

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО МАРИКУЛЬТУРЕ МИДИЙ
НА БЕЛОМ МОРЕ**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА. ТОМ 253
Выпускаются с 1932 года

И С С Л Е Д О В А Н И Я ПО МАРИКУЛЬТУРЕ МИДИЙ НА БЕЛОМ МОРЕ

Под редакцией А. А. Сухотина

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

1993

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, ST. PETERSBURG
VOL. 253

**THE INVESTIGATIONS ON MUSSEL MARICULTURE
IN THE WHITE SEA**

Edited by A. A. Sukhotin

Copyright © 1993 by Zoological Institute Academy of Sciences. All rights reserved.

No part of this book may be reproduced in any form by photostat, microfilm of any other means, without written permits from the publishers.

Главный редактор
директор Зоологического института
О. А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия:

И. Я. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолихин

Рецензенты:
Ю. И. Галкин, В. Б. Погребов

И 200150100—08 Без объявления
055(02)3—93

© Зоологический институт РАН, 1993

Никакая часть этой книги не может быть воспроизведена ни фотоспособом, ни микрофильмированием и ни каким-либо другим методом без письменного разрешения Зоологического института РАН.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 594.124

Ю. И. Ляхин, Э. Е. Кулаковский

Гидрометеорологический институт,
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКВАТОРИЙ ПРОМЫШЛЕННЫХ МИДИЕВЫХ ХОЗЯЙСТВ НА БЕЛОМ МОРЕ

На основании исследования динамики биогенных микроэлементов в течение двух сезонов делается вывод о том, что имеющиеся масштабы культивирования мидий в рассматриваемых акваториях не отражаются существенным образом на гидрохимических показателях данных акваторий.

Одним из основных условий функционирования промышленных мидиевых хозяйств на Белом море является их экологическая безопасность для окружающей среды. Создание мидиевых хозяйств в той или иной акватории прямо или косвенно влияет практически на все стороны жизнедеятельности биоты данной акватории и смежных районов моря. Степень и характер этого влияния обуславливают в конечном счете масштабность и эффективность мидиевой марикультуры в акватории. Исследование гидрохимического режима в этом отношении представляет интерес, по крайней мере в двух аспектах. Во-первых, в связи с тем, что одним из основных объектов питания мидий является фитопланктон, развитие которого в значительной степени определяется количеством и динамикой биогенов в данной акватории. Во-вторых, в процессе функционирования мидиевых хозяйств в окружающую среду поступают продукты метаболизма моллюсков, которые, в свою очередь, оказывают целый спектр влияния на экосистему. Так, неусвоенная пища в виде фекалий и псевдофекалий, поступая в акваторию, может вызвать, при соответствующих неблагоприятных условиях (например, пониженный водообмен, сезонное повышение температуры воды), возникновение бескислородных зон и последующую гибель населения донных биоценозов, включая и мидий (Verwey, 1952). Большое значение на функционирование экосистемы имеют также и метаболиты мидий, поступающие в окружающую среду в основном в виде *POB*, содержащие раз-

личные биологически активные вещества, оказывающие (прямо или косвенно) регулирующее влияние на многие стороны жизнедеятельности как самих культивируемых моллюсков, так и всех представителей биоты данной акватории (Галкина и др., 1982; Голиков, Скарлато, 1979; Кулаковский, Шамарин, 1989).

При создании промышленных мидиевых хозяйств в акваторию, где имеются многолетние сложившиеся биоценотические связи, вносится значительное «инородное тело», представляющее собой существенную дополнительную нагрузку в данную экосистему. Так, даже небольшое (площадью в 1 га) опытно-промышленное хозяйство, которое в течение 4 лет функционировало в районе Беломорской биостанции Зоологического института РАН возле мыса Картеш (бухта Кривозерская), по ряду показателей развития мидий на искусственных субстратах соответствует довольно крупным естественным поселениям этого моллюска (табл. 1). Известно, что в местах поселения мидий, в окружающей водной среде, имеется повышенное содержание *РОВ* (Галкина, 1978). Следует отметить, что в акватории мидиевых хозяйств их содержание значительно превышает таковое естественных мидиевых поселений. Это объясняется главным образом более высоким уровнем метаболизма моллюсков в условиях марикультуры (Кулаковский, 1987). Таким образом, при организации мидиевых хозяйств, помимо прочих условий, необходимо иметь в виду, что для своей жизнедеятельности моллюски должны потреблять соответствующее количество пищи, которое должно быть в данной акватории, и что ее изъятие пагубным образом не отразится на имеющихся естественных компонентах данной акватории. Вместе с тем величина неусвоенной мидиями хозяйства пищи, поступающей в акваторию, должна быть сопоставима с естественными «регенерационными» возможностями экосистемы и не приводить к нежелательным экологическим последствиям. О порядке величин неусвоенной пищи можно судить по данным, полученным для опытно-промышленного хозяйства. Так, потребление пищи за цикл выращивания (4 года) всеми мидиями, находящимися на искусственных субстратах хозяйства, составило около 710 млн. ккал (Sukhotin, 1992). Около 30% от потребления (213 млн. ккал) возвращается в экосистему в виде фекалий. При калорийности фекалий в 1,3 ккал/г, общее количество веществ, поступающих в воду в результате жизнедеятельности моллюсков с данного хозяйства (имеются в виду только фекалии, без учета *РОВ*) составляет приблизительно 164 т сухого вещества. Если учесть, что в сырых фекалиях мидий содержится 88% воды (Лукашева, Цихон-Луканина, 1987), то в сырой массе количество этих биотложений составляет 1,4 тыс. т (Sukhotin, 1992).

В комплексе мероприятий по созданию промышленных мидиевых хозяйств большое место должно уделяться выбору места размещения, которое должно характеризоваться определенными условиями (прежде всего хорошим водообменом). Эти условия

Таблица 1

Численность и биомасса мидий на всем опытно-промышленном хозяйстве
(данные на осень каждого сезона)

Год	Численность, млн. экз.	Биомасса, сырой вес, т
1983	9000	15
1984	320	87
1985	177	147
1986	66	228
1987	175	184

в конечном счете определяют и степень нагрузки данной (выбранной) акватории. Контроль за состоянием развития мидиевого поселения на хозяйствах включает в себя, помимо анализа темпов роста моллюсков, развития всего сообщества обрастания, характеристики водообмена и ряда других важных показателей, также и анализ гидрохимической ситуации (Кулаковский, 1990; Сухотин, Кулаковский, 1990). В настоящей работе проводится сравнение гидрохимического режима в акваториях, где имеются мидиевые хозяйства, и в акваториях, не подверженных влиянию мидиевых хозяйств (контроль).

Гидрохимические наблюдения проводились на акваториях бухт Никольская и Кривозерская, губы Чупа Кандалакшского залива в течение 1990 (май—ноябрь) и 1991 (август—октябрь) годов. В бухте Никольская расположено промышленное мидиевое хозяйство, занимающее общую площадь около 6 га; в другой бухте ко времени наблюдений был уже собран первый урожай мидий (в 1987 г.), а акватория используется под новые экспериментальные мидиевые хозяйства. В бухте Никольской хозяйство состоит из 4 участков, расположенных по всей акватории бухты. Здесь в качестве контрольной была выбрана точка на входе в бухту, на удалении около полукилометра от ближайшего участка мидиевого хозяйства. Для хозяйства у мыса Картеш в качестве контроля выбрана точка, находящаяся также на удалении полукилометра от хозяйства.

Пробы воды отбирались ежемесячно в центральной части каждого хозяйства (для бухты Никольской это был самый крупный участок) с горизонтов 0, 3, 15 м и придонного батометром БМ-48. В пробах воды выполнялись определения величин температуры, солености (солемер ГМ-65), кислорода, *pH* (стеклянный электрономер И-375), фосфатов, нитритов, нитратов, аммиака и мочевины по методикам, принятым во ВНИРО (Методы гидрохимических исследований..., 1988). В августе—октябре 1991 г. дополнительно проведены определения форм фосфора (валовый, минеральный и органический).

Термогалинный режим во всех точках наблюдений имеет хорошо выраженный сезонный ход. Максимальный прогрев поверхностного слоя 0—3 м к августу достигает 15 °С, на горизонте

15 м — 8 °С. Соленость поверхностного слоя воды бухты Никольской уменьшается в направлении к кутовой части от 25.6 до 23.2⁰/₀₀, на горизонте 15 м — от 26,7 до 25,8⁰/₀₀. На хозяйстве у мыса Картеш соленость воды в слое 0—6 м меняется в пределах 24.3—24.9⁰/₀₀. К октябрю вертикальные градиенты *T* и *S* существенно уменьшаются за счет охлаждения воды и конвективного перемешивания. Температура воды в поверхностном горизонте понижается до 5 °С, на 15 м — до 4,5 °С, соленость также выравнивается. Сравнение данных наблюдений 2 лет показывает, что в 1991 г. во всех точках поверхностный слой 0—3 м был более теплым (на 2 °С) летом и более холодным в октябре (на 1.5—2.0 °С). По солености отмечены обратные различия: в 1991 г. поверхностный слой опреснен на 1.5—2⁰/₀₀ летом и осолонен на 0.5—1.0⁰/₀₀ в октябре. Подобная межгодовая изменчивость, которая особенно хорошо проявляется при длительных сроках наблюдений в губе Чупа (Бабков, 1982), может оказывать влияние на особенности протекания биологических и биохимических процессов в водной толще в каждый конкретный сезон.

Кислородный режим тесно связан с температурой воды, плотностной стратификацией, процессами фотосинтеза и окисления органического вещества. В поверхностном слое рассматриваемых акваторий максимальные содержания кислорода (8.0—9.0 мл/л, до 110% насыщения) наблюдаются весной при прогреве воды и интенсивном фотосинтезе. По мере повышения температуры воды происходит уменьшение абсолютного содержания кислорода до 6.0 мл/л. С июля интенсивность фотосинтеза ослабевает, начинают преобладать окислительные процессы, что приводит к некоторому недонасыщению воды кислородом (до 95%). Содержание кислорода в поверхностном 5-метровом слое воды бухты Никольской в контрольной точке и на мидиевом хозяйстве практически одинаково. В более глубоких слоях воды в этих местах имеются различия, которые увеличиваются к концу летнего сезона. Так, если весной относительное содержание кислорода на поверхности и на горизонтах 10—15 м различаются лишь на 3—5%, то к сентябрю эти различия увеличиваются до 10%.

Сезонный ход значений *pH* имеет подобие с кислородом. В эвфотической зоне высокие значения *pH* (8.5—8.7), наблюдаемые весной, постепенно уменьшаются до 8.0—7.9 по мере ослабления фотосинтеза и усиления процессов биохимического разложения органического вещества. С этим же связано и уменьшение *pH* по вертикали до 8.0—7.8 на горизонте 15 м. Состоянием углекислотной системы определяется степень насыщенности воды карбонатом кальция, которая оценивается по отношению произведения фактических концентраций кальция и карбонатных ионов к концентрационному произведению растворимости кальцита при наблюдаемых температуре и солености (Алекин, Ляхин, 1984). Расчеты показывают, что при всех значениях *pH* не ниже 7.8 и температурах, близких к 0 °С, вода соленостью более 20⁰/₀₀

и щелочностью около $2.0 \text{ мг} \cdot \text{экв/л}$ всегда перенасыщена кальцием. На исследуемых мидиевых хозяйствах экстремальные значения pH , температуры и солености составляют соответственно 7.9, около 0°C (зимой) и $21.4/_{\text{‰}}$. Отсюда можно сделать заключение об отсутствии карбонатной агрессивности воды на горизонтах выше 15 м даже в зимнее время. Следовательно, карбонатный материал раковин живых мидий не подвергается коррозионному воздействию воды. В целом кислородный и уголекислотный режимы водных поверхностных (15 м) масс в исследованных акваториях представляются вполне благоприятными для развития мидиевых поселений на хозяйствах.

Режим биогенных элементов на всех точках наблюдений характеризуется четко выраженным годовым изменением концентраций с максимумом перед началом вегетационного сезона и минимумом в середине лета. Пределы изменчивости концентраций (фосфаты $0.1\text{—}1.9 \text{ мкмоль/л}$; нитраты $0\text{—}6 \text{ мкмоль/л}$; нитриты $0\text{—}0.2 \text{ мкмоль/л}$; кремний $16\text{—}40 \text{ мкмоль/л}$) позволяют представить район исследований как олиготрофный с хорошо сбалансированными циклами круговоротов фосфора и азота. Годовым циклом изменчивости охвачен слой воды $0\text{—}15 \text{ м}$. В летнее время на горизонте 15 м отмечается повышение концентраций биогенных элементов как результат минерализации органического вещества под слоем термоклина. Следует отметить, что заметных различий в контрольных точках и на мидиевых хозяйствах не наблюдается.

Из форм связанного азота определенный интерес представляют аммиак и мочевина, в значительной мере обязанные своим присутствием метаболизму животных. Как показывают наблюдения 1991 г., концентрации аммиака, близкие по своим значениям на всех стандартных горизонтах мидиевых хозяйств, возрастают от очень малых в начале августа до 2 мкмоль/л в октябре, когда при понижении температуры окисление аммиака сильно замедляется. Отличительной чертой вертикального распределения аммиака на акватории хозяйств можно считать гомогенность концентраций в слое $0\text{—}15 \text{ м}$, тогда как в контрольной точке наблюдаются значительные градиенты в слое $3\text{—}15 \text{ м}$. Мочевина присутствует в концентрациях $0.8\text{—}1.5 \text{ мкмоль/л}$ на всех горизонтах, слабо возрастая или не меняясь от августа к октябрю. Максимум концентраций сдвинут к горизонту $0\text{—}3 \text{ м}$, т. е. именно в тот слой водной массы, где и находятся мидии на искусственных субстратах. В контрольной точке летом концентрации мочевины одинаковы во всем слое $0\text{—}15 \text{ м}$, а затем максимум смещается к горизонту 15 м. На хозяйстве у мыса Картеш содержание мочевины резко падает от 1.5 до 0.5 мкмоль/л с середины сентября до начала октября. Здесь, как и в бухте Никольской, максимум концентраций мочевины приходится на поверхностный слой, где обитают мидии.

По наблюдениям 1991 г., общий фосфор, включающий в себя растворенные и взвешенные органические и неорганические формы, в поверхностном слое $0\text{—}3 \text{ м}$ на всех точках наблюдений воз-

растает от августа к октябрю в пределах концентраций 0.2—0.8 мкмоль/л. На горизонте 15 м и у дна содержание $P_{\text{общ.}}$ увеличивается от августа к середине сентября, а к октябрю либо слабо уменьшается, либо остается неизменным, приближаясь к значениям концентраций поверхностного слоя и занимая промежуточное положение между горизонтами 0 и 3 м.

Аналогичный временной ход обнаруживается и для фосфатов. По сравнению с 1990 г., в 1991 г. содержание фосфатов в слое 0—3 м на 0.2—0.3 мкмоль/л в августе меньше, в сентябре практически одинаково, а в октябре превышает прошлогодние значения на 0.1 мкмоль/л. При более интенсивном прогреве и опреснении верхнего слоя в августе 1990 г. минерализация органического вещества протекала более ускоренно, что способствовало некоторому накоплению фосфатов. Кроме того, в августе 1990 г. отмечалась тенденция к уменьшению фосфатов за счет фотосинтеза. В августе 1991 г. наблюдалось монотонное возрастание фосфатов, свидетельствующее о затухании фотосинтеза и замедленной минерализации органического вещества. Временной ход концентраций органического фосфора подтверждает эти соображения: на горизонтах 0 и 3 м в августе 1991 г. содержание $P_{\text{орг.}}$ либо слабо возрастает, либо уменьшается. Осенью (сентябрь—октябрь) проявляется общая тенденция к некоторому увеличению $P_{\text{орг.}}$ в слое 0—3 м и к уменьшению на горизонте 15 м и у дна как результат вертикального перемешивания и выравнивания концентраций. Меняется также соотношение между неорганическими и органическими формами. Если в августе концентрации неорганического и органического фосфора примерно одинаковы, то к октябрю преобладающей формой (до 60%) становится неорганический фосфор, вследствие превалирования процессов минерализации органического вещества.

Временной ход концентраций нитратов и нитритов отражает последовательность процессов фиксации неорганического азота при фотосинтезе и нитрификации при распаде органического вещества в аэробной среде. В течение августа в верхнем слое содержание нитратов либо слабо уменьшается (преобладание их потребления водорослями), либо столь же слабо возрастает (преобладание минерализации органического вещества). Фотосинтез замедляется, поэтому при деструкции органического вещества в воде накапливается некоторое количество нитритов, не успевающих быстро окислиться. В первой половине сентября возникает максимум нитритов при минимуме нитратов. Далее, к октябрю, окисление нитритов и вертикальная конвекция пополняют запас нитратов в верхнем слое. На горизонте 15 м содержание нитратов достигает 6—8 мкмоль/л с тенденцией возрастания от лета к осени при уменьшении концентраций нитритов, подвергающихся быстрому окислению. Данная схема свойственна всем точкам наблюдений. Она свидетельствует о хорошей аэрации среды и беспрепятственной минерализации органического вещества. Из сравне-

ния данных наблюдений 1991 г. с наблюдениями в тот же период 1990 г. вытекают существенные различия в режиме неорганического азота. В августе 1990 и 1991 гг. концентрации нитратов в верхнем слое были примерно на одном уровне, зато содержание нитритов в августе 1990 г. было значительно выше в силу причин, обсужденных ранее. Соответственно, в октябре 1990 г., нитратов в этом слое было гораздо меньше, а нитритов больше, чем в октябре 1991 г. Таким образом, различия в термохалинном режиме и характере вертикальной стратификации повлияли и на динамику неорганических форм связанного азота.

