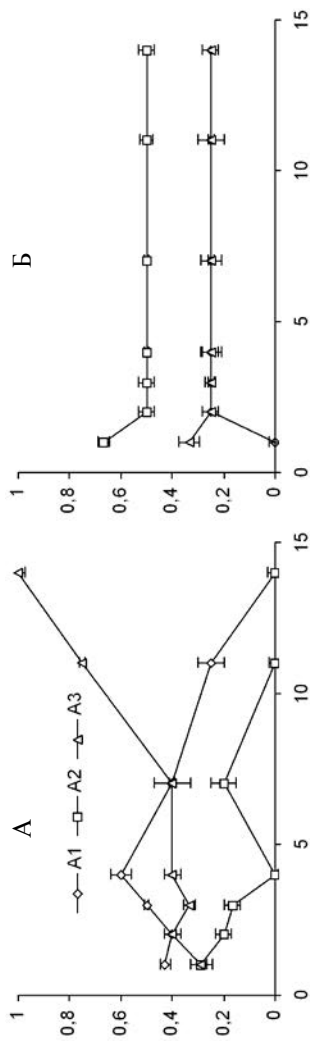


Рис. 17. Доля друз разного размера в процессе агрегации в присутствии морских звезд (А) и в чистой воде (Б). А1 — агрегации первого порядка, А2 — второго порядка, А3 — третьего порядка. По оси ОУ — доля агрегаций разного порядка.

Таким образом, выявлено существенное влияние морских звезд на процесс формирования агрегаций мидии. В обоих случаях — в присутствии морских звезд и в контроле — в течение первых суток наблюдалось формирование агрегаций разного размера. Эффект присутствия хищника, по данным наших экспериментов, выражается в более высокой доле моллюсков, участвующих в процессе формирования друз, и в более высокой скорости формирования агрегаций. В присутствии морских звезд формирование крупных (до 15–20 особей) друз происходит существенно быстрее, чем в контрольных условиях, при этом в ходе эксперимента также наблюдается и более высокий средний размер агрегаций. Значительные различия наблюдаются и в соотношении друз разного размера. В присутствии морских звезд имеет место процесс постепенного разрушения мелких агрегаций или их присоединения к крупным, в результате чего практически все агрегированные моллюски оказываются сгруппированными в 1–2 крупные плотные друзы, в то время как в контрольных условиях основу распределения составляют друзы из 2–6 особей.

Влияние морских звезд на коэффициент упаковки друз мидий

В длительных экспериментах у формирующихся друз мидий определяли коэффициент упаковки — показатель, определяющий, насколько плотно сгруппированы моллюски в агрегации (отношение суммы объемов раковин к объему друзы). Для этого перед началом экспериментов определяли средний объем раковины мидий, используемых в опыте. При каждой съемке результатов у всех крупных агрегаций (третьего порядка) измеряли их длину, ширину и высоту. Коэффициент упаковки определяли по формуле:

$$K_p = \frac{V \cdot n}{\pi \cdot L \cdot D \cdot H},$$

где V — средний объем раковины мидий, n — число мидий в друзе, L , H , D — линейные размеры друзы (длина, ширина и высота).

Полученные результаты показали, что максимальных значений коэффициент упаковки достигает в первые два дня эксперимента в группе моллюсков, содержащихся с морскими звездами (рис. 18).

В контрольной группе моллюсков за тот же период времени наблюдались существенно меньшие значения коэффициента. В дальнейшем

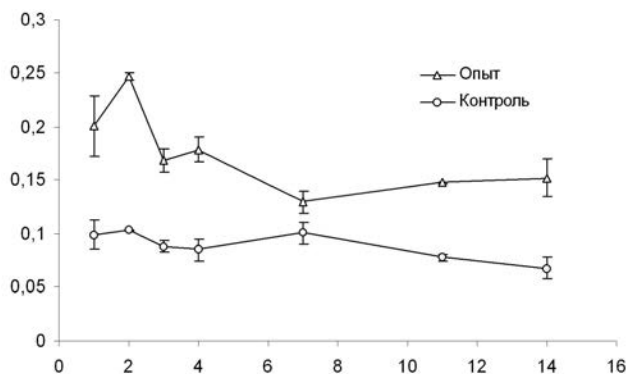


Рис. 18. Изменение коэффициента упаковки K_p друз мидий в процессе эксперимента в присутствии морских звезд (опыт) и в чистой воде (контроль). По оси ОУ — значения коэффициента.

наблюдается некоторое снижение значений коэффициента упаковки как в опытной, так и в контрольной группах, однако порядок различий между группами сохраняется.

В процессе эксперимента отмечаются значительные колебания значений, связанные, очевидно, как с внутренними изменениями структуры друз, так и с присоединением новых моллюсков. При этом интересно отметить существенно более низкий уровень разброса значений в контрольной группе. Наблюдаемые различия, очевидно, могут быть связаны с разницей в скорости формирования друз в контрольной и опытной группах (см. выше). Присоединение новых особей к периферии сформированной в первые дни компактной друзы (в присутствии морских звезд) сразу же снижает уровень коэффициента упаковки, тогда как встраивание новых моллюсков в рыхлые слабоструктурированные агрегации в контрольных условиях не оказывает влияния на общее значение коэффициента.

Таким образом, показано, что присутствие скоплений морских звезд в районе постановки марикультурных мидиевых хозяйств может оказать существенное негативное воздействие на развитие культивируемого объекта. Под воздействием метаболитов звезд рост мидий замедляется в несколько раз, моллюски формируют более массивную раковину, снижается относительный прирост мягких тканей. Происходит угнетение таких физиологических процессов, как фильтрация и потребление пищи. Присутствие морских звезд влияет также на ряд поведенческих характеристик моллюсков. Происходит нарушение структуры

поселений на искусственных субстратах. Моллюски формируют значительно более плотные поселения и с большей скоростью, чем в контрольных условиях, что может приводить к дополнительному снижению скорости роста. Образование отдельных крупных агрегаций, слабо связанных между собой, снижает эффективно используемую площадь субстратов.

Показанные взаимоотношения морских звезд и мидий необходимо учитывать при организации и эксплуатации промышленных мидиевых хозяйств в Белом море. В зависимости от конкретных условий ведения марикультуры, влияние хищника может оказать существенное негативное влияние на выход товарной продукции с хозяйств, что, в свою очередь, скажется на их экономической эффективности.

Варьирование индекса кондиции мидий в различных экологических условиях

При любом обосновании марикультуры прежде всего получают данные о росте объекта культивирования в искусственно создаваемых условиях. Чем выше темпы роста в этих условиях по сравнению с природными, чем больше выход товарной продукции за одинаковое время, тем более целесообразна сама марикультура. Такие данные, естественно, были получены и для мидий при разработке биотехнологии их культивирования в Белом море (Кулаковский, 2000). В рамках настоящей работы было исследовано, главным образом, изменение этого показателя при дистантном влиянии морских звезд на культивируемых мидий (о чем сказано выше). Что касается сравнительных данных по темпам роста мидий из разных биотопов, то результаты многолетних наблюдений практически сходны в этом отношении, и здесь целесообразно привести обобщенные результаты, которые можно использовать при прогнозировании выхода товарной продукции с мидиевых хозяйств в акваториях Чупинской губы.

Исследовались мидии с искусственных субстратов мидиевого хозяйства, мидии из естественных поселений верхней, средней и нижней литорали, а также из сублиторали. Мидии естественных (сублитораль) и искусственных поселений брались из биотопов со сходным водообменом. Отбирались для анализов мидии всех размерных групп, представленных в соответствующих выборках данного биотопа. Анализ данных по росту отдельных особей позволил определить закономерности

линейного роста мидий в рассмотренных биотопах. Определялись также: общая сырая масса (MO) мидий (с раковинной и мантийной жидкостью); сырая масса мягких тканей (MT) с точностью до 0.01 г. Сухую массу мягких тканей (MC) измеряли (с точностью до 0.0001 г) после высушивания в сушильном шкафу (18 часов при 80 °С). Для изучения соотношений массы и длины мидий были рассчитаны параметры степенных уравнений вида:

$$M = aL^b,$$

где a и b — константы уравнения.

Длину L везде выражали в миллиметрах, массу (MO , MT и MC) — в граммах.

Зависимость длины раковины от возраста у мидий в условиях мариккультуры оказывается практически линейной в течение первых пяти лет жизни. Таким образом, линейный рост культивируемых мидий в пределах этого срока можно описать уравнением:

$$L_t = 12.5 \pm 0.5 t,$$

где L_t — длина мидии (мм) ко времени t (год).

Данные по более длительному культивированию моллюсков свидетельствуют, что на шестом и седьмом годах жизни темп их роста замедляется и кривая роста выходит на плато (Sukhotin, Kulakowski, 1992).

Среди особей исследованных биотопов наибольшим темпом роста обладают мидии в условиях культивирования. 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. Еще более значимы эти различия по сравнению с литоральными особями.

Зависимость массы от возраста мидий в условиях культивирования (до возраста моллюсков 5+) выражается уравнением:

$$M_t = 0.225 t^{2.833},$$

где M — масса (г), t — время (год).

Культивируемые мидии возраста 5+ в 3.5 раза превышают по общей массе сублиторальных мидий того же возраста.

Процентное содержание сухой массы мягких тканей в сырой и общей массе мидий из разных биотопов по многолетним наблюдениям выглядят следующим образом.

Мидии с искусственных субстратов: в июле MC/MO составляет 6.1; MC/MT — 26.6. В ноябре эти соотношения составляют соответственно 4.3 и 18.8. Для мидий с литорали в июле $MC/MO = 3.6$ и $MC/MT = 17.7$. Для мидий из сублиторали в августе эти соотношения составляют 4.1 и 17.9.

Величина MT/MO составляет 0.226 (22.6%). Остальные 77.4% от общей массы приходятся на створки раковины и мантийную жидкость. В среднем, можно принять, что сухая масса составляет 4% от общей и 18% от сырой массы тела мидии. Отношение сухой массы к сырой и общей массе у моллюсков из разных биотопов в летний период зависит от конкретных условий данного сезона и связано с временными параметрами протекания нереста моллюсков в этот сезон. В табл. 1 приведены данные по весовым показателям культивируемых мидий для разных сезонов года. Отметим, что в каждый конкретный сезон эти параметры могут слегка варьировать, но для определения выхода товарной продукции с мидиевых хозяйств они вполне пригодны.

Здесь следует подчеркнуть, что для Белого моря умеренная температура воды и благоприятные условия питания определяют эффективность производственного процесса в осенний период. Это важно для планирования работ по сбору урожая с мидиевых хозяйств.

Таблица 1

Весовые показатели (П) культивируемых мидий

П	Апрель 3+	Июль 4+	Август 4+	Сентябрь 4+	Октябрь 4+	Ноябрь 4+
МО	6.81	8.36	8.93	9.52	10.44	11.66
MT	1.55	2.74	2.20	2.13	2.50	2.97
МС	0.25	0.43	0.32	0.37	0.41	0.56
MP	2.00	2.09	3.12	2.65	3.17	3.17
МЖ	3.26	3.53	3.61	4.74	4.77	5.52

МО — общая масса мидий, MT — масса сырых мягких тканей, МС — масса сухих мягких тканей, MP — масса створок раковины, МЖ — масса межстворчатой жидкости. Значения всех масс выражены в граммах.

Раздел II

Влияние марикультуры мидий на планктонное сообщество

Физико-географическая характеристика района исследования

Материал для всех исследований, приведенных в данном разделе, был собран в 1999–2004 гг. в районах расположения экспериментальных и опытно-промышленных мидиевых хозяйств: в губе Никольская ($\varphi = 66^{\circ}13.6'$ с.ш.; $\lambda = 33^{\circ}56.9'$ в.д.), Соностровской Салме ($\varphi = 66^{\circ}10'$ с.ш.; $\lambda = 34^{\circ}13'$ в.д.) и бухте Кривозерской близ мыса Картеш ($\varphi = 66^{\circ}19.5'$ с.ш.; $\lambda = 33^{\circ}40.1'$ в.д.). Схема расположения изучаемых акваторий приведена на рис. 19.



Рис. 19. Карта-схема изучаемой акватории.