Исходя из общих картин гидрохимического режима на данных акваториях, можно ориентировочно произвести оценку и кормовой базы мидий путем расчета первичной продукции. По наблюдениям 1990 г. видно, что в начале вегетационного сезона (май—июнь) концентрации биогенных веществ, в частности нитратов и фосфатов, быстро уменьшаются. Это свидетельствует об интенсивном фотосинтезе, охватывающем водную толщу от поверхности до глубины 15 м. Вместе с тем в конце мая (26.05.1990), когда только начались наблюдения, величина pH имела максимальные значения (до 8.39), поскольку к этому времени фотосинтез уже достиг своего пика и далее пошел на спад. Исходя из этого, начало фотосинтеза следует отнести к тому моменту времени, когда растаял лед и начинается прогрев воды, но в вертикальном распределении биогенов еще сохранилась зимняя гомогенность. Это должны быть концентрации, накопленные глубинным слоем вод в течение летнего и осеннего сезонов прошлого года. Исходными к началу фотосинтеза можно условно принять концентрации нитратов и фосфатов, наблюдаемые поздней осенью в водной толще (для бухты Никольской эти величины будут соответственно 7.40 и 0.48 мкмоль/л и 7.60, 0.40 мкмоль/л — для Кривозерской бухты). Отношение $N:P$ (15.4 и 19.0) близко к среднему (16.0) в органическом веществе планктона (Алекин, Ляхин, 1984). Моментом начала фотосинтеза можно принять 15 мая (для сезона 1990 г.). Расчет новообразования органического углерода первичной продукции проводится по убыли нитратов и фосфатов (N, P) с учетом соотношений $S:N:P=106:16:1$ (мольное выражение) в органическом веществе планктона (табл. 2). Как видно из этой таблицы, значения видимой первичной продукции в точках наблюдений бухты Никольская близки между собой и заключены в пределах 560—580 мг $C_{орг.}/м^3$ (среднее 570) по азоту и 308—405 мг $C_{орг.}/м^3$ (среднее 388) по фосфору. Несовпадение результатов двух способов расчета объясняется различиями в скоростях регенерации нитратов и фосфатов. В Белом море продолжительность регенерации нитратов близка к 3 месяцам, а фосфатов приближается к 1.5 месяцам (Максимова, 1982). В нашем случае рассматривается отрезок времени с 15 мая по конец июня; т. е. 1.5 месяца. Следовательно, для получения полной $ПП$ с учетом регенерации и повторного потребления биогенов, необходимо видимую $ПП$

Таблица 2

Первичная продукция (ПП) на станциях наблюдений в бухте Никольская (1—4) и возле мыса Картеш за май—июнь 1980 г.
(расчет по убыли концентрации нитратов и фосфатов, мкмоль/л)

Точка	Гори- зонт, м	Расчет по нитратам					Расчет по фосфатам				
		NO_3 исход.	NO_3 конеч.	N	$C_{орг.}$ мкмоль/л	ПП, мгС/м ³	PO_4^{3-} исход.	PO_4^{3-} конеч.	P	$C_{орг.}$ мкмоль/л	ПП, мгС/м ³
1	0	7.40	0.20	7.20	47.5	570	0.48	0.19	0.29	30.7	368
	3	7.40	0.26	7.14	47.1	565	0.48	0.15	0.33	35.0	420
	15	7.40	0.13	7.27	48.0	576	0.48	0.24	0.24	25.4	305
2	0	7.40	0.33	7.07	46.7	560	0.48	0.12	0.36	38.2	458
	3	7.40	0.19	7.21	47.6	571	0.48	0.19	0.29	30.7	368
	15	7.40	0.20	7.20	47.5	570	0.48	0.16	0.30	31.8	382
3	0	7.40	0.14	7.26	47.9	575	0.48	0.12	0.36	38.2	458
	3	7.40	0.10	7.30	48.2	578	0.48	0.16	0.32	33.9	407
	15	7.40	0.13	7.27	48.0	576	0.48	0.16	0.32	33.9	407
4	0	7.40	0.07	7.33	48.4	581	0.48	0.24	0.24	25.4	305
	3	7.40	0.07	7.33	48.4	581	0.48	0.16	0.32	33.9	407
	15	7.40	0.15	7.25	47.8	574	0.48	0.18	0.32	33.9	407
Конт- роль	0	7.40	0.13	7.27	48.0	576	0.48	0.16	0.32	33.9	407
	15	7.40	0.20	7.20	47.5	570	0.48	0.22	0.26	27.6	331
Мыс	0	7.60	0.04	7.56	49.9	600	0.40	0.29	0.11	11.7	140
Кар- теш	3	7.60	0.00	7.60	50.2	602	0.40	0.19	0.21	22.3	268

по нитратам увеличить в 1.25 раза, а видимую ПП по фосфатам — в 1.75 раза. Соответственно за рассматриваемый нами период получаем 712 и 679 мг $C_{орг.}/м^3$, что совпадает в пределах допущений и погрешностей расчетов. Таким образом, среднюю полную ПП в Никольской бухте за весенний вегетативный период (т. е. за 1.5 месяца), можно принять за 700 мг $C_{орг.}/м^3$ или 240 мг $C_{орг.}/м^2$ сутки в слое воды 0—15 м. В целом можно полагать, что в бухте Никольской при ее площади 1.5 км² за это время синтезируется 15.75 т $C_{орг.}$ или 31.5 т органического вещества. Первичная продуктивность водного столба на хозяйстве у мыса Картеша измеряется несколько меньшими величинами: 50—100 мг $C_{орг.}/м^2$ сутки в слое воды 0—6 м. Рассматриваемые мидиевые хозяйства расположены в центральной части бухт, и полученные данные, относящиеся к расчету по концентрации биогенов величин ПП, в некоторой степени относятся и к жизнедеятельности макрофитов. Однако мы считаем, что в данном случае большая часть ее приходится на долю фитопланктона.

Гидрохимический режим водоема формируется под одновременным и совокупным воздействием ряда физических, биологических и биохимических процессов. Идентифицировать роль каждого процесса и в том числе воздействие поселения мидий на гидрохимический режим, представляется сложной задачей. В этом отношении полезно применение факторного анализа по методу главных компонент (МГК). Примером успешного приложения

МГК к конкретным условиям Среднего и Южного Каспия может служить работа Семенова (1978). Исходные положения МКГ следующие (Иберла, 1980). Гидрохимическая характеристика вод осуществляется на основе набора показателей (признаков) в каждой точке наблюдений, что выражается вектором — строкой матрицы, составленной по данным наблюдений. При достаточном количестве строк рассчитывается корреляционная матрица, устанавливающая связь между каждой парой признаков с помощью коэффициента корреляции r_{ij} . Осмысливание корреляционной матрицы базируется на равенстве $RU = \lambda U$, где R — корреляционная матрица, λ — собственное число, U — соответствующий собственный вектор. Собственные числа матрицы находятся после раскрытия ее определителя. Спектральное разложение корреляционной матрицы R исследуемых переменных X_i на совокупность ортогональных (взаимноперпендикулярных) векторов дает собственные векторы U_i и собственные числа λ_i этой матрицы. Матрица корреляций между отдельными признаками отражает установившееся в водоеме равновесие в конкретный момент времени, а спектральное разложение ее есть, по сути дела, разложение общего природного процесса на отдельные составляющие, называемые факторами. Последние выделяются в порядке убывания собственных чисел. Поскольку собственное число λ_i , деленное на след матрицы $t_r(R)$, является дисперсией D соответствующего фактора ϕ_i , то представляется возможность выделить компоненты (факторы) в порядке убывания их дисперсий, т. е. по мере уменьшения их доли в общей дисперсии $D(x)$ вектора X . При производстве факторного анализа после вычисления всех собственных чисел и соответствующих им собственных векторов рассчитываются матрицы факторных нагрузок и значения факторных весов, которые далее интерпретируются с точки зрения описания природных процессов.

По этой методике была проведена обработка данных наблюдений за 1990 г. в бухтах Никольская и Кривозерская. В исходные матрицы признаков для бухты Никольская вошли группировки данных по четырем точкам, каждая из которых относится к соответствующему участку общего хозяйства (горизонты 0, 3, 15 м) по срокам наблюдений. Здесь имеется возможность проследить соотношения между факторами в течение навигационного периода. Для акватории другого хозяйства можно получить лишь по одной обобщающей матрице за весь период наблюдений, иначе длина столбцов в этих матрицах недостаточна для расчетов коэффициентов корреляции. Анализ факторов, выделенных в табл. 3 для бухты Никольская, позволяет дать им следующую интерпретацию.

25.06—2.07.1990. ϕ_1 (47.7%), положительно связанный с соленостью, нитратами и мочевиной, а отрицательно — с pH , кислородом, кремнием и нитритами, характеризует процесс метаболизма мидий и зоопланктона при фотосинтезе за счет прямой регенерации биогенных веществ. ϕ_2 (22.3%), имеющий отрицательную

Таблица 3

Гидрохимический режим бухты Никольская. Факторные нагрузки и факторные веса по наблюдениям 1990 г.

Признаки	ФАКТОРЫ												
	25.06—2.07				28.07—4.08				30.09—8.10				
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Температура	0.032	0.897	0.120	-0.164	0.084	-0.430	0.624	-0.580	-0.274	0.314	-0.311	0.798	-0.240
Соленость	0.252	-0.894	0.086	0.036	0.860	-0.166	-0.373	-0.166	-0.113	0.712	0.635	-0.062	0.103
<i>pH</i>	-0.901	0.176	0.217	0.011	-0.707	0.179	0.322	-0.193	0.564	-0.630	0.572	-0.220	-0.251
Кислород	-0.840	-0.326	0.023	-0.399	-0.646	0.625	0.322	-0.194	0.132	-0.664	0.210	0.240	0.616
Фосфаты	-0.070	-0.263	0.882	0.312	0.853	0.418	0.062	0.095	0.034	0.831	-0.236	-0.164	0.022
Кремний	-0.645	0.306	-0.145	0.662	0.301	-0.258	0.645	0.643	-0.080	0.779	-0.361	-0.243	0.323
Нитриты	-0.986	-0.048	-0.079	0.049	0.393	0.783	0.100	-0.010	-0.458	0.351	0.556	0.522	0.132
Нитраты	0.584	-0.315	-0.650	0.235	0.904	-0.144	-0.048	-0.077	-0.020	0.589	0.725	-0.075	-0.106
Мочевина	0.972	0.082	0.071	0.016	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Факторный вес	0.474	0.223	0.144	0.087	0.432	0.178	0.147	0.108	0.080	0.402	0.236	0.139	0.080

связь с соленостью и положительную — с температурой и кремнием, указывает на присутствие берегового стока. ϕ_3 (14.4%) отражает прямую регенерацию фосфатов и непрямую — нитратов из органического вещества. ϕ_4 (8.7%), коррелирующий положительно с фосфатами, кремнием и нитратами, а отрицательно — с температурой и кислородом, показывает роль турбулентного обмена между эвфотическим и подстилающим слоями водной массы.

28.07—4.08.1990. ϕ_1 (43.2%), коррелирующий положительно с соленостью и биогенами, отрицательно — с кислородом и pH , обозначает интенсивную деструкцию органики, выделяемой мидиями и зоопланктоном в совокупности с усилением вертикального перемешивания водных масс. ϕ_2 (17.8%) — непрямая регенерация фосфатов и нитритов под эвфотическим слоем. ϕ_3 (14.7%) — вынос силикатов береговым стоком. ϕ_4 (10.8%) — регенерация кремния из отмершего фитопланктона под эвфотическим слоем.

30.09—8.10.1990. ϕ_1 (40.2%) — деструкция органического вещества, сопровождающаяся потреблением кислорода и уменьшением pH . ϕ_2 (23.6%) — непрямая регенерация нитратов, усиливающаяся с глубиной. ϕ_3 (13.9%) — прямая регенерация нитритов. ϕ_4 (8.0%) — абсорбция кислорода из атмосферы при охлаждении.

Таблица 4

**Гидрохимический режим в контрольной точке, 25.06.—8.10.1990.
Факторные нагрузки и факторные веса**

Признаки	Факторы			
	1	2	3	4
Температура	0.576	—0.138	0.746	0.100
Соленость	0.355	0.777	—0.431	—0.107
pH	—0.835	0.037	0.109	0.023
Кислород	—0.906	0.287	0.002	—0.144
Фосфаты	—0.692	0.397	0.409	—0.017
Кремний	—0.895	0.240	0.122	0.078
Нитриты	0.622	0.406	0.377	—0.540
Нитраты	0.502	0.660	0.110	0.523
Факторный вес	0.487	0.190	0.142	0.070

В контрольной точке (табл. 4) наиболее важными, действующими в течение всего сезона, являются первые два фактора. ϕ_1 (48.7%), характеризующий минерализацию детрита и POB , близок по соотношению признаков к первому фактору бухты Никольская. Отдельные различия в соотношении фосфатов и нитритов, по-видимому, и следует объяснить непосредственным влиянием мидиных поселений на хозяйстве бухты. ϕ_2 (19.0%) показывает роль вертикального водообмена между слоями воды.

Таблица 5

**Гидрохимический режим в акватории хозяйства
у мыса Картеш. 25.06—8.10.1990 г.
Факторные нагрузки и факторные веса**

Признаки	Ф а к т о р ы		
	1	2	3
Температура	—0.341	0.586	0.736
Соленость	—0.026	0.928	0.146
<i>pH</i>	—0.003	—0.848	0.462
Кислород	0.830	—0.501	0.060
Фосфаты	0.965	0.200	—0.071
Кремний	0.944	0.029	0.243
Нитриты	—0.803	—0.063	—0.391
Нитраты	0.816	0.440	—0.330
Факторный вес	0.492	0.200	0.138

В целом же различия по гидрохимической обстановке в контрольной точке и на мидиевых хозяйствах невелики.

На хозяйстве возле мыса Картеш ϕ_1 (49.2%), положительно коррелирующий с кислородом и группой биогенов и отрицательно — с нитритами, может быть отнесен за счет действия турбулентного и конвективного перемешивания, способствующих аэрации водной массы. ϕ_2 (20.0%) выделяет процесс минерализации органического вещества в аэробных условиях (табл. 5).

Анализируя в целом полученные данные, следует заключить, что в исследованных акваториях влияние жизнедеятельности культивируемых мидий не приводит к кардинальным изменениям гидрохимического режима. Это объясняется прежде всего хорошим водообменом бухт, постоянно действующими приливо-отливными течениями, что не позволяет продуктам метаболизма накапливаться в воде на мидиевых хозяйствах. Накопление фекальных и псевдофекальных выделений возможно в донных осадках под мидиевыми поселениями, но перемещения глубинных и придонных водных масс способствуют удалению отсюда растворимых продуктов разложения детрита. Однако следует иметь в виду, что при чрезмерной нагрузке акваторий могут возникнуть негативные ситуации, особенно на грунте под мидиевыми хозяйствами, могущие вызывать заморные явления с соответствующими последствиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А., Ляхин Ю. И. Химия океана.— Л., 1984. 340 с.
Бабков А. И. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря.— Л., 1982. С. 3—16.

- Галкина В. Н. Роль метаболитов мидий в обогащении прибрежных вод растворенными органическими веществами // Тез. докл. 11 Всесоюзн. конфер. по биологии шельфа.— Севастополь. 1978. С. 28—29.
- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология, 1982. Т. 22. № 2. С. 321—324.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Биология моря, 1979. № 4. С. 68—73.
- Иберла К. Факторный анализ.— М., 1980. 398 с.
- Кулаковский Э. Е. Экосистемный подход к проблеме марикультуры мидий на Белом море // Тез. докл. IV региональной конфер. по Белому морю.— Архангельск, 1990. С. 213—215.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидро-биологические и ихтиологические исследования на Белом море.— Л. 1987. С. 64—76.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Экологические исследования беломорских организмов.— Л., 1989. С. 63—75.
- Лукашова Т. А., Цихон-Луканина Е. А. Роль мидий из сообщества обрастания в круговороте вещества в прибрежных водах Черного моря // Изучение процессов морского обрастания и разработка методов борьбы с ним.— Л. 1982. С. 41—43.
- Максимова М. П. Комплексное исследование взаимосвязей гидрохимических характеристик и классификация рек, впадающих в Белое море // Повышение продуктивности и рац. использование биоресурсов Белого моря.— Л., 1982. С. 16—17.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов.— М., 1988. 119 с.
- Семенов Ю. Л. Факторный анализ общего природного процесса, формирующего гидролого-гидрохимический режим восточной части Среднего и Южного Каспия // Изв. АН АзербССР, серия биол., 1978. № 4. С. 85—92.
- Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е. Подходы к оценке оптимальной нагрузки акватории при организации мидиновых хозяйств на Белом море // Тез. докл. IV региональной конф. по Белому морю.— Архангельск, 1990. С. 225—226.
- Sukhotin A. A. Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992, Vol. 101. P. 41—57.
- Verwey J. On the ecology and distribution of cockle and mussel in the dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of their food supply // Arch. Neerland. Zool., 1952. Vol. 10. № 2. P. 171—239.

Summary

Yu. I. Lyakhin, E. E. Kulakowski

THE HYDROCHEMICAL DESCRIPTION OF THE WATERS, OCCUPIED WITH THE MUSSEL INDUSTRIAL FARMS IN THE WHITE SEA

The dynamics of the biogen microelements in the waters occupied with the industrial mussel farms shows that the mussel mariculture does not influence on the hydrochemical conditions of these places. The possibility of prediction of the hydrochemical situations during mussel cultivation in the White Sea is discussed.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 594.124

А. И. Бабков, Э. Е. Кулаковский, А. А. Сухотин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ВЛИЯНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РАЗВИТИЕ ПОСЕЛЕНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ

На основании исследований по развитию мидий в условиях марикультуры на опытно-промышленном хозяйстве и анализу водообмена в данной акватории показана роль водообмена при многолетнем функционировании мидиевого хозяйства в Белом море. Приводятся конкретные данные некоторых гидрологических показателей и, вместе с тем, данные по плотности и биомассе мидий на искусственных субстратах хозяйства. Обсуждаются вопросы оптимизации биотехнологии культивирования мидий в Белом море.