Обработка материала и экспериментальные работы проводились на Беломорской биологической станции имени академика О.А. Скарлато Зоологического института РАН (мыс Картеш). Краткая физико-географическая характеристика районов исследования приведена ниже.

Никольская губа

Никольская губа (рис. 20) вдается в берег материка в 740 м к северо-северо-западу от острова Сосновец. С северо-запада губа ограничена островом Большой Медведок. Берега губы возвышенны и каменисты. В вершину губы впадает небольшая речка Никольская. Глубины в центре входа в губу составляют 40–60 м. В северной части губы лежит небольшой, покрытый лесом остров Малый Медведок, который разделяет вход в нее на два прохода. Посередине проходов глубины более 13 м, к берегу материка они резко уменьшаются. Губы Сидорова и Чупанда вдаются в южный берег губы Никольская. Глубины в губах, как и в вершине губы Никольская, менее 10 м (Люция Белого моря, 1995).

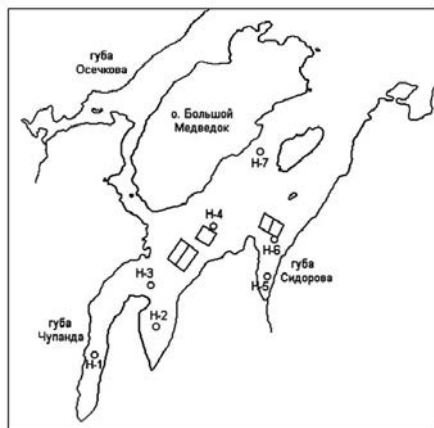


Рис. 20. Карта-схема Никольской губы. Н-1–Н-7 — станции пробоотбора.

Морфометрические характеристики губы Никольская (ширина — 1 км, длина — около 4 км) способствуют достаточно хорошему перемешиванию и довольно интенсивному обновлению водных масс. Это обеспечивается, прежде всего, приливно-отливными явлениями, а также ветровым перемешиванием. Приливные течения в губе, как и во всем Кандалакшском заливе, формируются полусуточной стоячей волной. Колебания уровня воды в губе синфазны, их амплитуда практически не меняется на всей акватории. Скорость приливных течений достигает 50 см/с в проливах и узостях, однако в центре губы не превышает 8–16 см/с (Кулаковский и др., 2003). Анализ изменений направлений течений в губе Никольская показал, что во время прилива

господствуют течения южных и юго-западных румбов. В фазу отлива преобладают северные и северо-восточные направления течений. Таким образом, основная масса воды перемещается перпендикулярно поперечному сечению губы. При этом хорошо аэрированные воды верхнего слоя с содержанием кислорода более 100% от насыщения поступают из Кандалакшского залива, а в придонном слое происходит обратное компенсаторное движение (Примаков, 2002).

С 1998 года в губе Никольской было поставлено несколько мидиевых хозяйств, последнее из которых существовало до 2001 года.

Соностровская Салма

Пролив Соностровская Салма отделяет от материка остров Соностров. Материковый берег пролива изрезан осушающими бухточками. Наибольшие из них находятся с северной и южной сторон небольшого полуострова, суживающего пролив до 93 метров. В южной части пролива Соностровская Салма лежат острова Тонисоар и Палосоар, а в северной части — остров Тыракасоар. Глубины в северной части пролива составляют 37–50 м, в узкой средней части 6–22 м, а в южной 10–26 м (Люция Белого моря, 1995). Основной водообмен акватории с морем осуществляется через более глубокую северную часть пролива. Наибольшие скорости течения наблюдаются в слое 2–8 м и достигают 22–27 см/с при отливе и 28–36 см/с при приливе (Бояринов, Петров, 1988).

В проливе Соностровская Салма выставляются плавучие садки для мидий (рис. 21).



Рис. 21. Плоты с мидиевыми субстратами.

Бухта Кривозерская

Бухта Кривозерская вытянута с северо-запада на юго-восток. Вход в бухту закрывает остров Феттах, образуя два пролива. Точка взятия проб расположена между о. Феттах и мысом Картеш в более узком и мелководном проливе. Из-за интенсивного водообмена в этом проливе в 1983 году было поставлено экспериментальное хозяйство для выращивания мидий, которое просуществовало 5 лет и было частично убрано, а частично затонуло. В настоящий момент посередине пролива имеется мидиевая банка, где мидии находятся в угнетенном состоянии, и на них кормится большое число морских звезд (*Asterias rubens*).

Материалы и методы

При анализе влияния промышленной мидиевой марикультуры на окружающую среду большое значение имеют исследования состояния планктонного сообщества на акватории культивирования. Наряду с анализом изменения состояния бентоса, данные по развитию планктонного сообщества являются основополагающими при расчетах нагрузки на исследуемую акваторию. Количество проб, собранных за период исследований для изучения сезонной изменчивости гидролого-гидрохимических параметров и структурно-функциональных характеристик планктона, приведено в табл. 2.

Помимо сезонных наблюдений, 29–30 июля 2000 г. в губе Никольская была проведена суточная съемка зоопланктона с параллельным сбором данных о распределении температуры и солености воды. Наблюдения проводились в двух точках: на станции Н-5 в кутовой части небольшой губы Сидорова, недалеко от места впадения ручья (глубина — 5–6 м) и на станции Н-6 — на выходе из губы (глубина — 8–10 м). Дискретность наблюдений по времени была около 3 часов. Наблюдения за температурой и соленостью проводились на горизонтах 1 м и дно. Также исследовались суточные динамики концентрации растворенного кислорода и кремния.

В 2001 г. суточная съемка выполнялась 14–15 августа. Гидрологические и гидрохимические наблюдения, включавшие в себя измерения температуры, солености, содержания растворенного кислорода, концентрации кремния и фосфора, выполнялись на станциях Н-3, Н-4 и Н-7 на горизонтах 0, 5, 10 и 20 м. На этих же станциях с помощью мор-

Таблица 2

Количество проведенных измерений и собранных проб
за период наблюдений

Год		Губа Никольская	Соностровская Салма	Кривозерская бухта
1999	Зоопланктон	27		
	Температура	28		
	Соленость	28		
	Биогены	37		
	Кислород	30		
	Хлорофилл «а»	11		
	Белок	11		
ЕЕА	18			
2000	Зоопланктон	11		
	Температура	17		
	Соленость	17		
	Биогены	12		
	Кислород	11		
	ПП	2		
	Хлорофилл «а»	2		
Белок	2			
2001	Зоопланктон	7		
	Температура	9		
	Соленость	9		
	Биогены	12		
	Кислород	9		
2003	Зоопланктон	1	2	
	Температура	2	4	7
	Соленость	2	4	7
	Биогены	2	4	5
	Кислород	2	4	7
	ПП			7
2004	Температура			6
	Соленость			6
	Биогены			1
	Кислород			6
	ПП			6

ской модифицированной вертушки ВММ проводились наблюдения за скоростью и направлением течения на горизонтах 1 и 10 м (13 измерений).

Температура воды определялась по показаниям глубоководных термометров типа ТГ, укрепленных в гильзах рамы морского опрокидывающегося батометра БМ-48, которым осуществлялся отбор воды. Электропроводность воды измерялась на электросолемере ГМ-65М, после чего по «Международным океанологическим таблицам» (1969) рассчитывалась соленость. Кроме показаний температуры и солености, в пробах воды определялось содержание растворенного кислорода и таких биогенных элементов, как кремний и фосфор. Гидрохимический анализ проводился на спектрофотометре СФ-16 по методикам, описанным в «Методах гидрохимических исследований океана» (1978). Пробы кислорода фиксировались на месте сбора раствором хлористого марганца и щелочно-иодидным раствором, а абсолютное содержание растворенного кислорода (мл/л) определялось по модифицированному методу Винклера. Относительное содержание кислорода рассчитывалось по таблицам растворимости кислорода в морской воде в зависимости от ее температуры и солености (Океанографические таблицы, 1975).

Первичная продукция (ПП) оценивалась с помощью кислородного метода в скляночной модификации (Руководство по методам биологического анализа..., 1980). При пересчете принималось, что 1 мг освобожденного кислорода соответствует 0.375 мг синтезированного углерода (Рекомендации..., 1984).

Для оценки биомассы бактерио- и фитопланктона измерялось содержание белка и растительных пигментов в морской взвеси. Пробы воды на хлорофилл (1–1.5 л) фильтровались вакуумным насосом Комовского через капроновые микропористые мембраны ТУ 15/16 ЭССР 3-85, диаметром 90 мм и с размером пор 0.2 мкм. Расчеты концентраций хлорофилла «а» и феофетина были сделаны в соответствии с уравнениями, рекомендуемыми Стрикландом и Парсонсом (Руководство по методам химического анализа..., 1977). При расчете биомассы бактерио- и фитопланктона исходили из того, что среднее содержание хлорофилла «а» в сырой биомассе планктонных водорослей равно 0.25% (Руководство по методам биологического анализа..., 1980), а среднее содержание белка в биомассе планктонных организмов составляет 2.5%. После экстрагирования пигментов на фильтрах определялся суммарный белок взвеси по методу Лоури (Lowry et al., 1951). В 1999 г. белок определялся с помощью стандарта γ -глобулина в Институте полярных морских исследова-

ний им. Альфреда Ведженера (Alfred-Wegener-Institut für Polar-und Meeresforschung, Bremerhaven), а в 2000 г. — по стандарту альбумина в лаборатории физиологии и биохимии растений БИННИИ.

Также, для ориентировочной оценки функционирования бактериопланктона в 1999 г. в пробах воды определялась экстрацеллюлярная гидролитическая активность бактериальных ферментов: Extracellular Enzyme Activity (ЕЕА), характеризующаяся скоростью ферментативного расщепления субстрата с флуоресцентной меткой (Richardot et al., 1999). В воду добавлялся бактериальный субстрат из флюоресцин-ди-ацетата, после чего пробы экспонировались в течение суток, а концентрация выделяемого бактериями флюоресцина периодически измерялась на флюориметре Labotron FFM 32. По скорости увеличения содержания флюоресцина в пробе рассчитывалась эстеразная активность бактерий (Норре, 1993).

Зоопланктон собирался замыкающейся сетью Джели с газом № 63 (размер ячеи 0.08 мм) и диаметром входного отверстия 36 см. Пробы фиксировались непосредственно после взятия нейтральным 40%-ным формалином до конечной концентрации в пробе 4%. Количественная обработка зоопланктонных проб осуществлялась в счетной камере Богорова по стандартным методикам (Руководство по методам биологического анализа..., 1980). Определение зоопланктона производилось по «Определителю фауны и флоры северных морей СССР» (1948) и руководству «Веслоногие ракообразные...» (1983). Биомасса зоопланктона (B_z) была рассчитана по средним весам, определенным В.Г. Богоровым (1939) и Н.М. Перцовой (1967) для отдельных стадий развития зоопланктонных организмов Белого и Баренцева морей. Если стадии не удавалось выделить, вес организмов вычислялся по линейным размерам с помощью номограмм Л.Л. Численко (1968).

Гидрологический режим и первичная продукция

Температура и соленость воды, а также содержание растворенного в воде кислорода являются хорошими показателями динамики и происхождения водных масс, что широко применяется в океанографической практике. Потребление кислорода на окислительные процессы и дыхание организмов непрерывно идет во всей толще моря, тогда как его поступление за счет газообмена с атмосферой и благодаря фотосинтезу происходит только в верхних слоях. При соответствующих

изменениях температуры и солености, а также в результате фотосинтетической деятельности организмов, может наблюдаться пересыщение воды кислородом, сопровождающееся отдачей его в атмосферу.

Наиболее полно гидрологический режим был исследован в губе Никольская (табл. 3).