Исследования в области марикультуры охватывают широкий спектр всестороннего анализа как объекта культивирования, так и условий окружающей среды и их взаимодействие. Большое значение в этом отношении имеют данные по влиянию водообмена на биологию культивируемого объекта (Кулаковский, 1987). Ранее мы отмечали необходимость проведения всего комплекса исследований, связанных с марикультурой, на хозяйствах, приближающихся по масштабу к промышленным (Кулаковский, Сухотин, 1988). Дело в том, что основным возможным недостатком при организации крупных промышленных хозяйств может быть перенесение данных, полученных в эксперименте, в биотехнологию уже промышленного масштаба. Как правило, эксперименты осуществляются на значительной площади акватории при ее крайне незначительной нагрузке. Полученные в результате эксперимента данные составляют основу для организации уже крупных хозяйств, когда в той же самой акватории нагрузка возрастает на порядки. Практически при промышленной марикультуре невозможно сохранить те условия окружающей среды, которые имелись в эксперименте, поэтому перенесение данных, непосредственно полученных в эксперименте, в обоснование для промышленного объема культивирования в большинстве случаев может привести к негативным результатам. Исходя из опыта работ на Белом море, мы считаем,

что только совокупность данных по культивированию мидий в экспериментальных и опытно-промышленных условиях может служить отправной точкой при создании биотехнологии промышленного культивирования.

В настоящей работе проведен анализ развития поселения мидий на опытно-промышленном хозяйстве за цикл выращивания в связи с водообменом. Подробные данные по самому опытно-промышленному хозяйству, включая особенности его постановки и анализ развития поселения мидий на искусственных субстратах, приводятся в соответствующих работах (Кулаковский, 1987; Бабков, Кулаковский, 1988).

Опытно-промышленное хозяйство было создано в 1983 г. в той же самой акватории, где осуществлялись и экспериментальные работы по возможности культивирования мидий в Белом море. Измерения водообмена в этом месте выполнялись в 1979 г., а также с 1985 по 1989 гг., т. е. уже во время функционирования опытно-промышленного хозяйства. Работы по определению водообмена в указанные годы проводились практически на одних и тех же точках данной акватории и в один и тот же сезон.

Результаты исследований по изменению водообмена представлены в таблице. Как видно, показатели водообмена в акватории до постановки опытно-промышленного хозяйства примерно в 2 раза превышают таковые, которые имеют место в годы существования хозяйства. Таким образом, сразу же можно отметить, что конкретная нагрузка на акваторию при конкретно сложившейся ситуации (характер постановки самого хозяйства — Житный и др., 1984), резко уменьшила водообмен. Довольно значительные колебания в показателях водообмена имели место и в процессе эксплуатации хозяйства. Так, наиболее низкие показатели отмечены в 1985 и 1987 годах. Остановимся на причинах такой флуктуации. Прежде всего, выставленные в 1983 г. на акватории хозяйства 16 тыс. искусственных субстратов вместе с их носителями создали ощутимое препятствие току воды, что не замедлило отразиться на темпах роста моллюсков (Бабков, Кулаковский, 1988). Для устранения этого негативного явления осенью 1985 г. примерно треть хозяйства была перемещена в соседнюю бухту, а оставшаяся часть рассредоточена на освободившейся акватории. Эта операция способствовала повышению водообмена в следующем 1986 г., однако в 1987 г. наблюдалось новое понижение водообмена. Это можно объяснить следующими основными причинами: прежде всего смещением несущих конструкций как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях. По мере увеличения биомассы моллюсков на искусственных субстратах несущие конструкции (в данном случае деревянные ящики, заполненные пенопластом) заглубились в среднем примерно на 80 см, а отдельные линии носителей сблизилась между собой. Каждый отдельный искусственный субстрат, обросший мидиями, к этому времени представлял собой трехметровый цилиндр диаметром 15—20 см. В ре-

Показатели водообмена в исследуемой акватории

Год	Количество воды, проходящей через створ измерений за полусуточный период, м ³	Количество воды, проходящей через 1 м ² поперечного сечения створа измерений за полусуточный период, м ³	Площадь поперечного сечения створа измерений, м ²
1979	1100×10 ³	1833	600
1985	453×10 ³	888	510
1986	572×10 ³	1121	510
1987	397×10 ³	735	540
1988	688×10 ³	1229	560
1989	599×10 ³	1070	560

зультате сближения отдельных компонентов носителей многие искусственные субстраты как бы «срослись» между собой, чему очень способствовали попавшие на акваторию хозяйства выбросы фукусов, которые, попадая на искусственные субстраты, соединяли их между собой. На эти водоросли перемещалась часть мидий с субстратов, и в конце концов получалась сплошная стена, создающая существенное препятствие току воды, особенно в верхнем 3-метровом слое. Совокупность всех этих причин привела к тому, что в данной акватории на площади в 1 га (особенно в центральной части) образовалось чрезмерное скопление субстратов. Конфигурация и рельеф дна района постановки хозяйства (и это подтверждается натурными измерениями величин водообмена) свидетельствуют о том, что глубинные слои воды (ниже 10 м) при своем поступательном движении, встречая естественное препятствие в виде порога, отклоняются в сторону. На само хозяйство поступают поверхностные слои воды, которые, встречая препятствие в виде монолита субстратов, в свою очередь как бы «обтекают» все хозяйство с двух сторон. Таким образом, на самом хозяйстве и особенно в его центре показатели водообмена понижены. Обработка материалов измерений 1988 г., когда практически все мидии с хозяйства были уже собраны, показала сложную картину скоростей и направлений течения на стадии прилива, свидетельствующую о разнонаправленности различных струй на этой приливной фазе. Суммарный расход (общее количество воды, проходящей поступательно и возвратно), рассчитанный по средним скоростям течения весной 1988 г., составил около 688 000 м³ за полусуточный период. Таким образом, эта величина оказалась существенно больше измеренных в предыдущие 3 года, но много меньше, чем в 1979 г. Это можно отчасти объяснить тем, что после сбора урожая мидий на дне акватории осталась часть затонувших носителей (ящики, металлические бочки, трубы, троса и др.), которые, судя по визуальным водолазным наблюдениям, могут существенно влиять на показатели водообмена. В данном случае можно констатировать, что величина исходного (1979 г.) водообмена после прекращения функционирования опытно-промышленного хозяйства не восстановилась в два последующих года.

Ниже приводятся некоторые данные по развитию мидий основной (1983 г.) генерации на искусственных субстратах хозяйства. Данные представлены средними величинами. Поскольку в процессе развития поселения мидий на искусственных субстратах выявляются две четко различающихся по размеру группировки моллюсков основной (1983 г.) генерации, которые условно названы «быстро-» и «медленнорастущие» мидии, в дальнейшем изложении мы будем иметь в виду только особей быстрорастущей группировки, составляющих более 90% от общей биомассы (Кулаковский, Сухотин, 1988). На рис. 1 представлена кривая линейного роста моллюсков. Как видно, в 1985 г. произошло значительное

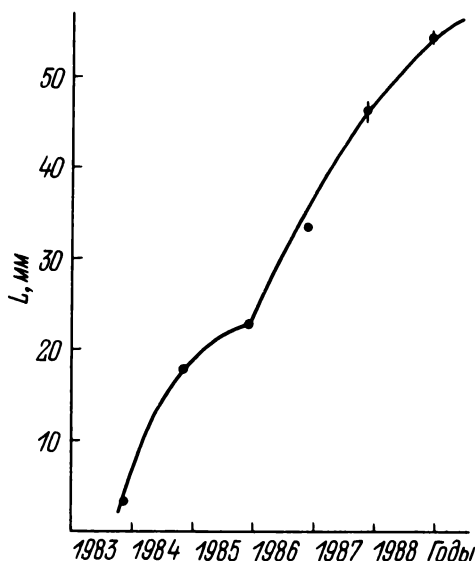


Рис. 1. Линейный рост быстрорастущих мидий основной генерации на мидиевом хозяйстве

По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат — длина мидий (мм). Вертикальные штрихи ограничивают доверительные интервалы средних при $P < 0.05$

замедление темпов роста, что соотносится с наименьшим в этот год водообменом. Повышение темпов роста в следующем году может быть объяснено некоторым увеличением водообмена на акватории хозяйства и, как следствие этого, увеличением количества пищи для оставшихся после перевода части хозяйства мидий. На рис. 2 и 3 представлены изменения биомассы и плотности моллюсков. Биомасса резко увеличивается в течение третьего года, что можно также связать с увеличением в это время водотока. После третьего года развития поселения моллюсков, когда биомасса достигала величины около 10 кг на погонный метр субстратов, началось осыпание с них друз мидий. В результате этого явления осыпания (не исключаются и некоторые другие

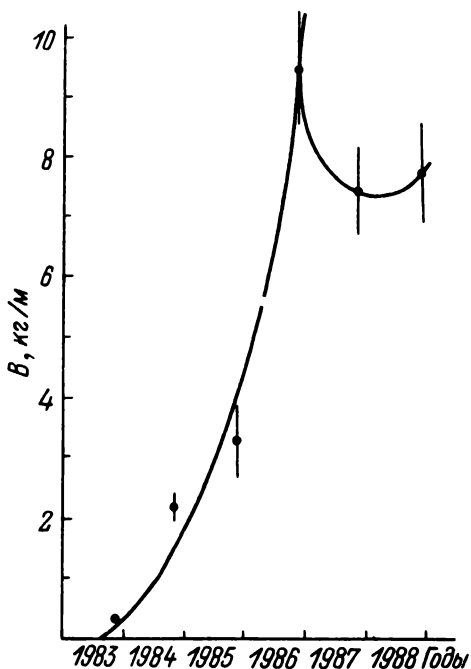


Рис. 2. Биомасса мидий основной генерации на мидиевом хозяйстве
По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат — биомасса (кг на метр погонный субстрата).
Вертикальные штрихи ограничивают доверительные интервалы средних при $P < 0.05$

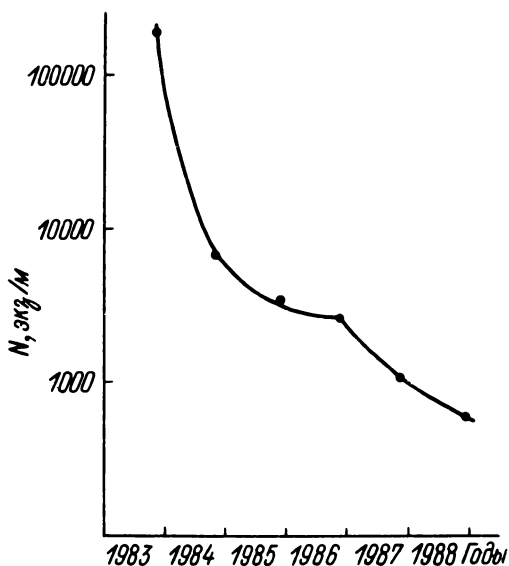


Рис. 3. Плотность основной генерации мидий на мидиевом хозяйстве
По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат — плотность. Вертикальные штрихи ограничивают доверительные интервалы средних при $P < 0.05$

причины) к концу 4-го года общая величина биомассы мидий понизилась почти на 20% от значения предыдущего года, а плотность — почти в 3 раза. Здесь следует еще раз специально подчеркнуть, что все данные настоящей работы относятся к конкретной ситуации, сложившейся на конкретном опытно-промышленном хозяйстве.

Представленные данные свидетельствуют о ведущей роли водообмена при культивировании мидий в условиях подвесной марикультуры. Этот факт хорошо известен и достаточно широко освещен в литературе (Жирмунский, 1986; Кулаковский, 1987; Verwey, 1952). Однако данных по изменению водообмена на акватории самих мидиевых хозяйств в процессе их функционирования явно недостаточно. В то же время такие данные крайне важны при организации и эксплуатации промышленных мидиевых хозяйств, особенно если цикл выращивания моллюсков занимает несколько лет, как это имеет место для Белого моря.

Различия в величине водообмена анализируемой акватории при функционировании опытно-промышленного мидиевого хозяйства могут происходить в силу ряда причин. На наш взгляд, основной причиной в данном случае является степень нагрузки акватории всеми элементами хозяйства (носители, субстраты, якоря и др.) и характер их размещения. Кроме этой причины, различия могут обуславливаться также толщиной льда и структурой его нижней поверхности, межгодовой изменчивостью водообмена, вызванной климатическими особенностями каждого конкретного года. В конкретно сложившейся ситуации на рассматриваемом опытно-промышленном хозяйстве можно следующим образом интерпретировать годовые динамики биомассы всех имеющих на хозяйстве мидий и водообмена (рис. 4). К 1987 г. наблюдались максимальные значения биомассы вследствие интенсивного роста моллюсков. По мере увеличения этих показателей увеличивалось и препятствие току воды, поскольку происходило увеличение толщины обрастания искусственных субстратов.

В заключение, используя полученные данные (которые применялись нами для оптимизации условий роста мидий на опытно-промышленном хозяйстве), мы еще раз подчеркнем те основные моменты, на которые следует в первую очередь обращать внимание при организации промышленных мидиевых хозяйств на Белом море. Оценив с биологических позиций пригодность той или иной акватории для культивирования мидий (Кулаковский, Кунин, 1983), следует тщательно изучить характер водообмена данной акватории, особенности ее ледового режима. Используя данные по развитию моллюсков (рост, обмен, скорость потребления пищи, экскрецию и др.) (Кулаковский, Сухотин, 1986; Сухотин, 1989), данные о соответствующей для мидий кормовой базе в районе культивирования и ее сезонную динамику (Галкина и др., 1988; Кучаева и др., 1988) и учитывая ряд гидрологических условий (Бабков и др., 1985), можно с довольно высокой надежностью

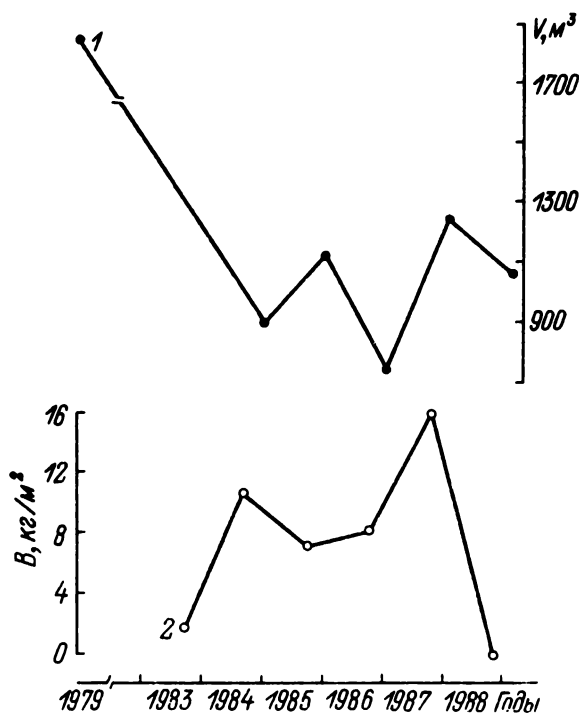


Рис. 4. Изменения водообмена (1) и общей биомассы (2) мидий на мидиевом хозяйстве по годам

По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат слева — биомасса, справа — объем воды, проходящий через 1 м² поперечного сечения створа измерений за полусуточный период. Черные кружки — показатель водообмена, светлые кружки — биомасса мидий под 1 м² водной поверхности

определить величину нагрузки на данную акваторию и, что очень важно, характер размещения на ней элементов мидиевого хозяйства. Осуществляя ежегодный биологический контроль за состоянием развития мидий (прежде всего темпы роста), принимая во внимание в качестве индикатора состояние мидиевого сообщества на искусственных субстратах (Кулаковский, 1988), можно в случае необходимости оперативно влиять на устранение возможных негативных явлений с целью получения оптимального урожая.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Гидрологический режим некоторых районов губы Чупа Белого моря в связи с их использованием для мариккультуры мидий // Экологические исследования перспективных объектов мариккультуры в Белом море.— Л., 1985. С. 4—8.
- Бабков А. И., Кулаковский Э. Е. К вопросу о роли водообмена при организации и эксплуатации мидиевых хозяйств на Белом море // Гидробиологические

- особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море.— Л., 1988.— С. 22—26.
- Галкина В. Н., Буряков В. Ю., Рура А. Д. Количественное распределение фито- и бактериопланктона в районе Сонострова в Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море.— Л., 1988. С. 40—49.
- Жирмунский А. В. Проблемы биологии и разведения съедобной мидии // Биология моря. 1986. № 4. С. 3—6.
- Житний Б. Г., Кулаковский Э. Е., Несветов В. А. Проблемы промышленной марикультуры мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во, 1984. № 8. С. 37—39.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море.— Л., 1987. С. 64—76.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море.— Л., 1983. 36 с.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология, 1986. № 2. С. 35—42.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Развитие поселений мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во, 1988. № 9. С. 46—47.
- Кучаева Л. М., Ананьева Н. Б., Маслов Ю. Н., Михайлов А. А., Дроевский О. Е. Исследование биохимического состава морской взвеси в районах экспериментальных мидневых хозяйств на Белом море // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Л., 1988. С. 33—40.
- Сухотин А. А. Размерно-весовые характеристики и соотношение частей тела беломорских мидий *Mytilus edulis* L. при подвесном культивировании и в естественном поселении // Экологические и физиологические исследования беломорских гидробионтов. Л., 1988. С. 45—55.
- Verwey J. On the ecology and distribution of cockle and mussel in the dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of their food supply // Arch. Neerland. Zool., 1952. Vol. 10. N 2. P. 171—239.

Summary

A. I. Babkov, E. E. Kulakowski, A. A. Sukhotin

THE INFLUENCE OF HYDROLOGICAL REGIME ON CULTURED MUSSEL POPULATION'S DEVELOPMENT IN THE WHITE SEA

Changes of hydrological regime in the experimental-industrial mussel culture farm for several years are examined. The correlation of water exchange value with the development of mussel population on artificial substrata is shown. The questions of biotechnology of mussel culture in the White Sea in relation to principle role of hydrological regime are discussed.

УДК 591.486:639.42

Э. Е. Кулаковский, А. А. Сухотин, В. В. Халаман

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ФОРМИРОВАНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ МАРИКУЛЬТУРЫ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ГУБЫ ЧУПА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ)

На протяжении 3 лет проведено сравнение сообществ обрастания искусственных субстратов на двух хозяйствах по выращиванию мидий, расположенных в разных участках губы Чупа (Белое море). Изученные поселения имеют ряд общих закономерностей, таких как размерно-возрастной состав, темпы элиминации и увеличения биомассы вида-доминанта — *Mytilus edulis* L., а также видовой состав ассоциированной с ним фауны. Наблюдающиеся различия в показателях обилия сопутствующих видов связаны с различиями в темпах роста мидий в изученных поселениях.

В настоящее время на Белом море происходит этап становления промышленной марикультуры ценного промыслового моллюска — мидии (*Mytilus edulis* L.). Для Белого моря, исходя из его особенностей и особенности биологии мидий, наиболее целесообразной формой мидиевой марикультуры является создание ряда небольших хозяйств, расположенных в разных местах относительно большой акватории (например, Чупинская губа) (Скарлато, Кулаковский, 1990). Естественно, что каждое новое, перспективное для марикультуры мидий место отличается рядом своих специфических особенностей, что отражается и на темпах роста моллюсков и параметрах их поселений. В свою очередь этот основной «марикультурный» показатель развития мидий определяет и время сбора урожая с хозяйств и, в конечном счете, их экономическую эффективность. Наряду с теми или иными различиями в развитии сообщества мидий на искусственных субстратах хозяйств, расположенных в разных местах акватории, имеются и общие закономерности, определяющие принципиальный процесс формирования мидиевого сообщества в условиях подвешного культивирования. Целью настоящей работы является сравнение развития мидиевого сообщества в двух разных местах промышленного культивирования мидий в губе Чупа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравниваемые хозяйства по выращиванию мидий находятся на расстоянии около 10 км одно от другого. Первое (I) — в бухте Кривозерской (мыс Картеш) поставлено в июле 1983 г., второе (II) — в июле 1988 г. в Обориной салме. Хозяйства включают в себя плоты-носители, к которым крепятся 3-метровые искусственные субстраты — отрезки капроновой дели с ячейей 1 см (I хозяйство) и канат диаметром 16 мм (II хозяйство). Площадь акватории, занимаемой I и II хозяйствами, была 1 и 2.2 га соответственно. В настоящей работе сравнение мидиновых поселений осуществлялось с учетом времени от момента постановки хозяйства, т. е. на одинаковой стадии своего развития. Для анализа развития мидиевого поселения используются данные 2 лет: 1985 и 1986 гг. для хозяйства I и 1990, 1991 гг. для хозяйства II. Развитие основных субдоминантов сообщества обрастания сравнивается за 3 первых сезона существования этих хозяйств.

Взятие проб на хозяйствах I и II осуществлялось на 9 и 5 заранее выбранных станциях, представляющих всю площадь хозяйств. На каждой станции доставали 1 субстрат, из которого отбирали 3 пробы с глубины 0.5, 1.5 и 2.5 м от поверхности воды. Проба представляла собой 10 см отрезка субстрата. Всех мидий в пробе измеряли штангенциркулем или с помощью окуляр-микрометра бинокулярной лупы с точностью до 0.1 мм и определяли возраст каждой особи по кольцам зимней остановки роста на раковине. Для каждой пробы получали значения численности, биомассы, а также средний размер мидий. Мидии возраста 0+, в 1990 г. не учитывались, поскольку к моменту взятия проб процесс оседания еще не закончился. Средний вес моллюсков определяли, используя усредненное уравнение зависимости веса от длины (Кулаковский, Сухотин, 1986):

$$W \text{ (г)} = 0.000103 \times L \text{ (мм)}^{2.964}$$

Устанавливали видовую принадлежность всех остальных макроорганизмов, обнаруженных в пробах, их численность и сырой вес в каждой пробе. Седентарных полихет взвешивали без домиков. Сходство сравниваемых сообществ обрастания по качественным данным без учета мидий определяли с помощью индекса Сьеренсена по формуле:

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

где I_s — индекс Сьеренсена, a — количество общих видов, b и c — количество видов в каждом из сравниваемых сообществ; и Чекановского—Сьеренсена по количествам данным без учета мидий по формуле:

$$I_{cs} = 2 \min(b_{i1}, b_{i2})/(b_{i1} + b_{i2}),$$

где I_{cs} — индекс Чекановского—Сьеренсена, b_{i1} , b_{i2} — биомассы i -го вида в 1 и 2 сообществах соответственно. Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью информационного индекса Шеннона—Уивера:

$$H = - \sum_{i=1}^s [(b_i/B) \times \log_2(b_i/B)],$$

где H — показатель видового разнообразия в битах на единицу массы (мг), b_i — масса i -го вида, B — общая масса всех видов, s — число видов. Ошибку индекса видового разнообразия определяли по формуле

$$m_H = (1/B) \times [(1/B) \times (B \times \log_2^2 B - \sum_{i=1}^s b_i \times \log_2^2 b_i) - (H)^2],$$

где m_H — оценка ошибки H . Остальные обозначения такие же, как и для предыдущей формулы.

Видовое разнообразие есть функция двух величин — числа видов, входящих в данное сообщество, и выравнинности их по обилию. Величину этого показателя определяли по формуле

$$V_H = (H - H_{\min}) / (H_{\max} - H_{\min}),$$

где V_H — показатель выравнинности, H — наблюдаемое разнообразие, $H_{\max}$ — максимально возможное разнообразие при данной массе организмов, $H_{\min}$ — минимально возможное разнообразие при тех же условиях (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На искусственных субстратах обоих хозяйств в исследуемый период времени находятся мидии различных возрастных классов, среди которых особи основной генерации доминируют по численности и биомассе. Помимо мидий, осевших позже, присутствуют также особи, попавшие на субстраты из естественных поселений. Размер и возраст таких «переселенцев» значительно варьируют.

Процентное соотношение численности и биомассы мидий различных возрастных классов на обоих хозяйствах представлены на рис. 1—4.

Сравнивая поселение мидий на промышленном хозяйстве в Обориной салме с опытно-промышленным хозяйством у мыса Картеш, можно отметить, что первое характеризуется более высоким темпом роста моллюсков (табл. 1). Так, средняя длина мидий возраста 2+ в конце августа 1990 г. в Обориной салме составляла около 37 мм. Подобного размера мидии основной генерации с хозяйства у мыса Картеш достигли лишь к осени четвертого года культивирования. Мидии с хозяйства в Обориной салме по темпам роста превосходят даже моллюсков, выращенных

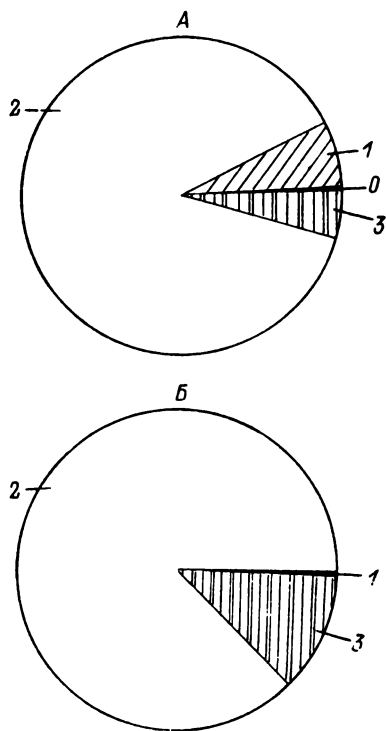


Рис. 1. Численность (А) и биомасса (Б) мидий разных возрастных классов на хозяйстве у мыса Картеш в 1985 г. Указанные числа соответствуют возрасту генерации

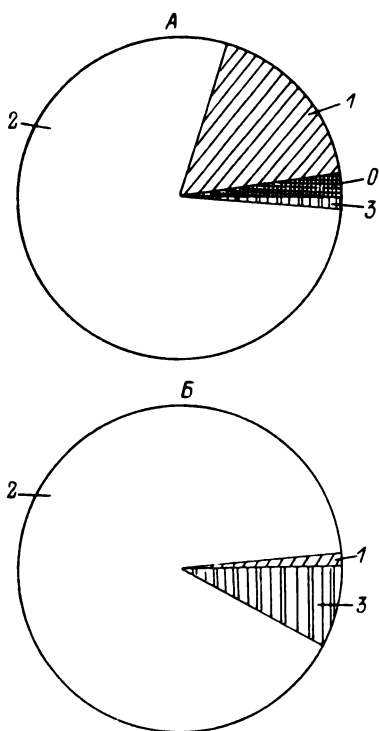


Рис. 2. Численность (А) и биомасса (Б) мидий разных возрастных классов на хозяйстве в Обориной Салме в 1990 г. Указанные числа соответствуют возрасту генерации

в условиях эксперимента в акватории у мыса Картеш (Кулаковский, Сухотин, 1986). Последние достигали размера 37 мм лишь после третьего года культивирования. Отметим, что в эксперименте условия для роста моллюсков были наиболее благоприятными ввиду крайне незначительной нагрузки акватории субстратами.

На хозяйстве в Обориной салме моллюски всех возрастных классов имеют более высокие темпы роста по сравнению с особями такого же возраста у мыса Картеш. Так, средние размеры годовиков и «переселенцев» в Обориной салме на 3 и 7 мм больше, чем у таковых особей на хозяйстве у мыса Картеш. Следует отметить, что хотя по процентному соотношению особей разных возрастных классов оба хозяйства сходны, то по абсолютным величинам плотности имеются существенные различия. В целом мидий на субстратах хозяйства Обориной салмы в несколько раз меньше, чем было у мыса Картеш. Так, на втором году существования хозяйств особей основной генерации меньше в 4 раза, а годовиков в 10 раз. Это обусловлено, по-видимому, тем, что в

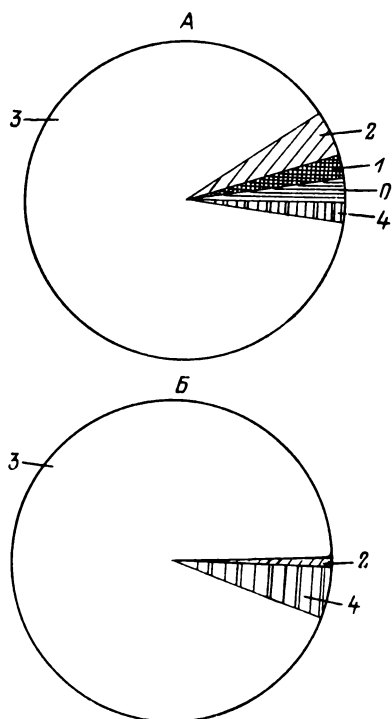


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (Б) мидий разных возрастных классов на хозяйстве у мыса Картеш в 1986 г. Указанные числа соответствуют возрасту генерации

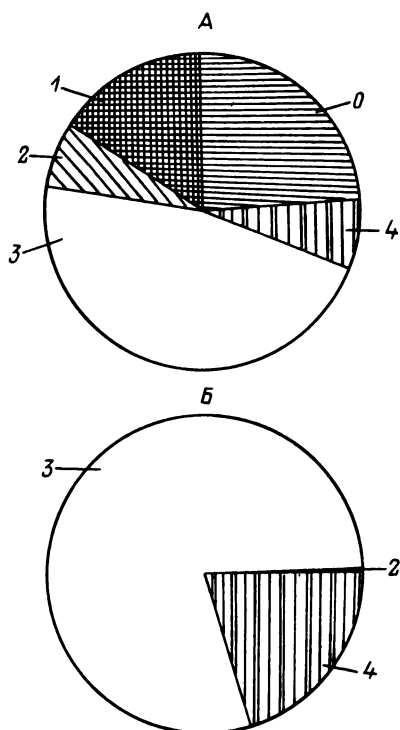


Рис. 4. Численность (А) и биомасса (Б) мидий разных возрастных классов на хозяйстве в Обориной Салме в 1991 г. Указанные числа соответствуют возрасту генерации

1988 г. на выставленные в Обориной салме искусственные субстраты осело меньшее количество молодежи, чем имело место на хозяйстве у мыса Картеш в 1983 г. вследствие конкретных условий акватории Обориной салмы на фоне естественных ежегодных флуктуаций личиночного пула в планктоне. Скорее всего, относительно низкая стартовая плотность моллюсков на субстратах и обусловила их высокую скорость роста в дальнейшем.

Биомасса мидий в Обориной салме в конце второго года культивирования была на 0.6 кг/м больше, чем таковая на хозяйстве у мыса Картеш за тот же срок. Следует отметить, что вклад моллюсков разных генераций в общую величину биомассы был сходным в обоих исследуемых местах.

Сравнивая оба анализируемых хозяйства, можно отметить, что в Обориной салме мидии характеризуются более высоким темпом роста. На искусственных субстратах этого хозяйства наблюдается относительно низкая численность мидий при высокой их биомассе. Развитие мидиевого сообщества здесь как бы «опе-

Таблица 1

Характеристика поселений мидий на разных хозяйствах

Время, место	Воз- раст, лет	Средняя длина, мм	Средняя плотность		Средняя биомасса	
			экз/м	%	г/м	%
Оборина салма, август 1990	1+	9.5±1.03	81±20	7.9	10±3	0.2
	2+	37.0±1.39	890±94	86.4	3710±334	87.1
	3+	47.0±1.35	58±7	5.7	540±69	12.7
Оборина салма, сентябрь 1991	0+	0.6±0.05	242±138	24.9	—	—
	1+	2.3±0.45	146±98	15.1	9±1	0.2
	2+	7.5±1.24	67±48	6.9	—	—
	3+	43.6±1.44	440±38	45.4	3416±234	78.5
	4+	51.0±1.26	75±5	7.7	927±108	21.3
Хозяйство у мыса Картеш, ноябрь 1985	0+	2.2±0.08	95±19	2.0	—	—
	1+	6.6±0.13	815±87	18.0	56±11	2.0
	2+	17.4±0.06	3490±227	79.0	3320±486	90.0
	3+	40.4±0.09	45±12	1.0	300±114	8.0
Хозяйство у мыса Картеш, октябрь 1986	0+	1.6±0.06	95±37	3.0	—	—
	1+	3.5±0.37	85±24	3.0	0.7±0.2	—
	2+	12.9±0.57	115±33	4.0	50±16	0.5
	3+	29.0±0.11	2610±176	88.0	9470±962	93.5
	4+	46.0±0.99	60±9	2.0	595±105	6.0

режает» таковое у мыса Картеш на год, и это подтверждается результатами анализа мидий осенью 1991 г., когда летом этого же года произошла значительная элиминация крупных (около 50 мм) моллюсков в результате осыпания их с субстратов. Подобная же ситуация наблюдалась и на хозяйстве у мыса Картеш в течение 4-го года культивирования, когда биомасса моллюсков на субстратах превысила 10 кг/м (Сухотин, 1990). Сходная картина (т. е. элиминация крупных особей) наблюдается и на других акваториях при культивировании мидий подвесным способом (Loo, Rosenberg, 1983). Следствием такого массового осыпания крупных моллюсков оказывается появление в анализируемом поселении большого количества вновь оседающей молодежи (0+), как это было и на хозяйстве у мыса Картеш в 1987 г. и в Обориной салме в 1991 г.

Обрастание искусственных субстратов марихозяйств по выращиванию мидий представляет собой сообщество, доминантом в котором является сам объект культивирования. Мидия в таких случаях не только значительно превалирует над всеми остальными макроорганизмами, но и является эдификатором среды, обуславливая существование субдоминантных форм, определяя их качественный и количественный состав (Tsuchia, Nishichira, 1986; Ardizzone et al., 1989; Халаман, 1989 и др.), поэтому сообщества *Mytilus edulis* можно рассматривать как консорции. Такой подход не нов. Он уже успешно применялся для рассмотрения аналогичных ситуаций в пресных водах, где доминантом являлся другой двустворчатый моллюск — *Dreissena polymorpha* (Харченко, Протасов, 1981). Друзы мидий являются убежищем для многих ва-

гильных форм, створки моллюсков — субстратом для некоторых эпибионтов, а осажженный мидиями детрит служит пищей многим детритофагам, обитающим здесь.

Логично было бы ожидать, что сообщества обрастания на сравниваемых хозяйствах будут иметь неодинаковые структуры, поскольку разнятся характеристики мидиевых поселений этих хозяйств. Простое сравнение списков видов (табл. 2) приводит к выводу, что обрастание в Обориной салме богаче, чем у м. Картеш, причем как по абсолютному числу видов, так и по их количеству, приходящемуся на одну пробу (табл. 3). Сходство видового состава этих хозяйств с одним и тем же сроком экспозиции субстратов составляет от 60 до 69%, т. е. и в Обориной салме, и у мыса Картеш в мидиевом обрастании встречаются практически одни и те же виды. Тем не менее, как видно из дендрограммы на рис. 5, А, сходство между сообществами разного возраста, но с одного и того же хозяйства выше, чем между сообществами разных хозяйств. Это говорит о том, что изменения, происходящие на искусственных субстратах, во времени менее существенны, чем особенности каждого отдельного хозяйства. Различия между ними могут быть вызваны следующими причинами:

- особенностями конкретной акватории, прилегающих естественных биоценозов;

- гидрологическими и биологическими нюансами того года, в котором было установлено то или иное хозяйство;

- неодинаковым характером развития мидиевых поселений.

Надо заметить, что наблюдаемые различия в видовом составе обусловлены в основном наличием или отсутствием редких или случайных видов, поэтому несовпадения их списков могут быть представлены как естественные флуктуации одного и того же сообщества. Гораздо более значимыми оказываются различия количественных показателей, биомасс видов. Это ясно следует из сравнения дендрограмм сходства, построенных по качественным и количественным данным (см. рис. 5).

Процентное соотношение биомасс и численностей основных представителей данного сообщества (без мидий) показано на рис. 6—9. Из них видно, что структуры сравниваемых сообществ, хотя и имеют общие черты, но не идентичны друг другу. Например, и в том и в другом случае основными субдоминантами мидиевого обрастания, возраст которого более одного года, являются *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica*, однако степень доминирования этих видов на хозяйстве у мыса Картеш гораздо больше, чем в Обориной салме. В Обориной салме значительную долю в сообществе по сравнению с другим хозяйством имеют полихеты семейства Terebellidae, *Harmathoe imbricata* и даже водоросли.