На основании анализа вертикального распределения гидрологических характеристик в летнее время в губе Никольская можно выделить два слоя:

Таблица 3

Сезонные изменения гидролого-гидрохимических условий
в губе Никольская

Дата	Горизонт, м	t, °C	S, ‰	P	Si	Кислород	
				мкмоль/л		мл/л	%
30.06.99	0	17.2	21.66	0.64	14.18	7.00	117.7
	10	1.8	24.37	0.63	14.47	7.47	89.8
	17	0.1	25.73	0.97	17.94	7.80	91.1
14.07.99	0	16.5	21.93	0.63	11.13	6.86	114.6
	10	10.9	22.67	0.35	11.28	6.65	99.1
	20	-0.2	25.13	0.58	18.72	7.68	89.1
18.08.99	0	12.5	22.07				
	10	11.7	23.18				
	15	1.2	24.50				
07.09.99	0	11.0	26.84	0.13	11.63	7.80	119.8
	10	5.4	27.42	0.46	11.99	7.33	99.2
12.07.00	0	17.8	20.53				
	10	9.1	24.26				
	20	-0.2	27.31				
05.08.00	0	17.0	23.20	0.00	8.30	6.26	107.1
	10	12.0	24.68	0.00	10.28	6.12	95.3
	17	2.0	26.01	0.00	13.97	6.02	74.6
04.11.00	0	2.7	25.34			7.66	95.6
	10	3.6	26.40			7.78	100.0
05.07.01	0	12.4	22.1			7.51	115.3
	10	4.0	24.6			8.21	105.4
26.09.01	0	8.5	25.8	0.29	4.25	6.99	100.7
	10	0.7	25.7	0.33	7.09	7.51	89.1
	20	0.4	27.0	0.53	15.60	7.08	84.2
16.07.03	0	16.7	22.6	0.20	7.09	6.89	116.0
	14	9.8	23.6	1.11	12.83	6.66	97.5

Таблица 4

Первичная продукция, деструкция и некоторые гидролого-гидрохимические характеристики воды
в районах исследования

Дата	Станция	t, °С	S, ‰	Фосфор мкмоль/л	Кремний мкмоль/л	Кислород		Продукция мгС/м ³ · сут.	Деструкция
						мл/л	%		
5.08.00	Губа Никольская	17.0	23.2	0.00	8.30	6.26	107.1	146.1	450.3
14.08.00		16.3	23.5	0.05	9.50	6.54	109.8	133.9	186.6
11.07.03	Бухта Кривозерская	14.5	23.5	0.11	6.30	6.38	103.4	30.0	63.7
16.07.03	Соностров	18.2	19.6	0.16	20.56	6.81	116.2		
16.07.03	Губа Никольская	16.7	22.6	0.20	7.09	6.89	116.0		
25.07.03		18.3	23.4	0.22	11.63	6.09	106.4	541.6	64.9
05.08.03		19.0	22.4	0.30	11.98	5.28	92.9	86.1	26.2
08.08.03	Бухта Кривозерская	17.5	22.4	0.37	12.33	5.43	92.8	108.6	22.5
16.08.03		16.3	23.9	0.00	11.34	5.74	96.7	78.8	13.1
27.08.03		14.2	24.3			6.90	111.6	471.0	115.8
08.09.03		12.5	24.3			6.48	101.1	236.3	16.4
07.06.04		6.2	19.8			7.67	100.7	59.0	64.4
19.06.04		11.6	20.2			7.87	117.3	91.2	96.5
28.06.04	Бухта Кривозерская	14.9	18.9			7.23	114.9	32.2	107.3
08.08.04		18.0	23.9			5.82	101.4	96.5	10.7
19.08.04		14.8	24.0	0.06	8.21	5.76	94.3	42.9	21.5
29.08.04		13.3	23.9			5.94	94.1	10.7	16.1

1. Поверхностный слой распространяется до 15 м и подвержен значительным сезонным изменениям температуры. Средняя соленость составляет 22–24‰.

2. Придонный слой лежит глубже 15 м и характеризуется относительным постоянством гидрологического режима. Средняя температура этого слоя составляет 5 °С, а соленость — около 27‰.

Результаты гидрологических исследований на других акваториях приведены в табл. 4.

Как видно из таблицы, с прогревом верхних слоев воды увеличивается парциальное давление растворенных в них газов и, соответственно, уменьшается обмен кислородом между приводным слоем атмосферы и поверхностью воды. С момента достижения стопроцентной насыщенности кислородом дальнейший прогрев воды сопровождается уменьшением абсолютного содержания кислорода за счет отдачи его в атмосферу. При этом насыщенность воды этим газом остается близкой к 100% или, в силу отставания процессов эвазии от роста температуры воды, несколько выше. Минимальное количество растворенного кислорода в верхних слоях воды совпадает со временем наибольшего их прогрева. Совместное повышение температуры и абсолютного содержания кислорода может происходить за счет интенсификации фотосинтетической активности. Это наблюдается в районе Сонострова, воды которого наиболее аэрированы по сравнению с другими изучаемыми акваториями.

Первичная продукция и деструкция изучались в 2000 г. в губе Никольская и в 2003–2004 гг. в бухте Кривозерская. Полученные результаты оказались вполне сопоставимы с литературными данными. Варьирование величин первичной продукции в различные годы может быть связано не только с различиями в методиках, но и с межгодовыми различиями в прогреве воды. Например, по данным Боброва и др. (1995), средняя продукция в июле 1983 г. составила 130 мгС/м³·сут., при температуре воды 10.55 °С. По собственным данным, средняя продукция фитопланктона в 2002 г. составляла 64.7, а в 2003 г. — 267.2 мгС/м³·сут. При этом средняя за период проведения наблюдений температура в 2002 г. была почти на шесть градусов ниже, чем в 2003 г. (9.9 и 16.1 °С соответственно). Однако в 2004 году первичная продукция, определенная с помощью кислородного метода, составила лишь 61.8 мгС/м³ в сутки при средней температуре 14.7 °С (Примаков, 2004; Primakov, in press). Это может быть объяснено различиями в метеорологической обстановке (2004 год был более пасмурным и дождливым).

Оценка показателей обилия основных компонентов планктонного сообщества

Любое планктонное сообщество можно разделить на бактерио-, фито- и зоопланктон. Поскольку методы определения численности бактерий достаточно трудоемки, для ориентировочной оценки функционирования бактериопланктона был выбран такой показатель, как экстрацеллюлярная энзиматическая активность бактерий (ЕЕА), характеризующаяся, как отмечено выше, скоростью ферментативного расщепления субстрата с флуоресцентной меткой (Richardot et al., 1999).

Биомассы бактериопланктона (B_{bac}) и фитопланктона (B_{ph}) рассчитывались по содержанию в воде белка и хлорофилла «а».

Данные по некоторым характеристикам бактерио- и фитопланктона представлены в табл. 5.

В губе Никольская среднее отношение $B_{\text{ph}}/B_{\text{bac}}$ достигало 0.21 ± 0.04 , в то время как аналогичные исследования на открытых акваториях Кандалакшского залива показали, что там эта величина составляет 0.08 ± 0.03 . По всей видимости, это связано с тем, что в бухте расположено мидиевое хозяйство. Подтверждением этому являются данные, свидетельствующие о том, что средняя величина уменьшения содержа-

Таблица 5

Энзиматическая активность, биохимические компоненты морской взвеси и расчетная биомасса бактерио- и фитопланктона

Станция	Дата	ЕЕА (нмоль/мл·ч)	Белок (мкг/л)	Хл. «а» (мкг/л)	B_{bac} (мг/м ³)	B_{ph} (мг/м ³)	
Н и к	Н-2	0.03	32.22	0.12	1240.2	48.5	
	Н-4	0.08	18.45	0.13	687.5	50.4	
	Н-7	0.20	13.21	0.17	461.8	66.8	
о л ь	Н-1	0.02	48.88	0.34	1817.9	137.3	
	Н-4	0.02	21.75	0.53	657.9	212.0	
	Н-7	0.05	14.89	0.46	410.6	184.8	
с к	Н-5	—	33.97	0.33	1226.6	132.3	
	Н-6	—	50.99	0.66	1777.5	262.1	
а я	Н-1	0.04	33.17	1.14	869.1	457.7	
	Н-4	0.61	50.08	1.29	1488.3	514.9	
	Н-7	0.63	37.93	0.91	1154.5	362.7	
	Н-4	5.08.00	—	80.21	1.04	2792.5	416.0
	Н-7	15.08.00	—	70.58	0.44	2647.2	176.0

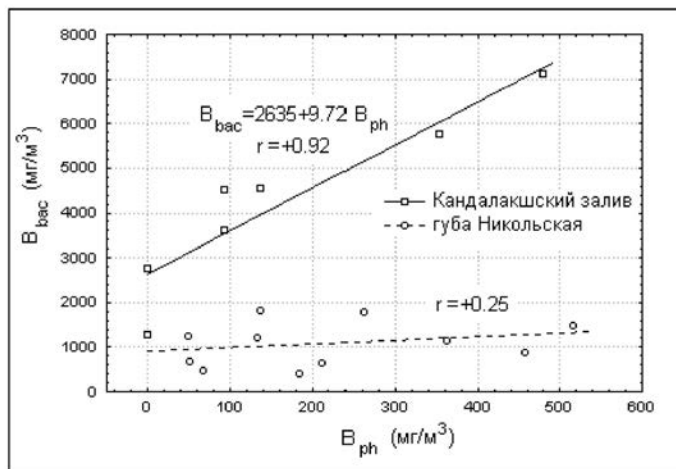


Рис. 22. Корреляция между биомассами бактерио- и фитопланктона в открытой части залива и на акватории мидиевого хозяйства в 1999 г.

Таблица 6

Плотность (N_z) и биомасса (B_z) зоопланктона в 2003 г.
(горизонт 0–10 м)

Организмы	N_z (экз./м ³)			B_z (мг/м ³)		
	Сон-остров	Никольская	Залив	Сон-остров	Никольская	Залив
Pseudocalanus minutus	640	1650	179	38.4	99.0	10.7
Oitona similis	4053	22500	6000	20.3	112.5	30.0
Microsetella norvegica	3200	4613	5000	16.0	23.1	25.0
Acartia longiremis	107	0	36	2.1	0.0	0.7
Centropages hamatus	0	563	0	0.0	16.9	0.0
Temora longicornis	0	263	36	0.0	5.3	0.7
Nauplii	1867	2250	2643	5.6	6.8	7.9
Evadne nordmanni	533	1688	1214	10.1	32.1	23.1
Podon leuckarti	133	263	107	2.9	5.8	2.4
Sagitta elegans	10	113	0	1.2	13.5	0.0
Bivalvia	1333	1050	250	40.0	31.5	7.5
Gastropoda	933	788	500	28.0	23.6	15.0
Cyrripedia	173	113	107	1.4	0.9	0.9
Parafavella denticulata	800	3600	1214	0.1	0.4	0.1
Helicostomella subulata	213	1800	286	0.0	0.2	0.0
Fritillaria borealis	133	900	1071	2.7	18.0	21.4

ния взвешенного белка при протекании воды через мидиевое хозяйство составляет около 100 мг на 1 м³ воды (Маслов, 2000). Следствием фильтрационного питания мидий является снижение пула белка на акватории губы Никольская, что в свою очередь приводит к уменьшению силы корреляционных связей между структурными характеристиками бактерио- и фитопланктона (рис. 22).

Корреляции между биомассами бактерио- и фитопланктона и экстрацеллюлярной энзиматической активностью в губе Никольская также оказались достоверно ниже, чем на открытых акваториях Кандалакшского залива. Таким образом, очевидно существенное влияние, оказываемое поселениями культивируемых мидий на количество морской взвеси в пределах акватории марихозяйства (Примаков, 2003).

Показатели обилия и биомасса зоопланктона в губе Никольская, Соностровской Салме и открытой части Кандалакшского залива представлены в табл. 6.

Как видно из таблицы, на всех акваториях по плотности доминируют циклоп *Oithona similis* и гарпактицида *Microsetella norvegica*, в то время как доминантами по биомассе являются *O. similis* и *Pseudocalanus minutus*. Достоверные различия между открытой частью Кандалакшского залива и местами расположения мидиевых плантаций наблюдаются только в количественном составе меропланктона. В губе Никольская и в Соностровской Салме личинки *Bivalvia* (в основном *Mytilus edulis*) являются субдоминантной группой, и их количество более чем в четыре раза превышает таковое на открытых акваториях залива.

Гидрологическая структура вод и вертикальное распределение зоопланктона

Известно, что на распределение зоопланктона чрезвычайно важное влияние оказывают гидрологический и гидродинамический режимы акваторий, без изучения которых оказывается невозможным правильное понимание закономерностей пространственной организации зоопланктонного сообщества. Для выяснения влияния этих факторов на качественный и количественный состав зоопланктона в губе Никольская в 2000 и 2001 гг. были проведены две суточные съемки зоопланктона (29–30.07.2000 и 14–15.08.01). При этом зоопланктонные сборы сопровождалось изучением гидрологического, гидрохимического и гидродинамического режимов изучаемых акваторий.

Исследования гидрологического режима в 2000 г. показали, что температурная стратификация была преимущественно устойчивой, только под утро 30.07 появилась температурная инверсия, связанная с ночным выхолаживанием поверхностного слоя. Соленость увеличивалась с глубиной. Наблюдалось устойчивое повышение солености от ст. Н-5 (22–25‰) к ст. Н-6 (24–27‰), что было связано с распреснением вод кутовой части. Изменчивость термогалинных характеристик во времени характеризовалась выраженной тенденцией к выравниванию градиентов температуры и солености с глубиной. При этом приливной цикл проявлялся в колебаниях обеих характеристик довольно слабо. Коэффициенты корреляции выявили некоторую связь солености с фазой приливного течения, которая характеризовалась повышением поверхностной солености на ст. Н-5 и уменьшением придонной солености на ст. Н-6 в моменты максимальных скоростей приливных течений (смена вод). Таким образом, выравнивание термогалинных характеристик, видимо, не являлось локальным процессом, а было связано с интенсивностью приливного перемешивания на всей акватории. Изменения солености и концентрации кремния носили синусоидальный характер с 6-часовым циклом, но находились в противофазе. Средняя суммарная плотность зоопланктонных организмов была достаточно высока и составляла около 46000 экз./м³. Биомасса равнялась 280 мг/м³ (Башмачников, Примаков, 2000).

В 2001 г. суточная съемка была выполнена 14–15 августа. Дневная температура воды в верхнем десятиметровом слое практически не менялась и составляла около 16.4 °С. Ночью в этом слое наблюдалась обратная температурная стратификация за счет остывания поверхности воды до 15.8 °С. На глубине 20 м средняя температура составляла 5.3 °С. Соленость менялась от 23.5‰ на поверхности до 27.2‰ у дна. Верхние слои воды были хорошо аэрированы, относительное содержание кислорода составляло более 100%, в то время как в нижних горизонтах эта величина не превышала 80% от насыщения. Концентрация кремния увеличивалась с глубиной от 9–10 до 18 мкмоль/л. Концентрация фосфора в одних и тех же горизонтах сильно варьировала в зависимости от времени суток, но сохранялась общая тенденция увеличения концентрации с глубиной. В верхнем десятиметровом слое среднее содержание фосфора составляло 0.16 мкмоль/л, а у дна увеличивалось до 0.35–0.74 мкмоль/л. Количественные показатели зоопланктона были гораздо ниже, чем в предшествующем году, что в большей степени объясняется естественными межгодовыми флуктуациями. Плотность организмов составляла 7000 экз./м³, биомасса — 70 мг/м³.

Для изучения связи распределения зоопланктона с гидрологическими параметрами был применен корреляционный анализ (табл. 7).

К группе организмов, отрицательно скоррелированной с температурой и положительно с соленостью, относятся, прежде всего, холодолюбивые виды, такие как *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus minutus*. Противоположную группу составляют ветвистоусые ракообразные, науплиусы веслоногих раков и гарпактицида *Micrositella norvegica*, придерживающаяся верхнего двухметрового слоя. Большую группу, не приведенную в таблице 7, составляют виды, численность которых слабо скоррелирована с этими гидрологическими параметрами. К этой группе относятся эврибионтные виды, такие как *Oithona similis*, либо те виды, на распределение которых большее влияние оказывают, по-видимому, факторы иного происхождения (конкуренция за пищу, хищничество и т.п.).

Влияние гидродинамического режима на распределение зоопланктона

Таблица 7

Коэффициенты корреляции численности некоторых организмов зоопланктона с температурой и соленостью воды по данным суточных съемок

Организмы	29–30.07.99		14–15.08.00	
	t, °C	S, ‰	t, °C	S, ‰
<i>Calanus glacialis</i>	–	–	–0.45	0.39
<i>Pseudocalanus minutus</i>	–0.58	0.58	–0.20	0.30
<i>Fritillaria borealis</i>	–0.34	0.41	–0.56	0.55
<i>Centropages hamatus</i>	–0.34	0.40	–0.50	0.80
<i>Micrositella norvegica</i>	0.04	–0.15	0.72	–0.81
<i>Evadne nordmanni</i>	0.38	–0.82	0.74	–0.78
<i>Podon leuckarti</i>	0.34	–0.79	0.74	–0.76
<i>Nauplii</i>	0.73	–0.78	0.79	–0.90

Анализ воздействия приливной гидродинамики на зоопланктон в губе Никольская показал, что колебания численности зоопланктона имеют шестичасовой цикл, связанный с приливным ритмом (рис. 23).

Из рисунка видно, что изменения численности зоопланктона в верхнем и нижнем горизонтах происходят в противофазе друг с другом. Это позволяет предположить, что в фазе полной воды зоопланктонные организмы концентрируются в основном в верхнем десятиметровом слое, а

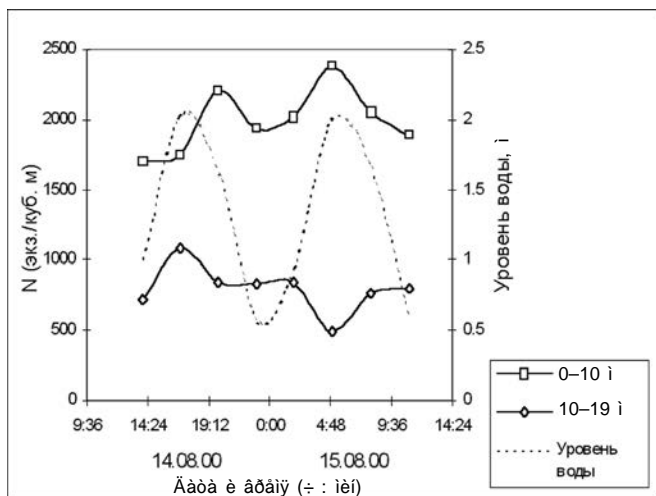


Рис. 23. Суточная динамика суммарной численности зоопланктона в Никольской губе (станция Н-7).

в фазе малой воды — в нижнем. Возможным объяснением этого явления может служить то, что зоопланктонные организмы могут активно использовать сдвиг в скорости потоков, чтобы поддерживать горизонтальную позицию в вертикально стратифицированных губах при наличии течений, меняющих свое направление на глубине и поверхности. Это достигается за счет вертикальных миграций в области сдвига (Kimmerer, McKinnon, 1987; Hill, 1998). В результате этих миграций на выходе из губы Никольская средняя плотность зоопланктонных организмов в течение суток остается практически неизменной (1390 ± 30 экз./м³), несмотря на высокие (до 50 см/с) скорости течений. Таким образом, можно заключить, что видовой состав зоопланктонного сообщества определяется в основном гидрологическим режимом акватории, а его количественное распределение зависит от гидродинамических условий.

Полученные данные позволяют считать акваторию губы Никольской перспективной при организации здесь промышленной марикультуры мидий. Собственно, это подтверждается и тем, что такое хозяйство уже функционировало в данной акватории вплоть до 2001 г., когда был собран весь урожай мидий и убраны с акватории конструкции хозяйств. При возобновлении подобных работ в данной акватории необходимо учитывать гидродинамику вод и располагать элементы хозяйства с учетом настоящих данных.

Сравнительная оценка численности личинок мидий в планктоне и интенсивности их оседания на подвесные и донные субстраты в зависимости от экологических условий в районах марикультуры

Многолетние ежегодные наблюдения за распределением личинок мидий на акватории губы Чупа свидетельствуют, что они обычно появляются во второй декаде июля при температуре поверхностного слоя воды 10–13.5 °С. Массовое же их появление наблюдается с конца июля по август включительно. Довольно часто в сезоне выявляются два пика численности личинок: первый, в конце июля — начале августа (при температуре поверхностного слоя воды 13.5–15 °С), и второй, в конце августа (при колебаниях температуры воды от 9.5 до 15 °С). В первой половине октября, при перепаде температуры воды с 8.3 до 4.0 °С, личинки мидий в планктоне не встречаются. Характер распределения личинок мидий как во времени, так и в пространстве в отдельные годы подвержен значительным колебаниям, что связано главным образом с величинами температуры воды. Количество личинок мидий в верхних слоях воды (главным образом 0–5 м) изменяется также в зависимости от времени суток, от погодных явлений (ветер, дождь, перепады температуры, освещенности и др.). При сильном волнении может наблюдаться значительное перемешивание поверхностного слоя воды, когда от поверхности до глубины 20 м практически устанавливается гомотермия. При такой ситуации личинки мидий (как, собственно, и все представители меропланктона) равномерно распределяются в этом слое. По мере восстановления обычной температурной стратификации, при которой зона термоклина проходит в районе 10-метрового горизонта, плотность личинок мидий над этой зоной увеличивается.

В табл. 8 приведены данные по плотности личинок мидий (экз./м³) в верхнем 5-метровом слое в устьевой части губы Чупа в 2001 г.

В последующие сроки наблюдений этого сезона личинок в планктоне не было. Отметим, что речь идет о личинках, которые еще не прошли метаморфоз, поскольку явление вторичного оседания может иметь место и значительно позже, особенно во время осенних штормов. Выполненные в этот же сезон съемки по акватории губы Чупа подтвердили прежние данные о том, что распределение личинок по всей акватории примерно равномерное.

Таблица 8

Плотность личинок мидии (N) в поверхностном слое

Дата	t, °C	N, экз/м ³
10.07.01	15.0	255
13.07.01	15.0	978
17.07.01	13.0	1105
18.07.01	14.0	510
19.07.01	13.8	552
21.07.01	16.1	297
23.07.01	14.2	340
24.07.01	13.0	425
27.07.01	13.4	1147
29.07.01	13.8	850
1.08.01	11.2	212
5.08.01	11.0	340
7.08.01	11.6	297
14.08.01	13.0	100
15.08.01	13.0	100
26.08.01	10.0	0

В общем случае для акватории Чупинской губы можно отметить, что максимальное количество личинок мидий в планктоне поверхностного (0–5 м) слоя воды приходится на время, когда происходит стабильный прогрев относительно более глубоких слоев воды, что означает начало размножения особей сублиторальных естественных популяций, соответственно, и появление их личинок в поверхностных горизонтах. Имеющиеся естественные колебания (во времени и пространстве) плотности личинок мидий в планктоне акватории не ограничивают перспективы промышленной мидиевой марикультуры. Здесь необходимо отметить, что наличие достаточного количества личинок мидий в планктоне акватории — это только одна составляющая вопроса достаточности «посадочного» материала при организации промышленных хозяйств. Большое значение имеют данные и о качественной характеристике личинок, о механизмах, регулирующих процессы оседания, метаморфоза и дальнейшего развития молоди на искусственных субстратах.

Исследования оседания личинок мидий на разного рода искусственные субстраты в целях марикультуры осуществляются в акватории губы Чупа с 1975 г. Суммируя результаты многолетних наблюдений, можно заключить, что наряду с общими закономерностями существуют

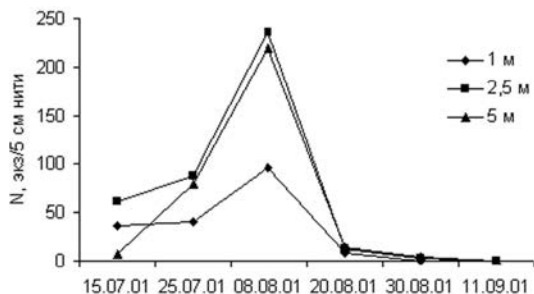


Рис. 24. Динамика численности личинок мидии (N) на искусственных субстратах в бухте Лебяжьей.