Из дендрограммы на рис. 5, Б видно, что особняком стоят годовалые обрастания обоих хозяйств. Их объединяет между собой не формальное сходство, а, скорее, значительное отличие от сообществ обрастания более старшего возраста. Многие авторы ука-

Таблица 2

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

ВИД	Мыс Картеш			Оборина салма		
	1984	1985	1986	1989	1990	1991
MOLLUSCA						
BIVALVIA						
<i>Heteranomia aculeata</i> (Müller)				+		+
<i>Heteranomia squamula</i> (L.)		+	+			+
<i>Hiatella arctica</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
<i>Mytilus edulis</i> L.	+	+	+	+	+	+
GASTROPODA						
<i>Ephera vineta</i> (Montagu)		+	+	+	+	+
<i>Diaphana minuta</i> (Brown in Smith)				+		
<i>Littorina obtusata</i> (L.)		+				
NUDIBRANCHIA						
<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius)			+			
<i>Coryphella</i> sp.	+	+	+	+		+
POLYCHAETA						
ERRANTIA						
<i>Eulalia viridis</i> (L.)	+	+	+	+	+	+
<i>Eumida sanguinea</i> (Oerst.)	+			+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)			+	+	+	+
<i>Harmathoe imbricata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L.)	+	+	+	+		+
<i>Nereis pelagica</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Nereis virens</i> Sars.	+					
<i>Nereimyra punctata</i> (O. F. Müll.)	+	+	+	+	+	+
<i>Phyllodoce maculata</i> (L.)	+					
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müll.)					+	
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i> Claparede						+
SEDENTARIA						
<i>Amphitrite cirrata</i> O. F. Müll.				+	+	+
<i>Neoamphitrite figulus</i> (Dalyell)	+	+	+	+	+	+
<i>Polycirrus medusa</i> Grube					+	+
ASCIDIA						
<i>Molgula</i> sp.	+	+		+	+	+
<i>Styela rustica</i> L.		+	+		+	+
CRUSTACEA						
CIRRIPIEDIA						
<i>Balanus crenatus</i> Brugutere	+	+	+		+	+
AMPHIPODA						
<i>Corophium bonelli</i> (Milne—Edwards)	+	+	+	+	+	+
<i>Gammarus oceanicus Segerstrale</i>	+			+		
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kroyer	+					

ВИД	Мыс Картеш			Оборина салма		
	1984	1985	1986	1989	1990	1991
HYDROZOA						
<i>Dynamena pumila</i> (L.)		+				
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+	+	+	+	+
<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars)					+	+
SCYPHOZOA						
<i>Aurelia aurita</i> (L.) (сцифиномы)	+	+	+			+
BRYOZOA						
<i>Electra pilosa</i>						+
TURBELLARIA						
<i>Notoplana atomata</i> (O. F. Müll.)	+			+		+
INSECTA						
Tendipedidae gen. sp.				+		+
PORIFERA						
<i>Halichondria panicea</i> (Pallas)			+			+
ALGAE						
<i>Ceramium rubrum</i>				+		
<i>Cladophora fracta</i>				+	+	+
<i>Enteromorpha</i> sp.				+	+	
<i>Laminaria saccharina</i>					+	+
<i>Polysiphonia urceolata</i>				+	+	
<i>Polysiphonia nigrescens</i>				+		
<i>Pylaiella littoralis</i>					+	

Примечание. + — означает, что вид встречается в данном обрастании. зывают на то, что молодые неустоявшиеся сообщества, в том числе и обрастания, обладают высокой вариабельностью видового состава и могут быть весьма непохожи на себя в дальнейшем (Scheer, 1945; Mook, 1981; Ошурков, 1985; Todd, Turner, 1989; Tsuchia, Nishihira, 1986). Подтверждением этому могут служить и наши данные. Наиболее характерной особенностью годовалых обрастаний искусственных субстратов мидиевых марихозяйств является наличие в их составе видов полихет, которые в зрелом мидиевом обрастании либо не встречаются вовсе, либо не имеют таких высоких показателей обилия как в молодом (табл. 4) (Халаман, в печати).

Низкий уровень сходства, на котором объединяются сообщества двух- и трехлетнего возраста (рис. 5, Б) разных хозяйств обусловлен прежде всего небольшой биомассой *Nereis pelagica* и *Hiatella arctica* на искусственных субстратах в Оборинной салме по сравнению с таковыми у мыса Картеш (см. табл. 5, 6). Низкие показатели обилия *H. arctica* в Оборинной салме можно объяснить

Таблица 3

Некоторые интегральные характеристики сообществ обрастания разного возраста на искусственных субстратах опытно-промышленного (мыс Картеш) и промышленного (Оборина салма) хозяйств по выращиванию мидий

Характеристика	Мыс Картеш			Оборина салма		
	1984	1985	1986	1989	1990	1991
Суммарная биомасса обрастания, г/м	—	3336±507	6283±376	1929±205	4275±351	4935±227
Суммарная биомасса обрастания без мидий, г/м	13.0±0.82	37.5±2.61	48.6±4.02	6.88±1.48	17.09±3.51	32.07±9.88
Общее количество видов	20	19	19	27	23	29
Число видов в пробе	7.6±0.14	5.9±0.24	5.8±0.25	8.9±0.58	8.4±0.61	8.5±0.93
H (без мидий), бит	3.04±0.03	1.29±0.02	1.41±0.02	2.34±0.068	2.41±0.047	2.88±0.038
V (без мидий), %	80	32	36	49	54	59

Таблица 4

Показатели обилия основных субдоминантных форм в обрастаниях искусственных субстратов одного года экспозиции опытно-промышленного (мыс Картеш) и промышленного (Оборина салма) хозяйств по выращиванию мидий

ВИД	Мыс Картеш, 1984		Оборина салма, 1989	
	B, г/м	N, экз./м	B, г/м	N, экз./м
<i>H. arctica</i>	1.9±0.45	234±41	3.3±1.24	56±15
<i>N. pelagica</i>	1.1±0.17	61±7	0.94±0.295	27±6
<i>N. virens</i>	3.0±0.43	12±2	—	—
<i>H. imbricata</i>	0.49±0.093	5±1	1.5±0.37	25±5
<i>N. punctata</i>	2.5±0.18	279±17	0.07±0.021	34±10
<i>E. viridis</i>	0.002±0.0016	0.4±0.4	0.002±0.002	0.7±0.66
<i>C. capitata</i>	—	—	0.13±0.051	123±147
Terebellidae				
<i>N. figulus</i>	1.00±0.09	60±5	0.20±0.092	9±4
<i>A. cirrata</i>	—	—	0.001±0.0013	0.7±0.66
<i>P. medusa</i>	—	—	—	—
<i>Molgula</i> sp.	0.16±0.062	12±6	0.007±0.0041	5±3
<i>S. rustica</i>	—	—	—	—
<i>C. bonelli</i>	0.012±0.0023	11±2	0.02±0.009	32±13
<i>G. oceanicus</i>	0.7±0.12	22±3	0.009±0.0094	0.7±0.66
<i>O. longissima</i>	1.6±0.35	—	0.43±0.179	—
Algae	—	—	0.17±0.087	—

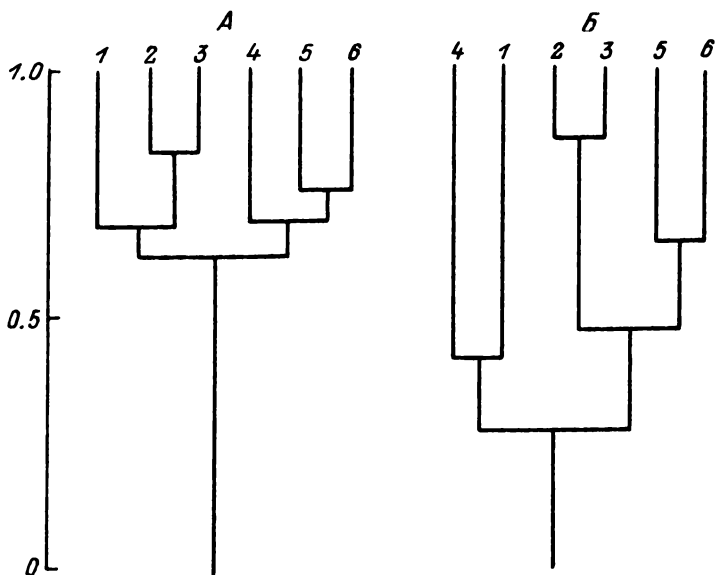


Рис. 5. Дендрограмма сходства сообщества обрастания искусственных субстратов хозяйств по выращиванию мидий у мыса Картеш (I) и в Обориной Салме (II): А — по качественным данным (индекс Сьеренсена), Б — по количественным данным (индекс Чекановского). 1 — хозяйство I, 1984 г.; 2 — хозяйство I, 1985 г.; 3 — хозяйство I, 1986 г.; 4 — хозяйство II, 1989 г.; 5 — хозяйство II, 1990 г.; 6 — хозяйство II, 1991 г.

интенсивным развитием ее главного конкурента — мидии. Не менее интересен факт низкой биомассы и плотности поселения на этом хозяйстве (особенно во второй год его существования) *Nereis pelagica*, одного из наиболее обычных и массовых представителей сообществ обрастания вообще и мидиевых в частности (Перцов, 1974; Горин, 1975; Ошурков, 1985; Гальцова и др., 1985). В то же время нельзя не отметить повышенную до 2.5 раз по сравнению с хозяйством у мыса Картеш плотность поселения другой эррантной полихеты — *Harmathoe imbricata*, хотя биомассы ее на том и другом хозяйстве статистически не различаются (табл. 4—6). Возможно, такая ситуация объясняется биотическими отношениями между этими видами. По данным Стрельцова (1966) *Harmathoe imbricata*, особенно молодь этого вида, интенсивно питается мелкими полихетами, в том числе и молодью *Nereis pelagica*.

Интересным является наличие в двухлетнем обрастании искусственных субстратов в Обориной салме видов, которые на хозяйстве у мыса Картеш были обнаружены только на шестой год существования последнего (Халаман, в печати). Прежде всего это полихеты семейства Terebellidae (*Amphitrite cirrata* и *Polycirrus medusa*), а также *Capitella capitata*. Все эти виды требуют достаточного количества детрита, накопление которого на искусственных субстратах осуществляется благодаря жизнедеятельности мидий. Интенсивное развитие мидиевого поселения в Обориной

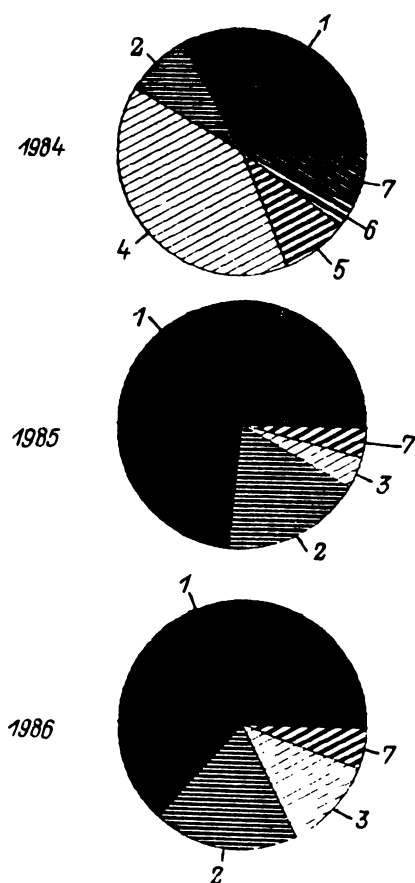


Рис. 6. Соотношение плотностей поселения основных субдоминантов сообщества обрастания искусственных субстратов на хозяйстве у мыса Картеш: 1 — *Hiatella arctica*, 2 — *Nereis pelagica*, 3 — *Harmathoe imbricata*, 4 — *Nereimyra punctata*, 5 — *Neoamphitrite figulus*, 6 — *Gammarus oceanicus*, 7 — все остальные

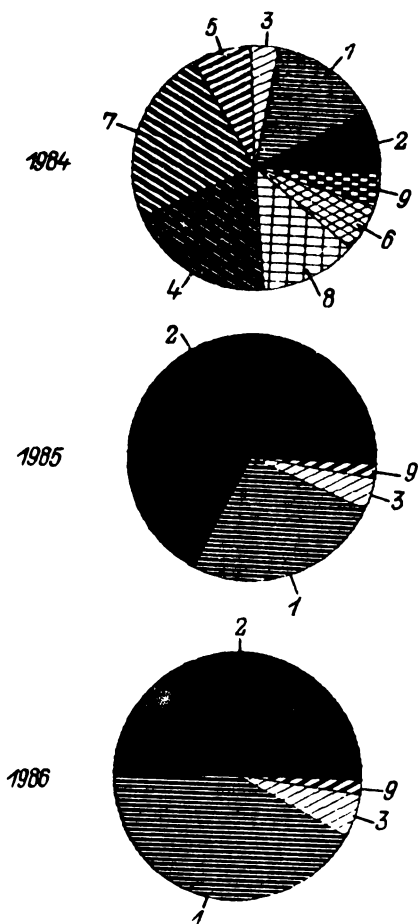
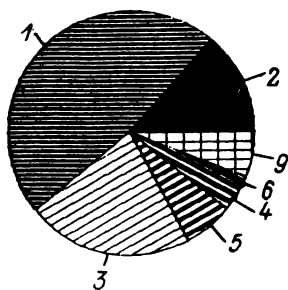


Рис. 7. Соотношение биомасс поселения основных субдоминантов сообщества обрастания искусственных субстратов на хозяйстве у мыса Картеш: 1 — *Hiatella arctica*, 2 — *Nereis pelagica*, 3 — *Harmathoe imbricata*, 4 — *Nereimyra punctata*, 5 — *Neoamphitrite figulus*, 6 — *Gammarus oceanicus*, 7 — *Nereis virens*, 8 — *Obelia longissima*, 9 — все остальные

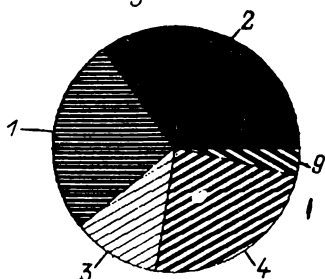
салме способствовало этому процессу. И если сам факт обнаружения указанных видов можно еще объяснить случайным характером заселения субстратов, то величины биомасс и плотностей поселения Terebellidae в Обориной салме, намного превышающие таковые на другом хозяйстве, говорят о существующей разнице в условиях обитания этих полихет в сравниваемых сообществах (см. табл. 5, 6).

Необходимо отметить, что если на хозяйстве у мыса Картеш

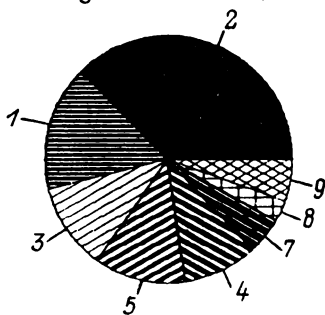
1989



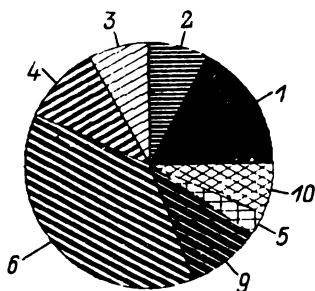
1990



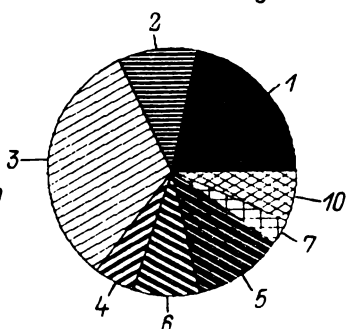
1991



1989



1990



1991

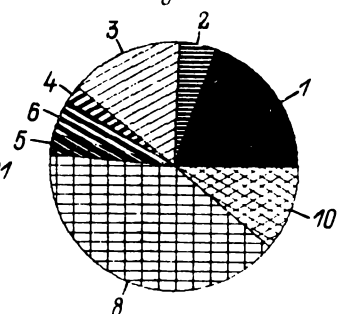


Рис. 8. Соотношение биомасс поселения основных субдоминантов сообществ обрастания искусственных субстратов на хозяйстве в Обороиной Салме:

1 — *Hiatella arctica*, 2 — *Nereis pelagica*, 3 — *Harmathoe imbricata*, 4 — *Terebellidae*, 5 — *Obelia longissima*, 6 — *Capitella capitata*, 7 — *Algae*, 8 — *Molgula* sp. 9 — все остальные

Рис. 9. Соотношение плотностей поселения основных субдоминантов сообщества обрастания искусственных субстратов на хозяйстве в Обороиной Салме:

1 — *Hiatella arctica*, 2 — *Nereis pelagica*, 3 — *Harmathoe imbricata*, 4 — *Nereimyra punctata*, 5 — *Terebellidae*, 6 — *Capitella capitata*, 7 — *Eulalia viridis*, 8 — *Molgula* sp. 9 — *Corophium bonelli*, 10 — все остальные.