и отличия, связанные, главным образом, с конкретными условиями каждого года, что отражается, прежде всего, на временных параметрах оседания. Наиболее пригодными для оседания моллюсков являются шероховатые по структуре, покрытые пленкой микрообращения гидрофобные субстраты, имеющие светлую окраску. Для целей промышленной марикультуры мидий были рекомендованы искусственные субстраты из капроновой дели или, что лучше, из капроновой веревки, диаметром 15–25 мм. Длина отдельного субстрата — 3 м. Оседание педивелигеров на искусственные субстраты обычно начинается в последней декаде июля при температуре воды в 13–14 °С. В конце июля — начале августа этот процесс идет наиболее интенсивно. Динамика оседания в 2001 г. представлена на рис. 24.

Раздел III

Влияние марикультуры мидий на донные биоценозы

Из морской воды, проходящей ежедневно через мидиевые хозяйства (МХ), мидии отфильтровывают взвесь, служащую им пищей. Часть полученных органических веществ расходуется, а часть выделяется в окружающую среду в виде взвешенных органических веществ (ВОВ), в основном фекалий и псевдофекалий, а также растворенных органических веществ (РОВ). При промышленном разведении мидий скопления моллюсков-фильтраторов собирают взвешенную в воде пищу из объема, намного превышающего объем самого хозяйства, а продукты жизнедеятельности концентрируются непосредственно в районе МХ. Формируется неравномерная нагрузка на акваторию. В бентосные сообщества, расположенные поблизости от марикультуры, поступают дополнительные органические вещества, в норме не свойственные для данных систем, то есть они подвергаются органическому загрязнению. Подобная ситуация складывается и при проведении иных марикультурных мероприятий, например садкового выращивания рыб. Помимо важного прикладного значения для акваторий, где осуществляется марикультура, изучение процессов органического загрязнения при культивировании гидробионтов имеет большое теоретическое значение, т.к. органические вещества, поступающие от хозяйств марикультуры, как правило, не имеют токсичных составляющих, чем выгодно отличаются от бытовых и сельскохозяйственных стоков, где зачастую невозможно отделить воздействие органического загрязнения от действия токсических веществ.

Данный раздел посвящен вопросам создания мидиевыми хозяйствами дополнительной и неравномерной нагрузки на акваторию, ее распределения и утилизации, а также реакции бентосных сообществ на органическое загрязнение. Принципиальная схема (рис. 25), которую мы попытаемся описать в этой работе, достаточно проста: большое скопление фильтраторов — МХ — выделяет органические вещества, часть из которых под действием силы гравитации осаждается со временем на определенную площадь дна, где эти вещества и утилизируются. Под утилизацией нами понимаются три основных процесса: два из них приводят в конечном итоге к полной минерализации органических веществ — поедание бентосными организмами, а также химическое

и биохимическое окисление; один приводит к консервации органических веществ в донных осадках — захоронение. Поступление дополнительной пищи и изменение физико-химических характеристик грунта вызывает закономерные изменения в структурных характеристиках бентосных сообществ.

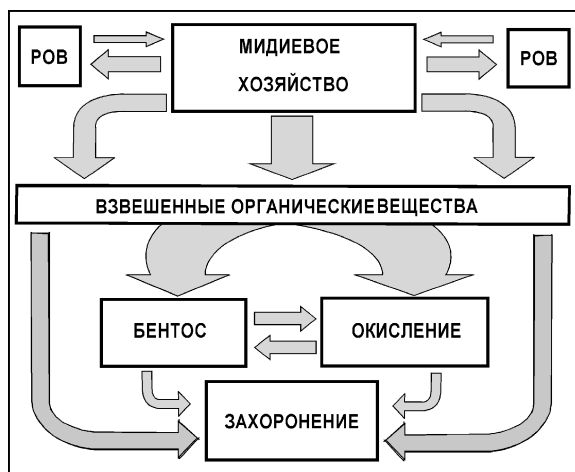


Рис. 25. Принципиальная схема движения органических веществ, выделяемых подвесным мидиевым хозяйством.

Материалы и методы

Исследования проводились на базе морской биологической станции СПбГУ (о. Средний), расположенной в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Материал собирали в период с 1990 по 2001 г. Структура материала разбивается на два блока. Во-первых, пробы с мидиевых хозяйств — материал, характеризующий мидиевые хозяйства как источник воздействия на окружающие системы. Во-вторых, донные пробы — материал, характеризующий бентосные сообщества и их абиотическое окружение.

Пробы мидий отбирали по нижеследующей схеме. На участке марикультуры выбирали несколько станций (от 2 до 5 в разные сезоны наблюдений). На каждой станции просматривали до 10 субстратов, из которых выбирали один, визуально наиболее типичный для данной точ-

ки. В связи с показанной ранее (Максимович и др., 1993) неоднородностью искусственного поселения мидий по вертикали, моллюсков счищали с десятисантиметровых отрезков субстратов с глубин 0.5 и 2.5 м. Для получения средневзвешенных параметров мидиевого поселения данные, полученные с разных глубин, усредняли.

У мидий в пробах измеряли максимальный размер с точностью до 1 мм и определяли их возраст по меткам зимней остановки роста. Массу особей (W , г сырой массы с мантийной жидкостью) восстанавливали по длине их раковины (L , мм) в соответствии с уравнением:

$$W = 0.0001 \cdot L^{2.96} \text{ (Кулаковский, Сухотин, 1986).}$$

Моллюсков размером менее 2 мм, осевших в год пробоотбора, не учитывали.

Для оценки количества органических веществ, выделяемых этими участками марикультуры, было применено два подхода. Первый — расчетный метод, использует уравнения связи экскреторной активности мидий с линейным размером:

$$F = 0.08 \cdot L^{1.44} \text{ (Максимович и др., 1993),}$$

где F — количество экскретов, мг сухой массы/сут., L — длина раковины моллюсков, мм.

Зная средний размер и численность мидий различных возрастов на субстратах, а также общее количество субстратов на изучаемых участках МХ, определяли суммарную экскреторную активность.

Для непосредственного измерения количества осаждающихся веществ под субстратами МХ в 1997–98 гг. был проведен эксперимент по их улавливанию. Нами были использованы седиментационные ловушки, которые представляли собой цилиндры с внутренним диаметром 33 см (площадь сечения 0.092 м^2) и высотой 1 м, вместо дна у седиментационных ловушек крепили марлевую ткань для улавливания оседающих веществ. По две ловушки вывешивалось под субстратами мидиевого хозяйства, на глубине 5 м от поверхности, один раз в 1997 г. и два раза в 1998 г. Сроки экспозиции составляли от 1 до 3 суток. Массу осадка определяли как разницу между весом обезвоженной марли до и после экспозиции.

Для количественного описания процесса осаждения взвешенных органических веществ на акватории нами была выставлена линия придонных седиментационных ловушек, аналогичных вышеописанным. Ловушки устанавливались в метре от дна, срок экспозиции 2 суток. Линия ловушек проходила от кутовой части губы Никольской, начинаясь в 125 м от участков мидиевого хозяйства, проходила через них и

протягивалась мористее хозяйств еще на 100 м. Ловушки устанавливали через 25 м.

Исходным материалом для изучения характеристик макрозообентоса послужили сборы, проведенные в Кандалакшском заливе Белого моря под промышленными МХ и на контрольных точках вне зоны влияния МХ в летние сезоны с 1990 по 2001 г. Расположение МХ и бентосных станций показано на рис. 26. На каждой станции брали по три дночерпательных пробы (дночерпатель Петерсена, $1/40 \text{ м}^2$). Пробы промывали через сито с ячейей 0.5 мм, после чего фиксировали формалином. Организмы макрозообентоса в каждой дночерпательной пробе определяли преимущественно до вида, для каждого вида подсчитывали численность и находили суммарную биомассу. Организмы массой меньше 1000 мг взвешивали на лабораторных торсионных весах с точностью $\pm 1 \text{ мг}$, массой больше 1000 мг на лабораторных чашечных весах с точностью $\pm 50 \text{ мг}$. В дальнейшем количественные данные по трем дночерпательным пробам усредняли и приводили к метру квадратному дна.

Часть организмов, характерных для сообщества мидиевого обрастания, осыпаясь, попадает на дно и образует искусственно поддерживаемые псевдопопуляции, в норме не характерные для данных бентосных сообществ. Подобные виды были установлены (Чивилев, Иванов, 1998) и исключены из рассмотрения в данной работе, так как они могут маскировать изменения, обусловленные дополнительными органическими веществами.

Бентосную съемку сопровождали параллельным отбором проб грунта для определения содержания органических веществ. На каждой

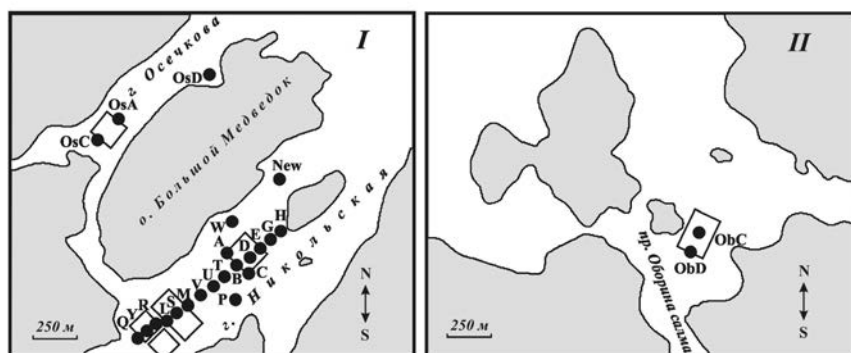


Рис. 26. Карта-схема района исследований. Прямоугольники — участки мидиевых хозяйств, точки — бентосные станции.

станции пробы отбирались в трех повторностях. Результаты трех независимых анализов для каждой станции в дальнейшем усредняли. Образцы выдерживали в сушильном шкафу при температуре 105 °С до постоянного веса, после чего определяли их зольность. Для этого предварительно взвешенные навески донных осадков прокаливали в муфельной печи при температуре 500–520 °С в течение 10 часов. Зольность определяли как потерю веса при прокаливании, отнесенную к первоначальной массе навески, и выражали в процентах. В дальнейшем полученную величину — зольность — принимали равной общему содержанию органических веществ в донных осадках.

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) грунта измеряли в 1998–2000 гг. параллельно с отбором бентосных проб. Eh донных осадков измеряли непосредственно в дночерпателе, сразу после его подъема на борт судна, для измерения использовали милливольтметр рН-150. Измерения проводились в толще грунта на глубине 5 мм и 40 мм в нескольких повторностях. Значения Eh приведены с учетом поправки относительно нормального водородного электрода (Шостак, Лостерник, 1988).

Сукцессия бентосных сообществ под воздействием мидиевой марикультуры в условиях Белого моря

В табл. 9 приведены основные биотические и абиотические характеристики среды на исследованных бентосных станциях. Содержание органических веществ в грунтах на исследованных станциях колеблется от 3.3 до 5.6% (кроме станции D, где эта величина составляет 10%).

Исходя из этих данных, при общей биомассе мидий на субстратах около 200 тонн сырой массы, интересующая нас величина поступления взвешенного органического вещества в акваторию, рассчитанная по параметрам изученных участков МХ, составляет приблизительно 390 кг сухого органического вещества в сутки.

При подсчете той же величины непосредственным улавливанием взвешенного органического вещества седиментационными ловушками под субстратами МХ получили следующие результаты: в среднем седиментационная ловушка за сутки улавливала 484 ± 126 мг сухого органического вещества. При пересчете на площадь исследованных

Таблица 9

Основные характеристики бентоса и абиотические факторы среды в губе Никольская

Станция	Число видов	Общая численность, экз./м ²	Общая биомасса, г/м ²	Глубина, м	Еh, мВ		Органические вещества, %
					5 мм	40 мм	
Q	43	4900	855	11	173	152	5.0
Y	45	5890	405	12	209	130	5.5
S	35	4890	371	16	163	60	4.9
M	36	7270	109	16	254	77	4.3
R	39	7460	95	14	301	149	4.6
D	22	3760	18	28	227	96	9.9
V	28	4560	18	16	427	300	3.3
H	20	6710	10	24	440	254	4.7

участков марикультуры — 60 000 м² — получим, что в среднем с этих участков на акваторию поступало 315 ± 80 кг сухого органического вещества в сутки.

При работе с дночерпательными пробами нами было отмечено 67 видовых и надвидовых таксонов макрозообентоса. Из них Polychaeta (Po) — 47, Mollusca (MoI) — 13, Echinodermata (Ech) — 3, Crustacea (Cru) — 2, Nemertina (Nem) — 1, Nematelminthes (Nemath) — 1 таксон (табл. 10).