все субстраты представляли собой ленты капроновой дели, то в Обороиной салме большую их часть составляли либо капроновые канаты разного диаметра, либо отрезки крупноячеистой дели, связанной в жгуты. И тот и другой субстрат кажутся менее подходящими для инфаунных видов, в том числе и для представителей семейства *Terebellidae*. Однако реальное положение дел оказалось обратным (см. табл. 4—6), несмотря даже на то, что макси-

**Показатели обилия основных субдоминантных форм
в обрастаниях искусственных субстратов двухлетней экспозиции
опытно-промышленного (мыс Картеш) и промышленного (Оборина салма)
хозяйств по выращиванию мидий**

ВИД	Мыс Картеш, 1985		Оборина салма, 1990	
	В, г/м	N, экз./м	В, г/м	N, экз./м
<i>H. arctica</i>	9.7 ± 1.83	536 ± 95	4.5 ± 1.11	55 ± 14
<i>N. pelagica</i>	25.5 ± 2.66	132 ± 15	6.0 ± 1.91	25 ± 5
<i>N. virens</i>	—	—	—	—
<i>H. imbricata</i>	1.61 ± 0.90	30 ± 5	1.95 ± 0.06	81 ± 14
<i>N. punctata</i>	0.04 ± 0.014	6 ± 2	0.14 ± 0.043	13 ± 4
<i>E. viridis</i>	0.08 ± 0.048	3 ± 1	0.11 ± 0.045	9 ± 2
<i>C. capitata</i>	—	—	0.03 ± 0.013	22 ± 11
Terebellidae				
<i>N. figulus</i>	0.2 ± 0.18	3 ± 1	2.4 ± 0.99	7 ± 2
<i>A. cirrata</i>	—	—	1.7 ± 0.91	13 ± 7
<i>P. medusa</i>	—	—	0.07 ± 0.036	8 ± 4
<i>Molgula</i> sp.	0.08 ± 0.076	1 ± 1	0.0007 ± 0.0006	0.7 ± 0.67
<i>S. rustica</i>	0.04 ± 0.028	6 ± 3	0.009 ± 0.005	5 ± 3
<i>C. bonelli</i>	0.001 ± 0.001	0.7 ± 0.51	0.004 ± 0.002	4 ± 3
<i>G. oceanicus</i>	—	—	—	—
<i>O. longissima</i>	0.04 ± 0.019	—	0.1 ± 0.11	—
Algae	—	—	0.10 ± 0.062	—

мальной и плотность поселения, и биомасса Terebellidae в Оборинной салме были все же на субстратах, аналогичных использованному у мыса Картеш. Это свидетельствует о том, что решающим фактором, определяющим обилие этих видов, в данном случае является не характер субстрата, а, скорее всего, развитие собственно мидиевого поселения как основного источника пищи и убежищ. Авторы, естественно, не исключают возможности и других причин. Высказанная представляется наиболее вероятной.

Из фильтраторов, кроме *Hiatella arctica*, на искусственных субстратах хозяйства, расположенного в Оборинной салме, нами, как и на другом хозяйстве, были встречены асцидии *Molgula* sp. и *Styela rustica*. Обилие первого вида в том и другом случае было очень незначительным, а *S. rustica* у мыса Картеш имела более высокие биомассы. Причина наблюдаемого явления, на наш взгляд, заключается в более интенсивном развитии на субстратах промышленного хозяйства в Оборинной салме их основного трофического и топического конкурента — *Mytilus edulis*.

На основании результатов четырехлетних наблюдений за формированием обрастания на искусственных субстратах опытно-промышленного хозяйства по выращиванию мидий у мыса Картеш

**Показатели обилия основных субдоминантных форм
в обрастаниях искусственных субстратов трехлетней экспозиции
опытно-промышленного (мыс Картеш) и промышленного (Оборина салма)
хозяйств по выращиванию мидий**

ВИД	Мыс Картеш, 1986		Оборина салма, 1991	
	В, г/м	N, экз./м	В, г/м	N, экз./м
<i>H. arctica</i>	20.2±3.31	402±45	5.2±2.59	85±34
<i>N. pelagica</i>	24.7±1.81	121±10	12.1±3.59	21±4
<i>N. virens</i>	—	—	—	—
<i>H. imbricata</i>	2.7±0.47	76±11	3.7±1.11	63±18
<i>N. punctata</i>	0.01±0.006	1±0.7	0.04±0.021	9±4
<i>E. viridis</i>	0.03±0.019	2±1	0.09±0.041	5±2
<i>C. capitata</i>	0.0004±0.0004	0.04±0.37	0.04±0.023	19±11
Terebellidae				
<i>N. figulus</i>	0.17±0.12	0.07±0.51	1.7±1.10	4±2
<i>A. cirrata</i>	—	—	1.4±1.18	7±5
<i>P. medusa</i>	—	—	0.02±0.013	1±1
<i>Molgula</i> sp.	—	—	0.97±0.946	173±168
<i>S. rustica</i>	0.14±0.055	11±3	0.09±0.085	3±2
<i>C. bonelli</i>	0.001±0.0006	1±0.9	0.004±0.0027	6±4
<i>G. oceanicus</i>	—	—	—	—
<i>O. longissima</i>	0.14±0.098	—	3.8±3.28	—
Algae	—	—	1.5±1.13	—

были выделены три стадии в развитии собственно мидиевого сообщества обрастания (Халаман, 1989; Халаман, Кулаковский, 1990): 1) заселение, 2) максимальная монополизация мидией субстрата, 3) старение мидиевого сообщества.

Если оценивать сравниваемые сообщества обрастания на хозяйствах в Обориной салме и у мыса Картеш с этой точки зрения, то последнее после двух лет своего существования находится на стадии максимальной монополизации мидией субстрата. Характеризуется она чрезвычайно низким видовым разнообразием; наиболее массово в таком сообществе представлены лишь немногие виды: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica* и *Harmathoe imbricata* (см. табл. 6). При этом выравнивание видов по обилию мала, чего нельзя сказать об аналогичном сообществе из Обориной салмы. Здесь понижения видового разнообразия не произошло ни после двух, ни после трех лет существования сообщества. После двух лет экспозиции субстратов оно было даже выше, чем в сообществе обрастания у мыса Картеш на пятый год его существования (см. табл. 3), поэтому, обрастание в Обориной салме, скорее, можно характеризовать уже как стареющее мидиевое сообщество. Предыдущей стадии либо не было вовсе, либо она была очень кратковременной. В данном сообществе двухлетнего

возраста, с одной стороны, наблюдаются черты, характерные для третьей стадии развития мидиевого обрастания (например, массовое присутствие *Terebellidae*), а с другой — сохраняются признаки первой стадии, в частности, низкие биомассы наиболее обычных субдоминантов этого обрастания; *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica*. На наш взгляд, причиной «сближения» этих стадий является более интенсивный рост мидий на хозяйстве в Обориной салме по сравнению с таковым у мыса Картеш, а следовательно, и более быстрое изменение условий существования ассоциированной с мидией фауны.

Таким образом, настоящее исследование свидетельствует о существенной разнице в развитии сообществ обрастания на мидиевых хозяйствах, установленных в различных местах одной и той же акватории. С точки зрения марикультуры мидий следует важный для Белого моря вывод — цикл выращивания моллюсков в этом водоеме до промысловых (50 мм) размеров может быть менее 4 лет. Так, на хозяйстве в Обориной салме при данном сочетании биотических и абиотических факторов (оседание молоди, кормовая база, гидрологический режим), он составляет 3 года. В то же время мы считаем, что несмотря на те или иные различия, имеющиеся на хозяйствах, расположенных в разных местах, для всех них существует ряд общих закономерностей: это характер размерно-возрастной структуры поселения, темпы элиминации и увеличения биомассы. Естественно, что при отсутствии каких-либо приспособлений, препятствующих соскальзыванию с субстратов друз крупных моллюсков, наблюдается определенный критический период, когда резко понижается численность и биомасса особей основной генерации, и в то же время существенно повышается оседание молоди. Для эффективного функционирования промышленной мидиевой марикультуры чрезвычайно важно своевременное прогнозирование наступления этого периода и осуществление сбора урожая до него. На примере вышеприведенных хозяйств и учитывая сезонные изменения относительного содержания мягких тканей в моллюсках (Сухотин, 1989), можно полагать, что оптимальным временем сбора урожая для получения максимальной продукции (при существующих стандартных размерах промысловых особей) является июнь. Более точно это время на тех или иных хозяйствах в тот или иной сезон можно определить по состоянию зрелости половых продуктов мидий и их готовности к нересту. Целесообразно осуществить сбор урожая до нереста моллюсков, либо предусмотреть возможность сбора падающих их друз.

ЛИТЕРАТУРА

- Гальцова В. В., Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Лайус Ю. А., Лукина Т. Г. Исследование биоценоза мидий на искусственных субстратах в условиях марикультуры на Белом море // Экология обрастания в Белом море. — Л., 1985. С. 76—88.

- Горин А. Н. Сезонная динамика оседания организмов-обрастателей в северо-западной части Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях.— Владивосток, 1975. С. 45—70.
- *Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология, 1986, № 2. С. 35—43.
- Луканин В. В. Экология мидии (*Mytilus edulis* L.) Белого моря: Автореф. докт. дис.— М., 1989. 44 с.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря.— Л., 1986. С. 50—63.
- Максимович Н. В., Погребов В. Б. Анализ количественных гидробиологических материалов: Учебное пособие.— Л., 1986. 97 с.
- Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море.— Л., 1985. С. 44—59.
- Перцов Н. А. К изучению обрастаний в Белом море // Биология Белого моря. Тр. Беломорской биологической станции МГУ, 1974. Т. 4. С. 80—86.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М., 1982. 287 с.
- Скарлато О. А., Кулаковский Э. Е. Быть или не быть промышленной марикультуре на Белом море? // IV региональная конференция по проблемам изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Архангельск, 1990. С. 58—61.
- Стрельцов В. Е. Биология питания плотоядного многостетинкового червя *Nematode imbricata* (L.) в Дальнезеленечкой губе Баренцева моря // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 1966. Вып. 11 (15). С. 115—121.
- Сухотин А. А. Размерно-весовые характеристики и соотношение частей тела беломорских мидий *Mytilus edulis* L. при подвесном культивировании и в естественном поселении // Экологические и физиологические исследования беломорских гидробионтов.— Л., 1989. С. 45—55.
- Сухотин А. А. Эколого-физиологические исследования *Mytilus edulis* L. в условиях культивирования на Белом море: Автореферат канд. дис.— Л., 1990. 20 с.
- Халаман В. В. Некоторые особенности распределения видов, сопутствующих *Mytilus edulis* L. в биоценозе обрастания искусственных субстратов марикультуры мидии // Экологические исследования донных организмов Белого моря.— Л., 1986. С. 131—136.
- Халаман В. В. Исследование сукцессии обрастания в Белом море с помощью информационного индекса видового разнообразия // Тр. ЗИН АН СССР, 1989. Т. 203. С. 34—45.
- Халаман В. В., Кулаковский Э. Е. Формирование сообщества обрастания на искусственных субстратах в условиях культивирования мидий в Белом море // IV региональная конференция по проблемам изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Архангельск, 1990. С. 230—231.
- Халаман В. В. Фауна полихет на искусственных субстратах мидиевых хозяйств в Белом море // Исслед. фауны морей.— Л., 1992. Т. 43(51), в печати.
- Харченко Т. А., Протасов А. А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн., 1981. Т. 17. № 4. С. 14—20.
- Ardizzone G. D., Gravina M. F., Belluscio A. Temporal development of epibenthic communities on artificial reefs in the Central Mediterranean Sea // Bull. Mar. Sci., 1989. Vol. 44. P. 592—608.
- Loo L. O. and Rosenberg R. *Mytilus edulis* culture: growth and production in western Sweden // Aquaculture, 1983. Vol. 35. P. 137—150.
- Mook D. H. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure // Ecology, 1981. Vol. 62. P. 522—526.
- Scheer B. T. The development of marine fouling communities // Biol. Bull., 1945. Vol. 89. P. 103—122.
- Todd C. D., Turner S. J. Ecology of intertidal and sublittoral cryptic epifaunal assemblages. 3. Assemblage structure and the solitary/colonial dichotomy // Sci. mar., 1989. Vol. 53. P. 397—403.

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

S u m m a r y

E. E. Kulakowski, A. A. Sukhotin, V. V. Khalaman

THE FORMATION OF CULTURED MUSSEL POPULATIONS IN DIFFERENT POINTS OF CHUPA INLET (KANDALAKSHA BAY)

The fouling communities on artificial substrata of two distinct mussel aquaculture farms have been compared during 3 years. The investigated settlements are characterized by a number of common features, such as species composition, age and size distribution, rates of elimination and biomass increasing of the dominant species — *Mytilus edulis* L. The observed differences in abundance values of different species are connected with differences in growth rates of mussels in the investigated settlements.

УДК 594.124

С. О. Сергиевский, А. А. Сухотин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

В июле 1991 г. изучена демографическая и фенотипическая структура поселения *Mytilus edulis* L. на мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря. Для популяционного анализа разработана система фенотипических признаков, включающая окраску раковины моллюсков (наличие/отсутствие радиальных полос на кристаллическом слое) и характер пигментации ноги (комбинаторное сочетание двух типов пигментов — «пурпурного» и «коричневого»). Возрастная и фенотипическая структура изученного поселения по признаку полосатости раковины оказалась упорядоченной в трехмерном пространстве и отличающейся от структуры соседнего литорального поселения. Доля полосатых мидий максимальна по краям хозяйства и в поверхностном слое (0.5 м). В целом в пределах хозяйства наблюдается незначительная изменчивость частот фенотипов окраски ноги, однако генерации мидий 3 и 4 лет различаются по фенотипическому составу.

К изучению природных популяций можно подходить с разных сторон — анализа их демографической или генетической структуры, оценки их роли в потоках вещества и энергии, взаимодействия с популяциями других видов и т. д. Изучение отдельных аспектов популяционной биологии, безусловно, позволяет достигнуть интересных результатов, но достаточно цельное представление о структуре и функционировании природных популяционных систем возможно лишь на основе применения комплексного эколого-генетического подхода. Необходимость этого обусловлена двойственной природой популяций, являющихся одновременно экологическими и генетическими системами.

Одной из прикладных задач популяционной биологии является проблема аквакультуры, которая призвана практически осуществлять создание искусственных популяций хозяйственно ценных видов. Можно полагать, что успешное решение этой задачи должно базироваться на комплексном использовании как экологических, так и генетических методов.

Мидия съедобная — *Mytilus edulis* L. — традиционный объект

марикультуры во многих странах (Mason, 1972; Mussel Culture..., 1980; Гершанович, 1988). Широкое распространение мидий, их важная роль в морских экосистемах и хозяйственное значение обусловили популярность этих моллюсков как объекта экологических и генетических исследований (Marine Mussels..., 1976; The Biology..., 1991).

Организация марикультуры мидий *Mytilus edulis* L. на Белом море способствовала усилению исследования самых разных сторон биологии этих моллюсков. В последние годы нами предпринимаются попытки изучения популяционной организации беломорских мидий как из естественных, так и из культивируемых поселений на основе комплексного экологического (демографические показатели) и генетического (биохимический полиморфизм и фены окраски раковины и внутренних органов) подхода (Сергиевский, Сухотин, 1990, 1992). Подробное изучение отдельного поселения мидий дает широкие возможности для анализа его пространственной структуры в разных аспектах, а также для выявления различных взаимодействий между используемыми признаками. Настоящая работа посвящена результатам комплексного обследования одного из хозяйств по выращиванию мидий в Кандалакшском заливе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом настоящего исследования было поселение мидий *Mytilus edulis* L. на искусственных субстратах промышленного мидиевого хозяйства, расположенного в проливе Оборина Салма (губа Чупа, Кандалакшский залив). Хозяйство было установлено в 1988 г. и занимало площадь около 2 га. Оно состояло из 18 линий плотов-носителей и в плане имело ромбовидную форму (рис. 1). К плотам крепились 3-метровые искусственные субстраты-коллекторы, представляющие собой капроновые канаты диаметром 16 мм или жгуты капроновой сети. Оседание молоди на субстраты произошло в 1988 г. Количественные пробы мидий на хозяйстве были взяты в июле 1991 г. по схеме, представленной на рис. 1, причем на станциях 1—5 пробы были отобраны 12.07.91, а на станциях 6—9 — 01.08.91. На каждой из станций доставали один субстрат и вырезали из него 3 пробы длиной 10 см с трех горизонтов глубины — 0,5, 1,5 и 2,5 м. Таким образом, всего было взято 27 проб, равномерно распределенных по площади хозяйства. Кроме того, 01.08.91 были взяты 4 пробы ($1/200 \text{ м}^2$) на литоральном мидиевом поселении, расположенном в кутовой части бухты (см. рис. 1).

Все пробы были промыты, мидии отделены от сопутствующих видов. Каждая мидия была измерена с точностью до 0,1 мм. По кольцам зимней остановки роста на раковинах определяли возраст каждой особи. Поскольку исследование проводили в конце июля, мидий данного (1991) года оседания было еще крайне мало,



Рис. 1. Схема расположения исследуемых поселений в Обориной Салме:
 I — хозяйство по выращиванию мидий, II — литоральное мидиное поселение. 1—9 — номера станций
 взятия проб на хозяйстве

и в дальнейшем они не учитывались. Для всех моллюсков получены значения двух фенотипических признаков — наличие радиальных полос на призматическом слое раковины и характер пигментации ноги. Подробнее о признаках — см. «Результаты».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Демографическая структура

Возрастная структура исследуемого поселения мидий определяется временем существования данного хозяйства. По численности доминирующим (76.6%) оказались моллюски 3-летнего возраста, т. е. осевшие на субстраты в год установки хозяйства (1988). В дальнейшем этот возрастной класс мы будем называть «основной генерацией». Поскольку оседание молодежи происходило ежегодно, на субстратах присутствуют также мидии возраста 1 и 2 года (2.5 и 5.4% соответственно) (табл. 1). Кроме того, в данном поселении встречаются мидии, возраст которых превышает возраст основной генерации. Вероятно, эти моллюски попадают на хозяйство с литорали и верхней сублиторали с фукоидами, фрагменты которых отрываются при штормах, дрейфуют по поверхности воды и прибиваются к плавучим конструкциям хозяйства. После этого происходит миграция животных с водорослей на искусственные субстраты. Мидии возраста 4 года составляют на хозяйстве в среднем 15.5% от общей численности (см. табл. 1).

Распределение моллюсков разных возрастов по глубине представлено в табл. 1 и имеет следующие закономерности. С увеличением глубины возрастает доля особей основной генерации. В поверхностном горизонте они составляют чуть больше $2/3$ (68.8%) от общей численности, а на горизонте 2.5 м их доля в среднем 84.1% (на отдельных станциях — до 93%). Моллюски младших возрастных классов сосредоточены главным образом в верхней части субстратов, где их суммарная доля составляет в среднем 15.4% — На горизонтах 1.5 и 2.5 м их присутствие незначительно — 3—4%. 4-летние моллюски распределены по глубинам относительно равномерно.