Если рассматривать такие характеристики, как число видов, общая биомасса, индекс разнообразия Шеннона – Уивера, то для сообществ на контрольных точках и большинстве станций под МХ за рассмотренный период эти показатели остаются относительно стабильными. Исключение составляют станции под МХ 1988 года установки в губе Никольская (станции А, В, С, D, E, G), где в 1991 г. отмечено резкое уменьшение количества видов и общей биомассы. Например, на станции D в 1990 г. отмечено 35 видов, а в 1991 г. только 1 вид. После снятия МХ осенью 1991 г. видовое разнообразие на этих станциях начало увеличиваться. В 1994 г. на станции D найдено 17 видов, в 1997 г. — 23 вида.

Обнаруженный нами диапазон концентрации органических веществ в грунтах — от 2 до 11%. На станции D с содержанием органических веществ больше 9% осенью 1990 г. были отмечены заморные явления (грунт — черный ил с характерным запахом сероводорода). Если разбить весь встреченный диапазон концентраций органических веществ в грунте на четыре перекрывающихся

Таблица 10

Видовой состав макрозообентоса

№	Вид	Таксон	№	Вид	Таксон
1	Cumacea gen. sp.	Cru	35	Eteone longa	Po
2	Gammaridae gen. sp.	Cru	36	Euchone analis	Po
3	Asterias rubens	Ech	37	Eulalia viridis	Po
4	Ophiopholis aculeata	Ech	38	Eusyllis sp.	Po
5	Ophiura robusta	Ech	39	Harmothoe imbricata	Po
6	Arctica islandica	Mol	40	Laonice cirrata	Po
7	Buccinum undatum	Mol	41	Laphania boeckii	Po
8	Crenella decussata	Mol	42	Leaena abranchiata	Po
9	Cutona pustulata	Mol	43	Lepidonotus squamatus	Po
10	Elliptica elliptica	Mol	44	Lumbrinereis fragilis	Po
11	Hiatella arctica	Mol	45	Maldane sarsi	Po
12	Macoma calcarea	Mol	46	Micronephthys minuta	Po
13	Mya truncata	Mol	47	Microspio theeli	Po
14	Mytilus edulis	Mol	48	Myriochele oculata	Po
15	Nicania montaquii	Mol	49	Nephtys ciliata	Po
16	Nuculana pernula	Mol	50	Nereis pelagica	Po
17	Portlandia arctica	Mol	51	Paraonis sp.	Po
18	Thyasira gouldi	Mol	52	Pectinaria hyperborea	Po
19	Nemertini gen. sp.	Nem	53	Pholoe minuta	Po
20	Planaria gen. sp.	Nemath	54	Phyllodoce maculata	Po
21	Ampharete acutifrons	Po	55	Polycirrus medusa	Po
22	Ampharete arctica	Po	56	Polydora quadrilibata	Po
23	Ampharete goesi	Po	57	Potamilla reniformis	Po
24	Ampharete lindstomi	Po	58	Praxillella praetermissa	Po
25	Amphitrite cirrata	Po	59	Prionospio cirrifera	Po
26	Apistobranchus tullbergi	Po	60	Rhodine loveni	Po
27	Aricidea nolani	Po	61	Scalibregma inflatum	Po
28	Capitella capitata	Po	62	Scoloplos armiger	Po
29	Castalia punctata	Po	63	Spio filicornis	Po
30	Chaetozone setosa	Po	64	Syllis oerstedii	Po
31	Cirratulus cirratus	Po	65	Terebellides stroemi	Po
32	Cossura longicirrata	Po	66	Tharyx marioni	Po
33	Diplocirrus longisetosus	Po	67	Thelepus cincinnatus	Po
34	Dodecaceria concharum	Po			

поддиапазона, то можно рассмотреть структурные характеристики бентосных сообществ на станциях с различным содержанием органических веществ.

На контрольных станциях и на ряде станций, находящихся под МХ, концентрация органических веществ в грунте находится в пределах 2–5%. Эти сообщества характеризуются резким преобладанием моллюсков по биомассе. Это *Arctica islandica*, *Elliptica elliptica*, *Macoma calcaria*, доля их в общей биомассе составляет около 50%. Кроме них, достаточно велики доли офиур *Ophiura robusta* и полихет *Praxillella praetermissa*, *Terebellides stroemi*, *Chaetozone setosa*, *Scoloplos armiger* и *Pectinaria hyperborea* — 3–10%.

При концентрации органических веществ в грунте от 4 до 7% снижается доля моллюсков и возрастает доля полихет. Наиболее важна *P. hyperborea* — около 25% от общей биомассы. Кроме того, увеличивается доля других полихет: *C. setosa*, *P. praetermissa*, *T. stroemi*, *S. armiger*, *Maldane sarsi*. Из моллюсков в значительных количествах встречаются *M. calcaria* и *E. elliptica* (около 9 и 8% от общей биомассы соответственно).

При концентрации органических веществ в грунте, близкой к 9%, формируется сообщество с доминированием полихет. Выделить здесь резко преобладающие по биомассе виды трудно, так как несколько видов полихет, такие как *P. praetermissa*, *C. setosa*, *S. armiger*, *M. sarsi*, *Lumbrinereis fragilis*, *Aricidea nolani*, имеют доли от общей биомассы порядка 5–10%. На некоторых станциях большое значение приобретают два вида полихет: *Capitella capitata* и *Scalibregma inflatum*, их доли в общей биомассе составляют около 10%.

При содержании органических веществ в грунте больше 9% в видовом составе ряда исследуемых сообществ (станции А, В, С, D, E, G) происходят очень сильные изменения. Основным доминирующим видом становится полихета *C. capitata* (70–80%), субдоминирующим — *S. inflatum*, в сумме эти два вида дают 85–93% всей биомассы. Кроме этих двух видов полихет, можно отметить еще два вида полихет: *C. setosa* — до 5% и *M. sarsi* — до 6% от общей биомассы. Остальные организмы макробентоса полностью исчезают. В то же время в других сообществах (ОбС, ОбD) при таком же содержании органических вещества в грунте (>9%) подобных изменений не происходит. В целом, облик этих сообществ схож с таковым на станциях с содержанием ОВ в грунте 7–9%.

Таким образом, по мере увеличения концентрации органических веществ в грунте последовательно сменяются несколько видов-доми-

нантов, уменьшается доля моллюсков в биомассе и увеличивается доля полихет.

Для относительной характеристики активности окислительных процессов и наличия свободного кислорода в верхнем слое донных осадков на исследованных станциях, мы измеряли окислительно-восстановительный потенциал (Eh) донных осадков (табл. 11).

Исходя из полученных данных, значение Eh поверхности донных осадков на фоновых станциях составляет в среднем 396 ± 16 мв, что значительно выше, чем на станциях под мидиевым хозяйством — 194 ± 14 мв. Это свидетельство того, что в осадках под мидиевыми хозяйствами процессы биохимического потребления кислорода идут более интенсивными темпами. Тем не менее, даже на станциях под действующими участками мидиевого хозяйства значения Eh на поверхности осадков не опускаются ниже 100 мв, что говорит о наличии достаточного количества свободного кислорода. Различий между значениями окислительно-восстановительного потенциала поверхности осадков под действующими и уже недействующими участками мидиевого хозяйства нами не наблюдалось — 192 ± 18 мв и 198 ± 24 мв соответственно.

Помимо окислительно-восстановительного потенциала на поверхности донных осадков, мы измеряли Eh в толще отложений на глубине 40 мм. Это позволило нам судить об интенсивности окислительных процессов и наличии свободного кислорода в толще осадка. Если среднее значение окислительно-восстановительного потенциала в толще осадков на фоновых станциях по отношению к поверхности изменилось не сильно — 307 ± 28 мв и 396 ± 16 мв соответственно, то на станциях под мидиевыми хозяйствами среднее значение Eh на 40 мм составило 98 ± 10 мв против 194 ± 14 мв на поверхности. То есть, условия на глубине в несколько сантиметров на многих станциях, расположенных под мидиевыми хозяйствами, являются переходными между окислительными и восстановительными, что говорит о практически полном отсутствии кислорода. Большинство станций, на которых значения Eh опускаются ниже 100 мв, находятся под действующими участками мидиевого хозяйства, из станций под ликвидированными участками такие величины наблюдаются только на станции D. Разница между средними значениями окислительно-восстановительного потенциала в толще грунта на станциях под действующими участками — 89 ± 14 мв и под недействующими — 112 ± 13 мв увеличилась, хотя при сравнении средних критерием Стьюдента по-прежнему недостоверна.

Таблица 11

Средние значения окислительно-восстановительного потенциала на исследованных станциях в верхнем слое донных осадков (5 мм) и в глубине (40 мм)

Станция	Год	МХ над станцией	Eh, 5 мм	Ошибка	Eh, 40 мм	Ошибка
Q	1998	действующее	173	41	152	20
Y	1998	действующее	209	30	130	20
R	1998	действующее	301	31	149	23
L	1998	действующее	175	17	109	9
S	1998	действующее	163	28	60	10
M	1998	действующее	254	23	77	16
V	1998	фон	427	13	300	63
T	1998	фон	465	12	432	15
OsA	1998	действующее	106	17	71	6
OsC	1998	действующее	192	17	78	17
OsD	1998	фон	422	5	418	8
P	1998	фон	436	12	267	48
D	1998	недействующее	227	62	96	4
H	1998	фон	440	3	254	28
D	1999	недействующее	150	22	73	5
T	1999	фон	347	10	355	8
V	1999	фон	427	0	147	30
S	1999	действующее	128	17	31	17
Y	1999	действующее	221	23	34	9
OsD	1999	фон	427	15	488	20
OsA	1999	недействующее	274	18	162	25
D	2000	недействующее	225	53	90	19
S	2000	недействующее	110	13	134	76
Y	2000	недействующее	203	22	119	18
OsD	2000	фон	353	15	353	14
U	2000	фон	412	4	412	6
New	2000	фон	353	24	284	46

Таким образом, очевидно, что в толще осадка под мидиевыми хозяйствами идут процессы активного потребления кислорода, вплоть до полного его исчезновения.

Выделение, распределение и утилизация органических веществ при промышленном выращивании мидий

В процессе своей жизнедеятельности мидии выделяют в воду как взвешенные органические вещества (ВОВ), так и растворенные органические вещества (РОВ). Следует сразу оговорить, что растворенные органические вещества оказались за пределами нашего внимания в данном исследовании. Вопросы продуцирования РОВ МХ и их влияния на окружающую среду достаточно глубоко освещены как в условиях Белого моря (Галкина, 1978; Галкина, Кулаковский, Кунин, 1982; Кулаковский, 2000), так и на других акваториях (Агатова, 1980; Хайлов, 1985). Для нас важно, что повышенные концентрации РОВ отмечались поблизости от субстратов марикультуры и в верхнем слое воды. По мнению этих авторов, достаточно большая часть выделенных мидиями РОВ окисляется и ассимилируется бактериопланктоном, находящимся в этих водах, который, в свою очередь, вновь служит пищей для моллюсков-фильтраторов. Таким образом, налицо некоторый рециклинг в утилизации РОВ мидиями. Остальная часть РОВ, продуцируемых МХ, уже в силу своей растворимости разносится с течениями на большие расстояния, хорошо перемешивается и разбавляется менее богатой РОВ водой и, как следствие этого, эффект их воздействия оказывается «размазан» по территории, на порядки превышающей площадь, занимаемую самим МХ. Напротив, взвешенные органические вещества, выделяемые МХ, имея отрицательную плавучесть, будут оседать поблизости от них. На близлежащие бентосные сообщества создается нагрузка дополнительными органическими веществами, ранее не свойственная этим системам.

Прежде чем рассматривать процессы утилизации дополнительных органических веществ, определимся, в каких количествах поступают в акваторию взвешенные отходы жизнедеятельности моллюсков и на какое расстояние разносятся.

Осадки, поступающие на дно с МХ, в основном представляют собой фекалии и псевдофекалии мидий (больше 90%); кроме того, можно отметить мертвые и живые организмы мидиевого сообщества обрастания, которые в некоторых случаях (массовые обрывы мидиевых друз во время штормов) могут составлять основную массу поступающего на дно материала. В данном исследовании в случаях попадания мидий в седиментационные ловушки их биомасса не учитывалась, так как, во-

первых, это было редкостью, а во-вторых, могло оказаться артефактом, вызванным маневрированием нашего научно-исследовательского судна внутри МХ.

Для оценки общего количества ВОВ, производимых МХ, возможны, как уже было сказано выше, два подхода: расчет, исходя из параметров поселения мидий на искусственных субстратах, и непосредственное улавливание ВОВ под МХ. В нашем случае цифры, полученные с изученных участков марикультуры первым и вторым способами (390 и 315 кг сухого органического вещества в сутки соответственно), совпадают достаточно хорошо. Это дает нам право утверждать, что с данных участков марикультуры площадью 6 гектаров мидии общей биомассой около 200 тонн выделяют в сутки приблизительно 350 кг сухих органических веществ. Если принять, что период активного метаболизма беломорских мидий составляет около 4 месяцев теплого летнего времени, то можно рассчитать, что с изученных участков в окружающую среду в год поступает в виде ВОВ около 40 тонн сухих органических веществ. Соответственно, с 1 гектара хозяйства генерируется 6.5 тонн сухих ОВ. Полученные данные хорошо согласуются с ранее публиковавшимися цифрами, полученными для различных беломорских МХ при использовании расчетного метода (Максимович и др., 1993; Кулаковский, 2000). Эта цифра примерно вдвое меньше таковой, указанной для черноморских культивируемых мидий — около 12 тонн сухих органических веществ с гектара в год (Абаев, 2001), что легко объяснить гораздо более длительным периодом активной жизнедеятельности моллюсков в Черном море.

Следующим интересующим нас моментом принципиальной схемы движения взвешенных органических веществ, продуцируемых МХ, будут закономерности распределения этих веществ по акватории. Так как перенос твердых частиц происходит водой, то основные градиенты осаждения вещества на грунт должны располагаться вдоль главного направления переноса воды в акватории. В условиях Белого моря чаще всего это оказывается направление приливо-отливных течений. Измерив непосредственное осаждение твердых веществ вдоль этой линии, можно будет судить о степени разноса осадка, продуцируемого МХ, и о площади дна, где процессы осаждения в основном определяются деятельностью МХ. Следовательно, появится возможность очертить границы бентосных сообществ, находящихся под влиянием МХ. Исходя из этих предположений, нами была выставлена линия придонных седиментационных ловушек. Линия ловушек проходила от кутовой части губы Никольской, начинаясь в 125 м от участков мидиевого хозяй-

ства, проходила через них и протягивалась мористее хозяйств еще на 100 м. Анализируя результаты, можно говорить, что распределение осадков на изученных участках акватории губы Никольской выглядит следующим образом. Основная масса осадка выпадает непосредственно под МХ, а также в прилегающую, примерно 75-метровую, зону мористой части губы. В среднем величины осадконакопления сухих органических веществ в этих частях акватории составляют примерно $3.0 \pm 0.4 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут.}$, что в сумме дает $250 \pm 37 \text{ кг/сут.}$ на общую площадь, или около 75% от общего количества продуцируемых осадков. Поступление осадков от данных участков в кутовую часть акватории и в мористую дальше 75 м значительно меньше и составляет приблизительно $0.75 \pm 0.15 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут.}$ Очевидно, что распределение осадков с мидиевого хозяйства в акватории неравномерно и смещено в мористую сторону. По нашему мнению, частично это связано с более выраженными отливными течениями, проходящими через участки мидиевого хозяйства, что показывают наши наблюдения за пятнами флуоресцентного красителя во время прилива и отлива в пределах МХ. Кроме того, дно под мидиевыми хозяйствами имеет уклон в мористую сторону, что, несомненно, облегчает перемещение взвешенного осадка с отливными течениями. Т.е. основная масса осадка, продуцируемого МХ, выпадает непосредственно под хозяйство и прилегающую 75-метровую зону в направлении отливного течения и увеличения глубины.

Если органические вещества, поступающие на дно, в результате процессов окисления успевают полностью минерализоваться до того, как окажутся погребенными под новыми слоями осадка, то по мере накопления осадочного слоя условия в нем будут оставаться окислительными, т.к. не будет происходить затрат кислорода, содержащегося в поровых водах. Если же осадконакопление идет достаточно интенсивно и часть органических веществ, не успевая полностью окислиться, оказывается в толще грунта, то там может возникнуть дефицит кислорода, т.к. запас этого газа в поровых водах невелик, а приток свежей, богатой кислородом воды затруднен. Окислительные условия в таком грунте сменяются на восстановительные. Судить об этом можно по отрицательным величинам E_h , а косвенно по запаху сероводорода и черной окраске грунта. Таким образом, в зонах активного поступления осадков с МХ на дно более низкие значения E_h в толще грунта свидетельствуют о процессах захоронения органических веществ.

При изложении результатов работы нами были приведены данные измерения E_h -потенциала на станциях, расположенных под уже ликвидированными участками мидиевой аквакультуры. Как видно, эти вели-

чины мало отличаются от таковых на станциях под действующими МХ. По-видимому, проникновение кислорода идет достаточно медленно, так как, например, грунт на станции D в 1998 г., спустя 6 лет после снятия участка МХ, отчетливо сохраняет следы его воздействия.

Говоря о влиянии мидиевых хозяйств на бентосные сообщества, надо отметить, что дополнительное поступление и накопление органических веществ в осадках под МХ в условиях хорошей аэрации не приводит к снижению видового разнообразия бентосных сообществ (рис. 27, диапазон концентрации от 2 до 8% органических веществ в грунте). Подобные явления отмечались и в других регионах (Гальцова, Павлюк, Левин, 1986; Veer Henk, 1989). Если весь кислород из придонного слоя воды и осадка тратится на минерализацию органических веществ, что, по-видимому, и произошло под МХ 1988 года установки в губе Никольской, на дне развиваются заморные явления. Это уже приводит к деградации бентосного сообщества (рис. 27, ряд станций в диапазоне более 8% органических веществ в грунте). Такое же воздействие МХ на бентос было отмечено для Северного моря (Mattisson, Linden, 1983).

Таким образом, если принять, что органическое загрязнение — это поступление в систему дополнительных аллохтонных нетоксических органических веществ, то можно выделить две фазы воздействия этого загрязнения. Первая — структура сообществ изменяется, но при этом общие функциональные показатели остаются практически стабильными или увеличиваются, воздействие МХ осуществляется через изменение трофической структуры сообщества и гранулометрического состава осадков. Вторая — наблюдается резкое падение структурно-функцио-

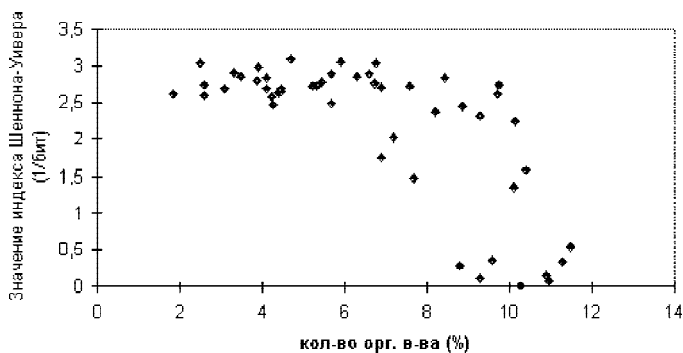


Рис. 27. Значения индекса разнообразия Шеннона – Уивера на станциях с различным содержанием органических веществ в грунте.

нальных показателей — сообщества деградируют, воздействие МХ осуществляется через снижение концентрации кислорода. Примером второй фазы органического загрязнения может служить бентосное сообщество под МХ 1988 года постановки в губе Никольской. Предельная концентрация органических веществ в грунте для наступления второй фазы органического загрязнения будет зависеть от условий аэрации придонных слоев воды. В тех случаях, когда поступление органических веществ было достаточно большим, но аэрация оставалась хорошей, мы наблюдали развитие только первой фазы органического загрязнения, например МХ в проливе Оборина Салма — станции ObC, ObD.

По-видимому, показателем воздействия органического загрязнения может являться доля тех или иных таксонов в общей биомассе сообщества. В нашем случае, сообщества, где преобладающим таксоном являются моллюски, можно характеризовать как незагрязненные. Сообщества с преобладанием полихет находятся в первой фазе органического загрязнения. Те же сообщества, где при общем малом количестве видов основная часть биомассы представлена несколькими видами полихет-оппортунистов, а такие таксоны, как моллюски и иглокожие, полностью отсутствуют, можно характеризовать как находящиеся во второй фазе органического загрязнения.

Рекомендации по проведению экологического сопровождения марикультурных мероприятий

1. При выборе места установки хозяйства марикультуры необходимо учитывать уровень гидродинамической активности (скорости и направления основных течений), глубину и локальный рельеф дна, т.к. эти параметры определяют состав и количественное распределение зоопланктона, а также степень разноса взвешенных органических веществ и характер их накопления в грунте.

2. При организации и эксплуатации промышленных мидиевых хозяйств в Белом море необходимо учитывать взаимоотношения морских звезд и мидий. Фактор постоянного присутствия хищника, помимо эффекта угнетения линейного роста, также влияет и на кондиционные показатели мидий. Мидии, живущие в присутствии морских звезд, имеют не только меньшие линейные размеры, но также меньшую массу мягких тканей и значительно более толстую раковину. В зависимости от конкретных условий ведения марикультуры, влияние хищника может оказать существенное негативное влияние на выход товарной продукции с хозяйств, что, в свою очередь, скажется на их экономической эффективности.

3. Для оценки состояния личиночного пула мидий большое значение имеет не только сбор количественных данных, но и получение информации о качественной характеристике личинок, о механизмах, регулирующих процессы оседания, метаморфоза и дальнейшего развития молоди на искусственных субстратах. Для этого в летне-осенний период необходимо осуществлять мониторинг состояния зоопланктона не реже одного раза в десять дней.

4. Мониторинг воздействия марикультуры на бентосные сообщества необходимо проводить минимум раз в год, особенно тщательно в первые 3 года существования марикультуры, когда происходят основные изменения в характеристиках грунта и бентосных сообществах. При мониторинге необходимо оценивать основные физико-химические параметры грунта (содержание органических веществ, гранулометрический состав, окислительно-восстановительный потенциал), что позволит судить о динамике утилизации и накопления органических веществ в грунтах. Мониторинг бентосных сообществ, как ми-

нимум, должен заключаться в оценке общего видового разнообразия и доминирующих групп макрозообентоса, для определения динамики их смещения.

5. Превышение допустимых нагрузок на бентосные сообщества будет выражаться в выпадении из сообщества большого количества таксонов, резком снижении показателей видового разнообразия, доминировании в сообществе небольшого количества видов-оппортунистов. Как правило, в грунте при этом отмечаются: высокое содержание органических веществ; низкие величины окислительно-восстановительного потенциала не только в толще, но и на поверхности грунта; возможно появление сероводорода и заморные явления.