Распределение мидий основной генерации по станциям симметрично относительно длинной оси хозяйства — море-кут (рис. 2, Б). На рисунке выделены зоны с условными градациями доли мидий возраста 2 года. Видно, что наибольшую часть (>80%) они составляют в центральном участке хозяйства, а наиболее «разбавлены» — со стороны пролива. На станциях 5 и 6 (рис. 2, А) наблюдается резкое увеличение доли мидий возраста 1 и 2 года (>18%). Это свидетельствует о том, что с «мористого» края ежегодно происходит более интенсивное оседание или относительно меньшая элиминация молодежи, чем на остальной площади хозяйства. Значительное оседание молодежи в конце лета 1991 г. также было отмечено именно в этой части хозяйства (Кулаковский, Сухотин, Халаман, наст. сб.). В центре хозяйства доля 1—2-летних мидий была минимальна. Относительное количество 4-летних мидий колеблется на разных станциях в пределах 7.2—28.1%, причем так же, как и молодежь, в минимальном количестве они присутствуют в центре (рис. 2, В). В основном эти мидии представлены на периферии хозяйства в кутовой области.

Таблица 1

Демографическая структура поселения культивируемых мидий

Глубина, м	0.5			1.5			2.5			Суммарно		
Возраст, лет		S	mS		S	mS		S	mS		S	mS
1	31	5.1	0.89	8	1.5	0.53	3	0.5	0.30	42	2.5	0.38
2	63	10.3	1.24	13	2.5	0.68	14	2.6	0.68	90	5.4	0.55
3	418	68.8	1.88	412	78.0	1.80	459	84.1	1.56	1289	76.6	1.03
4	96	15.8	1.48	95	18.0	1.67	70	12.9	1.43	261	15.5	0.88

Примечание. n — численность мидий данного возраста в выборке, экз; S — доля мидий данного возраста в выборке, %; mS — стандартная ошибка величины S .

Изученное литоральное поселение мидий располагается на илисто-песчаном грунте с крупными камнями и имеет вид обширных агрегаций мидий, перемежающихся незаселенным пространством. Средняя плотность мидий в агрегациях — около 15000 экз/м². Размерно-частотное распределение имеет три выраженных максимума — 6—8 мм, 20—24 мм и около 33 мм. Возрастная структура характеризуется преобладанием моллюсков возраста 5 и 6 лет (около 50% от общей численности). Более молодые мидии (кроме сеголетков) представлены примерно поровну — 7—11%.

Фенотипическая структура: окраска раковины

Система признаков. Изменчивость окраски раковины мидий определяется рядом составляющих, из которых наиболее пригодным для популяционных исследований является признак наличия (Str^+) или отсутствия (Str^-) радиальных полос (Сергиевский, Сухотин, 1990). Наличие фена «полосатости» (Str^+)

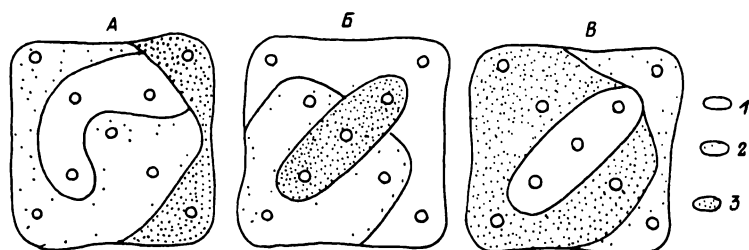


Рис. 2. Пространственное распределение мидий разных возрастов в пределах хозяйства:

А — 1- и 2-летние моллюски (1 — <5%, 2 — 5—10%, 3 — >10% от общей численности); Б — 3-летние моллюски (1 — <70%, 2 — 70—80%, 3 — >80% от общей численности); В — 4-летние моллюски (1 — <11%, 2 — 11—15%, 3 — >15% от общей численности)

определялось как чередование секторов темно-синего и светлосерого цвета в призматическом слое раковины. Характер чередования секторов и их относительные площади варьируют в широких пределах. Фен «бесполосости» (Str^-) определялся как равномерно окрашенный призматический слой. Достаточная прозрачность перистракума позволяет в большинстве случаев легко идентифицировать фенотип раковины; при интенсивно-черной окраске конхиолина перистракум приходилось удалять. Наличие фенов (Str^+) и (Str^-) надежно определяется у моллюсков длиной 8—10 мм и сохраняется на протяжении всей жизни. Моногенное наследование этого признака показано в работе (Innes, Haley, 1977).

Фенотипический состав и пространственная структура поселения. Во всех пробах среди 3-летних особей преобладают полосатые моллюски — в среднем 80.5% (размах варьирования 69.0—94.1%) (табл. 2).

В распределении частот фена полосатости в пределах поселения выявляется отчетливая неравномерность: доля полосатых ниже в пробах, расположенных на линии, направленной от кута к горловой части губы (станции 1—5) (рис. 3) по сравнению с пробами 6—9. Такой характер распределения частот выявляется на всех трех горизонтах (рис. 4). Следует отметить, что на глубине 2.5 м доля полосатых ниже, чем в верхних горизонтах ($P < 0.01$) (см. табл. 2).

Сравнение разных генераций выявляет более высокую частоту фена (Str^+) у 3- и 4-летних моллюсков по сравнению с 2-летними особями (см. табл. 2). Эти различия обнаруживаются как для плантации в целом, так и при сравнении отдельных горизонтов. Относительная немногочисленность моллюсков, не принадлежащих к основной генерации, позволяет оценить лишь распределение

Таблица 2

**Распределение мидий по признаку «полосатости» раковины
в культивируемом поселении**

Глубина м	0.5			1.5			2.5			Суммарно		
Возраст, лет		<i>Str</i> ⁺	<i>mStr</i>		<i>Str</i> ⁺	<i>mStr</i>		<i>Str</i> ⁺	<i>mStr</i>		<i>Str</i> ⁺	<i>mStr</i>
2	63	71.0	5.76	13	66.7	13.61	14	69.2	12.80	90	70.1	4.91
3	418	81.3	1.91	412	83.5	1.83	459	77.1	1.96	1289	80.5	1.10
4	96	78.1	4.22	95	88.3	3.32	70	80.0	4.78	261	82.3	2.37
Σ	577	78.6	1.71	520	84.1	1.65	543	77.3	1.80	1640	79.9	0.99

Примечание. n — численность полосатых мидий данного возраста в выборке, экз; Str^+ — доля полосатых мидий данного возраста в выборке, %; $mStr$ — стандартная ошибка величины Str^+

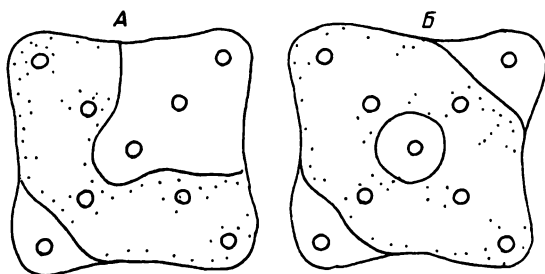


Рис. 3. Пространственное распределение полосатых мидий 3- (А) и 4-летней (Б) генераций в пределах хозяйства

Заштрихованная область ограничивает станции, где доля полосатых особей составляла более 80% от численности данного возрастного класса

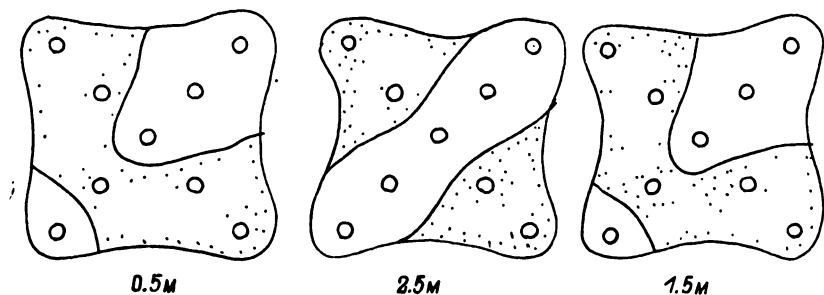


Рис. 4. Распределение полосатых мидий возраста 3 года на каждом из 3 горизонтов глубины в пределах хозяйства

Заштрихованная область ограничивает станции, где доля полосатых особей была больше средней для данного горизонта (81.3% для 0.5 м, 83.5% — для 1.5 м, 77.1% — для 2.5 м)

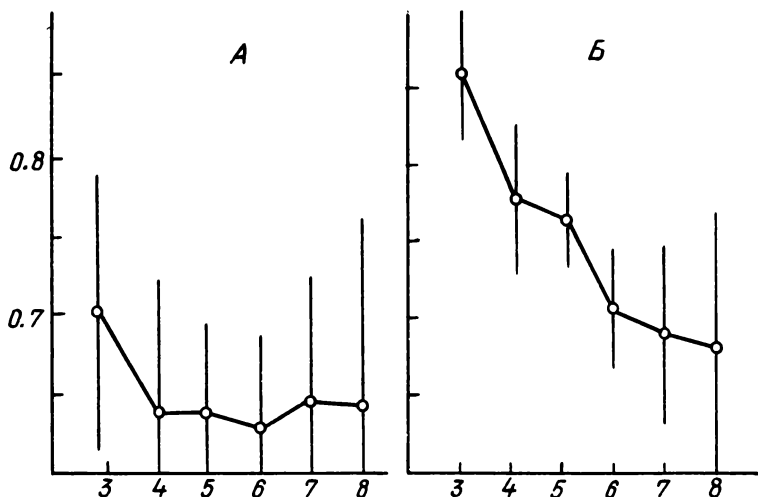


Рис. 5. Частоты встречаемости фена Str^+ (А) и аллеля Pur^+ (Б) у мидий разных возрастов на литоральном поселении

По оси абсцисс — возраст моллюсков (лет); по оси ординат — частота встречаемости. Вертикальные штрихи ограничивают стандартную ошибку средних

**Различные показатели фенотипической структуры
культивируемого и литорального поселений мидий**

Биотоп	Str^+	(n)	Pur^+	(n)	Bro^+	(n)	Ib	m	h
Хозяйство	79.9	(1682)	0.74	(1610)	0.68	(100)	0.19	5.8	0.5
Литораль	63.4	(301)	0.74	(237)	0.59	(11)	0.20	5.6	0.4

Примечание. Str^+ — доля полосатых мидий данного возраста в выборке, %; Pur^+ и Bro^+ — частоты встречаемости аллелей пурпурной и коричневой окраски ноги; Ib — индекс, показывающий суммарную частоту фенотипов, характеризующихся наличием коричневого пигмента, определяемую для выборки, из которой исключены моллюски с пурпурной ногой; m — среднее число фенотипов; h — доля редких морф.

частоты полосатых по станциям для 4-летних особей (рис. 3, Б). Пониженная частота фена полосатости наблюдается на станциях 1—5, расположенных по линии «кут—горло». Сходство в распределении полосатых моллюсков для 3- и 4-летних генераций достаточно очевидно. Стоит отметить, что в обоих случаях минимальная частота фена (Str^+) наблюдается в центре хозяйства (станция 3).

Интересно сопоставление фенотипической структуры культивируемого и литорального поселения, расположенного в куту губы (табл. 3). Частота фена (Str^+) стабильна для моллюсков в возрасте 3—8 лет (рис. 5, А); при этом в целом на литорали доля полосатых ниже, чем на хозяйстве. Этот результат подтверждается и отдельным сопоставлением частоты полосатых для 3-летних (80.5% хозяйство — 70.6% литораль; $P < 0.01$) и 4-летних моллюсков (82.5% хозяйство — 63.6% литораль; $P < 0.01$).

Таким образом, фенотипическая структура поселения на искусственных субстратах по признаку полосатости раковины оказывается достаточно упорядоченной в трехмерном пространстве и в целом отличающейся от структуры соседнего литорального поселения.

Фенотипическая структура: окраска ноги

Система признаков. Нога мидий имеет необычайно разнообразную окраску, обусловленную сочетанием нескольких типов пигмента с различными вариантами их распределения в эпителии. Разработанная нами для целей популяционного анализа система классификации фенотипов (Сергиевский, Сухотин, 1990), является комбинаторной. По этой системе конкретные варианты окраски (фенотипы) рассматриваются как комбинаторные сочетания двух групп фенов: группа «пурпурной окраски» и группа «коричневой окраски». В каждой группе выделяются 4 фена: 1) равномерно-темная окраска; 2) пестрая окраска — на темном фоне отдельные непигментированные пятна; 3) пестрая окраска — отдельные темные пятна на непигментированном фоне; 4) непигментирован-

ная светлая нога (рис. 6). Возможные сочетания фенов двух групп формируют 16 фенотипов. Проявление фенов коричневой окраски может быть определено только при частичном или полном отсутствии пурпурной окраски, обусловленной, по всей видимости, меланиновыми пигментами. Также фенотипы P/WH и P/BW определялись нами фактически как один. Таким образом, реально идентифицируются 12 фенотипов.

Ранее нами было высказано предположение, что окраска ноги определяется в основном двумя локусами — «пурпурным» (Pur) и «коричневым» (Bro) с парой кодоминантных аллелей в каждом (Сергиевский, Сухотин, 1990). По этой схеме фен равномерно-темной окраски соответствует одной гомозиготе (Pur^{++} ; Bro^{++}),

I II				
	Bro^{--}	Bro^{+-}	Bro^{+-}	Bro^{++}
Pur^{--}	WHIT $Pur^{--}Bro^{--}$	W/BR $Pur^{--}Bro^{+-}$	B/WH $Pur^{--}Bro^{+-}$	BROW $Pur^{--}Bro^{++}$
Pur^{+-}	W/PU $Pur^{+-}Bro^{--}$	W/BP $Pur^{+-}Bro^{+-}$	B/WP $Pur^{+-}Bro^{+-}$	B/PU $Pur^{+-}Bro^{++}$
Pur^{+-}	P/WH $Pur^{+-}Bro^{--}$	P/WB $Pur^{+-}Bro^{+-}$	P/BW $Pur^{+-}Bro^{+-}$	P/BR $Pur^{+-}Bro^{++}$
Pur^{++}	PURP $Pur^{++}Bro^{?}$	PURP $Pur^{++}Bro^{?}$	PURP $Pur^{++}Bro^{?}$	PURP $Pur^{++}Bro^{?}$



Рис. 6. Варианты окраски ноги мидий

Варианты окраски (фенотип) рассматриваются как комбинативное сочетание фенов двух групп — «коричневой» (вертикальные столбцы — I) и «пурпурной» (горизонтальные ряды — II). В каждой клетке даны (сверху вниз): обозначение фенотипа, предполагаемый генотип, схематическое распределение пигментов (1 — отсутствие, 2 — коричневый, 3 — пурпурный). Для ряда фенотипов идентификация аллелей Bro невозможна, поэтому предполагаемый генотип обозначен $Bro^{?}$.

**Матрица фенотипических частот по признакам окраски ноги
для мидий возрастов 3 (А) и 4 (Б) года в культивируемом поселении**

А. ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО ПРОАНАЛИЗИРОВАННЫХ МИДИЙ = 1610

	<i>Bro</i> ⁻⁻	<i>Bro</i> ⁺⁻	<i>Bro</i> ⁺⁺
<i>Pur</i> ⁻⁻	<i>WHIT</i> 0.01	<i>W/BR</i> 0.01 <i>B/WH</i> 0.01	<i>BROW</i> 0.04
<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>W/PU</i> 0.22 <i>P/WH</i> 0.14	<i>W/BP</i> 0.02 <i>B/WP</i> 0.00 <i>P/WB</i> 0.00	<i>B/PU</i> 0.02 <i>P/BR</i> 0.00
<i>Pur</i> ⁺⁺		<i>PURP</i> 0.53	

Б. ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО ПРОАНАЛИЗИРОВАННЫХ МИДИЙ = 260

	<i>Bro</i> ⁻⁻	<i>Bro</i> ⁺⁻	<i>Bro</i> ⁺⁺
<i>Pur</i> ⁻⁻	<i>WHIT</i> 0.03	<i>W/BR</i> 0.00 <i>B/WH</i> 0.00	<i>BROW</i> 0.02
<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>W/PU</i> 0.21 <i>P/WH</i> 0.16	<i>W/BP</i> 0.02 <i>B/WP</i> 0.004 <i>P/WB</i> 0.00	<i>B/PU</i> 0.02 <i>P/BR</i> 0.004
<i>Pur</i> ⁺⁺		<i>PURP</i> 0.53	

Примечание. Обозначения фенотипов и генотипов — на рис. 6.

фен непигментированной ноги — другой гомозиготе (*Pur*⁻⁻; *Bro*⁻⁻), а два фена пестрой окраски — гетерозиготе (*Pur*⁺⁻; *Bro*⁺⁻) (см. рис. 6). Определение генотипических и аллельных частот для локуса *Pur* возможно на всем объеме материала, для локуса *Bro* — только при отсутствии пурпурного пигмента.

При анализе фенотипической структуры поселения нами определялись как фенотипические частоты и базирующиеся на них показатели разнообразия, так и предполагаемые генотипические и аллельные частоты. К показателям фенотипического разнообразия относятся такие характеристики, как «среднее число фенотипов» — *m* и «доля редких морф» — *h* (Животовский, 1991).

Фенотипический состав и пространственная структура поселения. Среди 3-летних моллюсков на хозяйстве обнаружены почти все возможные фенотипы (табл. 4). Достаточно характерна структура фенотипического разнообразия как для поселения в целом, так и по отдельным станциям и горизонтам. Основу фенооблика формируют три фенотипа — *PURP*, *W/PU*, *P/WH* (суммарная частота более 80%), остальные фенотипы имеют невысокую частоту встречаемости (рис. 7). Такие показатели как среднее число фенотипов и доля редких морф практически не различаются по горизонтам (табл. 5).

Группа фенов пурпурной окраски. На основе пред-

Таблица 5

Показатели фенотипической структуры культивируемого поселения мидий по признакам окраски ноги

Глубина, м	Возраст, лет	Pur^+	(n)	Bro^+	(n)	lb	m	h
0.5	2	0.71	(47)				5.1	0.3
	3	0.71	(418)	0.69	(32)	0.18	5.8	0.4
	4	0.74	(96)	0.20	(5)	0.14	5.1	0.4
1.5	2	0.75	(6)				2.9	0.0
	3	0.75	(412)	0.75	(24)	0.20	5.6	0.5
	4	0.74	(94)	0.80	(5)	0.19	4.7	0.3
2.5	2	0.86	(7)				1.9	0.0
	3	0.75	(459)	0.81	(26)	0.22	5.1	0.4
	4	0.73	(70)	0.33	(3)	0.14	5.3	0.3
В целом	2	0.73	(60)				4.8	0.3
	3	0.73	(1289)	0.74	(82)	0.20	5.8	0.4
	4	0.74	(260)	0.46	(13)	0.16	5.4	0.4

Примечание. Обозначения как в табл. 3.