Литература

- Абаев В.Ю. 2001. Влияние культивируемых мидий на экосистемы Анапского шельфа Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар. 18 с.
- Агапова А.И. 1980. Растворенное и взвешенное вещество в мировом океане // Рыбохозяйственное использование ресурсов Мирового океана. Рыбное хозяйство. С. 1–32.
- Башмачников И.Л., Примаков И.М. 2000. Суточная динамика численности зоопланктона в связи с изменениями гидрологических параметров в губе Никольская // XXI век: молодежь, экология, ноосфера и устойчивое развитие (тез. докл. VIII ежегодной науч. конф.). СПб. С. 9–10.
- Бобров Ю.А., Максимова М.П., Савинов В.М. 1995. Первичная продукция фитопланктона // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб. Т. 1. С. 92–114.
- Богоров В.Г. 1939. Веса и экологические особенности макропланктеров Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. 4. С. 245–258.
- Бояринов П.М., Петров М.П. 1988. Динамика вод Соностровских проливов Белого моря в зимний период // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л. С. 9–21.
- Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. 1983. Л.: Наука. Т. 1. 358 с.
- Галкина В.Н. 1978. Роль метаболитов в обогащении прибрежных вод растворимыми органическими веществами // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Севастополь. С. 28–29.
- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л. 1982. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология. Т. 22, № 2. С. 321–324.
- Гальцова В.В., Павлюк О.Н., Левин В.С. 1986. Воздействие марикультуры *Patinopecten yessoensis* на мейобентос в бухте Алексеева Японского моря // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. Севастополь. С. 27–28.
- Кулаковский Э.Е. 2000. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. СПб. 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Аракелова Е.С., Лезин П.А. 2001. Дистантное влияние морской звезды (*Asterias rubens* L.) на жизнедеятельность двустворчатого моллюска мидии (*Mytilus edulis* L.) // Тез. докл. отчетной научной сессии по итогам работ 2000 г. СПб.: ЗИН РАН. С. 28–29.
- Кулаковский Э.Е., Лезин П.А. 1997. Влияние морской звезды *Asterias rubens* L. на скорость роста двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* L. // Экологические исследования беломорских организмов (тез. докл.). СПб.: ЗИН РАН. С. 39–40.
- Кулаковский Э.Е., Лезин П.А. 1999. Влияние морской звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteroidea) на жизнедеятельность двустворчатого моллюска — мидии (*Mytilus edulis*) (Mylidida, Mytilidae) // Зоол. журн. Т. 78, № 5. С. 596–600.
- Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А. 1986. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. № 2. С. 35–43.
- Кулаковский Э.Е., Житный Б.Г., Газдиева С.В. 2003. Культивирование мидий на карельском побережье Белого моря. Петрозаводск. 160 с.

- Лезин П.А. 1998. Структура агрегаций беломорской мидии *Mytilus edulis* L. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл. VII междунар. конф.). Архангельск. С. 97–98.
- Лезин П.А. 1999. Варианты пространственной организации друз *Mytilus edulis* L. // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежноводных экосистем (тез. докл. XI конф. молодых ученых). Борок. С. 54–56.
- Лезин П.А. 1999а. Индивидуальные особенности агрегативного поведения беломорской мидии *Mytilus edulis* L. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера (тез. докл.). Петрозаводск. С. 242–243.
- Лезин П.А. 2001. Методики измерения фильтрационной активности двустворчатых моллюсков на Беломорской биологической станции // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл. VIII региональной науч.-практ. конф.). Архангельск. С. 92–93.
- Лезин П.А., Халаман В.В. 2005. Вододвигательная активность некоторых животных — обрастателей Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX междунар. конф. Петрозаводск. С. 192–195.
- Люция Белого моря. 1995. СПб. 336 с.
- Максимович Н.В., Миничев Ю.С., Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А., Чемоданов А.В. 1993. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Исследования по марикультуре мидий на Белом море. СПб. С. 61–82.
- Маслов Ю.И. 2000. Морская взвесь как кормовая база при культивировании мидий // Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море. СПб. С. 144–154. (Тр. Биол. научно-исслед. ин-та, вып. 46.)
- Международные океанологические таблицы. 1969. М.: Гидрометеиздат. 107 с.
- Методы гидрохимических исследований океана. 1978. М.: Наука. 272 с.
- Океанографические таблицы. 1975. Л.: Гидрометеиздат. 478 с.
- Определитель фауны и флоры северных морей СССР. 1948 / Под ред. Н.С. Гаевской. М.: Советская наука. 740 с.
- Перцова Н.М. 1967. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря // Океанология. Т. 2, вып. 2. С. 309–313.
- Примаков И.М. 2002. Особенности распределения и жизненные циклы массовых форм зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 169 с.
- Примаков И.М. 2003. Структурно-функциональные показатели планктонного сообщества Кандалакшского залива Белого моря // IV науч. сессия морской биол. станции Санкт-Петербургского гос. ун-та. СПб. С. 40–42.
- Примаков И.М. 2004. Гидрологический режим и первичная продукция в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря // Материалы VI научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб. С. 52–60.
- Рекомендации по гидрохимическим методам оценки первичной продукции в океане. 1984. М.: ВНИРО. 32 с.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. 1980 / Под ред. А.В. Цыбань. Л.: Гидрометеиздат. 192 с.
- Руководство по методам химического анализа морских вод. 1977 / Под ред. С.Г. Орадовского. Л.: Гидрометеиздат. 208 с.

- Хайлов К.М. 1985. Возможны ли экологические принципы аквакультуры? // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР. М. С. 40–54.
- Халаман В.В., Лезин П.А. 2004. Закономерности формирования друз мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях эксперимента // Зоол. журн. Т. 83, № 4. С. 395–401.
- Чивилев С.М., Иванов М.В. 1998. Изменение структурных свойств бентосных сообществ под подвесной марикультурой *Mytilus edulis* (Белое море) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл. VII междунар. конф.). Архангельск. С. 37–38.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука. 105 с.
- Шостак Т.А., Лостерник В.А. 1988. Методика экспресс-аналитических исследований химического состава, физико-химических и физико-механических свойств морских осадков в специализированных морских экспедициях. Киев: ИГН АН УССР. 55 с.
- Cote I.M., Jelnicar E. 1999. Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus) // J. Experim. Marine Biol. Ecol. Vol. 235. P. 201–211.
- Famme P., Riisgard H.U., Jorgensen C.B. 1986. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis* // Marine Biol. Vol. 92, N 3. P. 323–327.
- Hancock D.A. 1965. Adductor muscle size in Danish and British mussels and its relation to starfish predation // Ophelia. Vol. 2, N 2. P. 253–267.
- Hill A.E. 1998. Diel vertical migration in stratified tidal flows: Implications for plankton dispersal // J. Marine Res. Vol. 56, issue 5. P. 1069–1096.
- Hoppe H.-G. 1993. Use of fluorogenic model substrates for extracellular enzyme activity (EEA) measurement of bacteria // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. P. 423–431.
- Kimmerer W.J., McKinnon A.D. 1987. Zooplankton in a marine bay. II. Vertical migration to a maintain horizontal distributions // Marine Ecol. Progr. Ser. Vol. 41. P. 53–60.
- Kulakowsky E.E., Arakelova K.S., Lesin P.A. 2001. Behavioral and physiological responses of mussel *Mytilus edulis* L. to the distant threat of sea star *Asterias rubens* L. // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. Vol. 289. P. 117–124.
- Lowry O.W., Rosenbrough N.T., Farr A.L. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. Vol. 193, N 1. P. 265–275.
- Mattisson J., Linden O. 1983. Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on hanging long-lines // Sarsia. Vol. 68, N 2. P. 97–102.
- Primakov I.M. The impact of hydro-meteorological conditions on primary production // Annual rep. Zool. Inst., in press.
- Richardot M. et al. 1999. Proteolytic and glycolytic activities in size-fractionated surface water samples from an oligotrophic reservoir in relation to plankton communities / M. Richardot, D. Debroas, A. Thouvenot, J.C. Romagoux, J.L. Berthon, J. Devaux // Aquatic Sci. Vol. 61, issue 4. P. 279–292.
- Riisgard H.U., Mohlenberg F. 1979. An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration // Marine Biol. Vol. 52, N 1. P. 61–67.
- Riisgard H.U. 2001. On measurement of filtration rates in bivalves — the stony road to reliable data: review and interpretation // Marine Ecol. Progr. Ser. Vol. 211. P. 275–291.

- Seed R. 1968. Factors affecting shell shape in the mussel *Mytilus edulis* // J. Marine Biol. Assoc. U.K. Vol. 48. P. 561–584.
- Sukhotin A.A., Kulakowski E.E. 1992. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. Vol. 101. P. 59–73.
- Veer Henk W. 1989. Eutrophication and mussel culture in the western Dutch Wadden Sea: impact on the benthic ecosystem; hypothesis // Helgoland. Meeresforsch. Vol. 43, N 3–4. P. 517–527.
- Visman B. 1990. Field measurements of filtration and respiration rates in *Mytilus edulis* L. An assessment of methods // Sarsia. Vol. 75, N 3. P. 213–216.

Содержание

Введение	3
Определение оптимальных методов экологических наблюдений за состоянием естественных и искусственных поселений мидий	5
Раздел I. Влияние абиотических и биотических (морские звезды) факторов среды на структуру поселений и физиологические характеристики мидий в различных экологических условиях	12
<i>Скорость фильтрации мидий в присутствии морских звезд</i>	<i>12</i>
<i>Постановка экспериментов для оценки влияния метаболитов морских звезд на некоторые физиологические и поведенческие характеристики мидий</i>	<i>16</i>
<i>Влияние морских звезд на ростовые и кондиционные характеристики мидий</i>	<i>18</i>
<i>Влияние морских звезд на активность биусуобразования мидий</i>	<i>19</i>
<i>Влияние морских звезд на характеристики процесса агрегации</i>	<i>21</i>
<i>Влияние морских звезд на коэффициент упаковки друз мидий</i>	<i>26</i>
<i>Варьирование индекса кондиции мидий в различных экологических условиях</i>	<i>28</i>
Раздел II. Влияние марикультуры мидий на планктонное сообщество	31
<i>Физико-географическая характеристика района исследования</i>	<i>31</i>
<i>Никольская губа</i>	<i>32</i>
<i>Соностровская Салма</i>	<i>33</i>
<i>Бухта Кривозерская</i>	<i>34</i>
<i>Материалы и методы</i>	<i>34</i>
<i>Гидрологический режим и первичная продукция</i>	<i>37</i>
<i>Оценка показателей обилия основных компонентов планктонного сообщества</i>	<i>41</i>
<i>Гидрологическая структура вод и вертикальное распределение зоопланктона</i>	<i>43</i>

<i>Влияние гидродинамического режима на распределение зоопланктона</i>	45
<i>Сравнительная оценка численности личинок мидий в планктоне и интенсивности их оседания на подвесные и донные субстраты в зависимости от экологических условий в районах марикультуры</i>	47
Раздел III. Влияние марикультуры мидий на донные биоценозы	50
<i>Материалы и методы</i>	51
<i>Сукцессия бентосных сообществ под воздействием мидиевой марикультуры в условиях Белого моря</i>	54
<i>Выделение, распределение и утилизация органических веществ при промышленном выращивании мидий</i>	60
Рекомендации по проведению экологического сопровождения марикультурных мероприятий	65
Литература	67



Друза мидий на камне



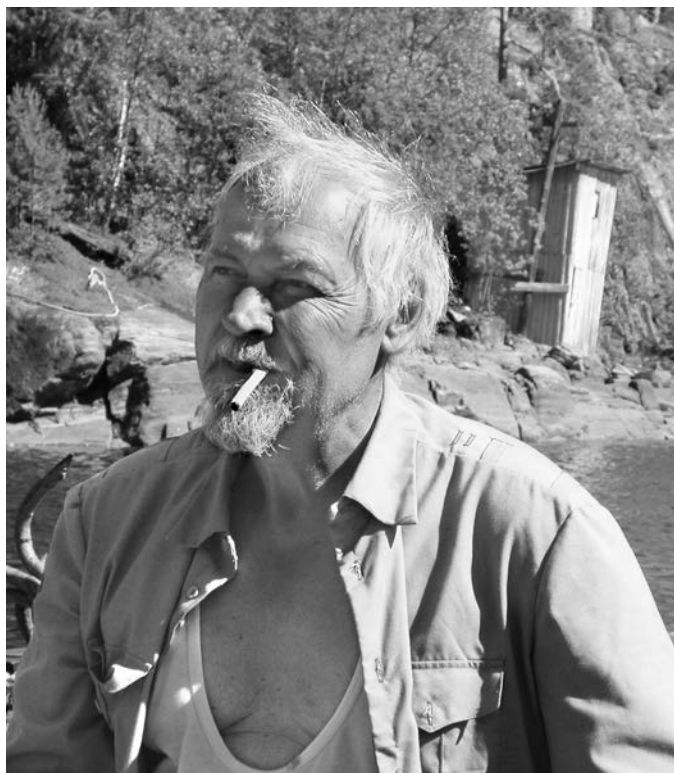
Мидиевая банка на отливе



Экспериментально-промышленное мидиевое хозяйство в районе Сонострова



Плот с подъемником для мидиевых субстратов



Э.Е. Кулаковский (1939–2003)