полагаемой схемы наследования фенотипов были определены генотипические и аллельные частоты для культивируемого поселения в целом, а также в отдельности для проб, станций и горизонтов (см. табл. 5). Принципиально важным подтверждением гипотезы о наследовании форм окраски ноги является соответствие наблюдаемых генотипических частот ожидаемым из соотношения Харди—Вайнберга. В нашем случае обнаруживается очень высокая степень соответствия наблюдаемых и ожидаемых частот как для поселения в целом, так и по каждому горизонту (табл. 6, Б). Следует отметить постоянный, хотя и статистически недостоверный, избыток гетерозигот.

Распределение фенотипических и генотипических частот для «пурпурной группы» достаточно стабильно в пределах хозяйства (см. рис. 7). Тем не менее прослеживается определенная закономерность в пространственном распределении частот аллеля Pur^+ : пробы с повышенной концентрацией аллеля формируют «язык», начинающийся от нескольких проб в горловой части хозяйства и расширяющийся с глубиной по направлению к куту. Сходная тенденция наблюдается и в распределении частоты гетерозигот (см. рис. 7).

Высокая стабильность частоты аллеля Pur^+ выявляется при сравнении разных генераций, при этом для каждой генерации распределение генотипических частот хорошо соответствует распределению Харди—Вайнберга (см. табл. 6, А).

Сопоставление хозяйства с литоральной банкой обнаруживает ряд особенностей последней. На суммарном материале для генераций возраста 3—8 лет средняя частота аллеля Pur^+ составляет 0.74, что идентично для генераций 2—4 года на хозяйстве (0.73—0.74) (см. табл. 3), а размах варьирования частот между пробами

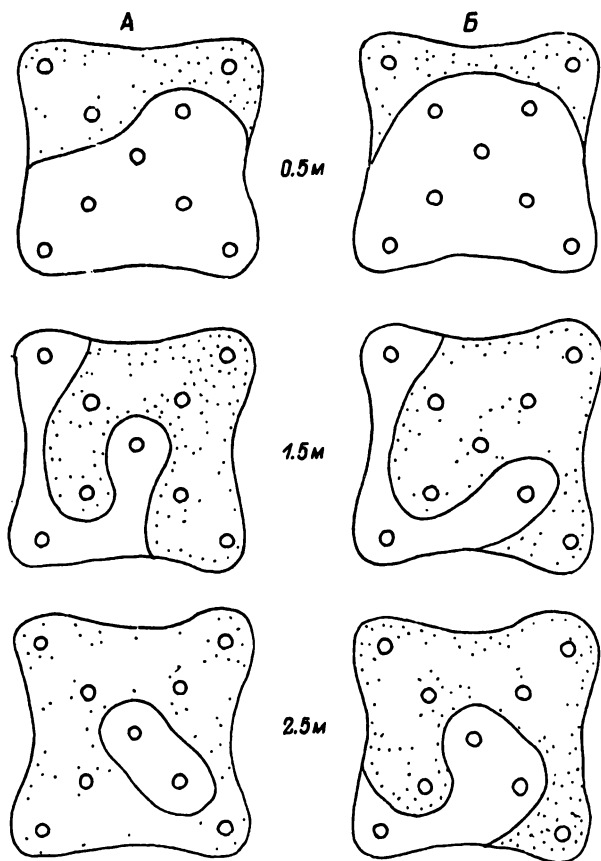


Рис. 7. Пространственное распределение в пределах хозяйства на разных горизонтах глубины (0,5, 1,5 и 2,5 м) частот разных признаков по окраске ноги среди 3-летних мидий:

А — частота встречаемости аллеля Pur^+ (заштрихованная область — частота Pur^+ больше среднего значения для хозяйства — 0,73), Б — частота встречаемости гетерозигот по локусу Pur (заштрихованная область — частота Pur^{+-} больше среднего значения для хозяйства — 0,404)

незначителен (0,72—0,78). Однако сравнение разных генераций на литорали выявляет отчетливую тенденцию к уменьшению частоты аллеля Pur^+ с возрастом (см. рис. 5, Б). При этом 3-летние моллюски по частоте этого аллеля на литорали (0,86) существенно отличаются от мидий с хозяйства (0,72). В литоральном поселении для каждой генерации наблюдается избыток гетерозигот (см. табл. 7), достоверный ($P < 0,05$) на суммарном материале ($\chi^2 = 2,55$).

Группа фенов коричневой окраски. Ограниченность выборки, для которой могут быть определены генетический и аллельные частоты по локусу Bro , фактически позволяет охарактеризовать лишь поселение в целом. Для генерации 3-летних

Таблица 6

Наблюдаемые (Н) и ожидаемые (О) численности генотипов в поселении на искусственных субстратах

А. ДЛЯ ЛОКУСА *Pur* В РАЗНЫХ ГЕНЕРАЦИЯХ

Возраст, лет	Н/О	<i>Pur</i> ⁻⁻	<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
2	Н	5	22	33	60	0.22
	О	4.3	23.5	32.3		
3	Н	82	521	686	1289	1.65
	О	91.0	503.0	695.0		
4	Н	13	109	138	260	2.11
	О	17.5	100.0	142.5		

Б. ДЛЯ ЛОКУСА *Pur* НА РАЗНЫХ ГОРИЗОНТАХ (ГЕНЕРАЦИЯ 3 ГОДА)

Горизонт, м	Н/О	<i>Pur</i> ⁻⁻	<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
0.5	Н	32	181	205	418	0.85
	О	35.9	173.2	203.9		
1.5	Н	24	162	226	412	0.52
	О	26.8	156.5	228.8		
2.5	Н	26	178	255	459	0.48
	О	28.8	172.4	257.8		

В. ДЛЯ ЛОКУСА *Bro* (ГЕНЕРАЦИЯ 3 ГОДА)

Возраст, лет	Н/О	<i>Bro</i> ⁻⁻	<i>Bro</i> ⁺⁻	<i>Bro</i> ⁺⁺	<i>N</i>	χ^2
3	Н	11	20	51	82	10.53
	О	5.4	31.2	45.4		

Примечание. *N* — общее количество особей, экз.

моллюсков соотношение предполагаемых генотипов близко к равновесному, при этом наблюдается достоверный дефицит гетерозигот (см. табл. 6, В). Недостаток гетерозигот отмечен для каждого горизонта, причем частота аллеля *Bro*⁺ увеличивается с глубиной (см. табл. 5).

Дополнительную информацию о распределении фенотипов этой группы дает использование показателя суммарной частоты фенотипов, характеризующихся наличием коричневого пигмента, определяемой для выборки, из которой исключены моллюски с пурпурной ногой (при этой окраске наличие коричневого пигмента установить не удастся). Полученный таким образом индекс *Ib* имеет тенденцию к увеличению с глубиной (см. табл. 5).

В отличие от фенотипов «пурпурной группы» фенотипы «коричневой группы» по-разному представлены у моллюсков генерации 3 и 4 года (см. табл. 5). Недостаточный объем выборки не позволяет оценить частоту этих фенотипов для 2-летних мидий.

Имеющийся объем материала с литорального поселения также

Таблица 7

Наблюдаемые (Н) и ожидаемые (О) численности генотипов
для локуса *Pur* в литоральном поселении

Возраст, лет	Н/О	<i>Pur</i> ⁻⁻	<i>Pur</i> ⁺⁻	<i>Pur</i> ⁺⁺	<i>N</i>
3	Н	0	9	23	32
	О	0.6	7.8	23.6	
4	Н	1	13	20	34
	О	1.7	11.7	20.6	
5	Н	4	29	44	77
	О	4.4	28.1	44.5	
6	Н	3	33	30	66
	О	5.7	27.5	32.8	
7	Н	1	15	12	28
	О	2.6	11.8	13.6	
8	Н	1	7	6	14
	О	1.4	6.1	6.5	
	Н	11	100	126	237
	О	15.7	90.6	130.7	

Примечание. *N* — общее количество особей, экз.

позволяет лишь в целом оценить частоты фенов этой группы (см. табл. 3). Следует отметить, что по этим показателям литоральные мидии ближе к 4-летним особям с хозяйства, чем к 3-летним.

Дополнительные характеристики фенотипической структуры дает оценка некоторых взаимодействий фенов двух групп — таких показателей, как частота встречаемости фенотипа *WHIT* (двойная гомозигота) и фенотипов *W/BP*, *B/WP* и *P/WB* (двойные гетерозиготы). Для 3-летних особей на хозяйстве отчетливо выражена тенденция к изменению указанных показателей с увеличением глубины (доля фенотипа *WHIT* — 1.67; 0.73; 0.22; и доля двойных гетерозигот — 1.44; 2.18; 2.18). Моллюски разных возрастов также различаются по частотам этих фенотипов, но судить о значимости этих различий имеющийся материал не позволяет. Наименьшие значения обоих показателей отмечены для литоральной банки (0.42 — доля фенотипа *WHIT* и 1.29 — доля двойных гетерозигот).

Использование обобщенных показателей фенотипической структуры (таких как *m* и *h*) дополнительно характеризует указанную систему. Значения этих характеристик достаточно близки для литорального и культивируемого поселений (см. табл. 3), а также у моллюсков разных возрастов в пределах хозяйства (см. табл. 5). Следует отметить статистически значимое снижение *m* с глубиной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Демографическая структура изученного поселения культивируемых мидий характерна для поселений на искусственных субстратах. Выставленные в море коллекторы для сбора спата в первый же год заселяются молодью мидий, и в первые годы существования хозяйства пополнение поселения за счет молодежи почти не происходит (Sukhotin, Kulakowski, 1992).

На изученном хозяйстве «разбавление» исходно одновозрастного поселения мидий почти не затрагивает центральную область и имеет два встречных направления: из кута идет заселение береговыми пришельцами, а с мористой стороны — молодью. При этом распределение мидий основного возрастного класса имеет вид симметричной перевернутой воронки, т. е. увеличение их доли с глубиной и снижение от центра к краям. Наиболее однородной в возрастном отношении областью является центральная часть хозяйства на глубине 1.5—2.5 м. Водоросли с сидящими на них мигрантами с береговых поселений дрейфуют по поверхности, что, вероятно, и объясняет указанное распределение мидий разных возрастных групп. Направление заселения хозяйства молодью обусловлено, очевидно, тем, что основная масса личинок поступает не изнутри хозяйства, а с основными течениями — со стороны пролива. 4-летние мидии колонизируют хозяйство в периферической области, наиболее близкой к берегам. Проникновение и тех, и других иммигрантов в центральную часть хозяйства препятствуют как надводные конструкции (дрейфующие водоросли удерживаются по краям хозяйства), так и сами субстраты с мидиями, предоставляющие поверхность для оседания большинства спата уже «на входе».

Проведенные нами ранее обследования поселений мидий в Кандалакском заливе выявили четкую зависимость соотношения полосатых и бесполосых форм от условий обитания: доля полосатых минимальна в литоральных поселениях и максимальна — в сублиторальных (Сергиевский, Сухотин, 1990). Структура поселения мидий на хозяйстве в Обориной Салме вполне вписывается в общую картину: доля полосатых особей очень высока (80.5% для 3-летних), как и в других изученных хозяйствах по выращиванию мидий (не менее 70%). Пониженная доля полосатых мидий в литоральном поселении (в среднем 63.4%) также находится в соответствии с данными по другим поселениям.

На примере хозяйства в Обориной Салме нами впервые была достаточно подробно изучена пространственная структура отдельного поселения. Фенотипическая структура по признаку окраски раковины оказалась в высокой степени упорядоченной. Обращает на себя внимание сходство демографической и фенотипической структуры — наличие оси «кут—горло» и зонального градиента. Существенно, что пространственное распределение частоты встречаемости полосатых форм принципиально сходно

для моллюсков из разных генераций — 3- и 4-летних. Важен и тот факт, что для каждой из этих генераций доля полосатых выше на хозяйстве, чем на соседнем литоральном поселении. В совокупности с ранее полученными эти факты дают веские основания предполагать, что наличие или отсутствие фена «полосатости» скоррелировано с важнейшими физиологическими различиями маркированных им особей, а фенотипическая структура поселений в целом и особенности их пространственной организации формируются под действием селективных факторов.

Наследственно обусловленные признаки окраски раковины у моллюсков, как правило, оказываются связанными с физиологическими различиями организмов, а структура полиморфных популяций контролируется отбором (Clarke, 1978; Sergievsky, 1992). В основном эти данные получены для брюхоногих моллюсков, тогда как для двустворчатых комплексные исследования полиморфизма практически не проводились. Попытки выявить связь пигментации периостракума с другими признаками организма предпринимались и для *Mytilus galloprovincialis* из Черного моря (Булатов, Звездина, 1987; Шурова, 1987, 1989) и для *M. edulis* (Newkirk, 1980). Моллюски с черной и коричневой окраской раковины различаются по интенсивности дыхания и особенностям биссусообразования (Сагайдачный, Лучина, 1986, 1987; Булатов, Звездина, 1987). Соотношение форм с разной окраской зависит от типа поселения: в мелководных поселениях на скалах преобладают черные, а в глубине на илистых грунтах — коричневые (Иванов и др., 1989; Булатов, Иванов, 1990). Показан наследственный характер этого признака с доминированием черной окраски (Innes, Haley, 1977). Вместе с тем имеются данные, что степень меланизации конхиолинового слоя зависит от освещения и может меняться на протяжении жизни моллюсков (Trevelyan, Chang, 1987). Это заставляет относиться к использованию признака «пигментация конхиолинового слоя» в популяционных исследованиях с осторожностью. Используемый нами признак «полосатости» связан с особенностями микроструктуры призматического слоя и не меняется на протяжении жизни. Наличие полос определяется генетически и не связано с признаками меланизации конхиолина (Innes, Haley, 1977). Это позволяет с достаточной долей уверенности интерпретировать фенотипическую структуру поселений по этому признаку как отражение их генотипической структуры. Полученные нами данные позволяют рассматривать фен «полосатости» как весьма перспективный маркерный признак в популяционных исследованиях мидий.

Использование нескольких независимых систем признаков в популяционно-фенетическом анализе дает более цельное представление об организации изучаемых популяций. В нашем случае использованы две системы: 1) структура призматического слоя раковины и 2) типы пигментов и особенности их распределения на ноге. Если признаки окраски раковины постоянно используются

в популяционных исследованиях мидий (см. выше), то применение изменчивости окраски ноги для решения популяционных задач по литературе нам неизвестно. Полученные нами данные по Обориной Салме и другим поселениям (Сергиевский, Сухотин, 1992) дают все основания считать использование этой системы признаков весьма перспективным. В отличие от окраски раковины, где реально выделяются только 2 фенотипа, в окраске ноги легко идентифицируются 12 фенотипов, классификация которых строится по комбинаторному принципу. Такая система позволяет при популяционном анализе использовать сочетание характеристик как фенотипического разнообразия в целом, так и отдельных фенов. Две группы фенов выделяются по типу пигмента — пурпурный и коричневый; варианты распределения пигмента в каждой группе сходные. Высказанное нами ранее предположение о характере наследования окраски ноги у мидий находит веское подтверждение в характере распределения частот основных фенотипов в исследуемом поселении. Для обоих предполагаемых локусов *Pur* и *Bro* наблюдаемые и ожидаемые частоты генотипов находятся в высокой степени соответствию Харди—Вайнберга для генерации как 3-летних, так и 4-летних мидий. Следует отметить, что только в условиях марикультуры возможно получить достаточно репрезентативную выборку моллюсков одной генерации, что необходимо для анализа соответствия частот генотипов распределению Харди—Вайнберга.

Для наиболее массовой генерации 3-летних мидий как фено-, так и генотипические частоты очень стабильны в пределах плантации. Наличие достаточно плавного клина по частоте аллеля *Pur*⁺ лишь оттеняет эту стабильность. Различия выявляются при сравнении разных генераций — 3- и 4-летние моллюски определенно характеризуются разными частотами фенотипов «коричневой» группы. Частотные характеристики 4-летних мидий с хозяйства близки к полученным для совокупности разновозрастных моллюсков с литорального поселения, откуда они, вероятно, и мигрировали на хозяйство. Небольшие объемы выборки каждого возраста с литорали позволяют оценить лишь частоту аллеля *Pur*⁺, которая явно ниже у старших генераций. Имеющиеся материалы не позволяют судить, является ли это снижение результатом отбора против аллеля *Pur*⁺ на литорали, либо разные генерации изначально различаются по частоте этого аллеля.

По-видимому, фены окраски ноги если и подвержены действию отбора, то лишь в незначительной степени. Об этом свидетельствует относительно невысокая изменчивость фено- и генотипов и их соответствие распределению Харди—Вайнберга как в пределах данного поселения, так и при сопоставлении разных популяций в пределах Белого моря. Такие достаточно нейтральные фены могут служить хорошими маркерами при разделении генетически изолированных популяций (Яблоков, 1980). В случае с мидиями поселения из Белого и Баренцева морей четко разли-

чаются по частотам фенов ноги (Стрелков, 1992). Мидии, обитающие в одном месте, но принадлежащие к разным генерациям, могут иметь различное происхождение. Оно также может быть маркировано относительно нейтральными фенами — различия между 3- и 4-летними моллюсками на хозяйстве по фенам «коричневой» группы, вероятно, именно такого рода.

Фены полосатости раковины, напротив, можно охарактеризовать как подверженные действию отбора. Об этом свидетельствует высокая степень изменчивости частоты этих фенов как в пределах одного поселения, так и между поселениями, а также четкая связь частоты полосатых особей с типом местообитания (Сергиевский, Сухотин, 1990). В пределах хозяйства в Обориной Салме частота встречаемости полосатых особей закономерно меняется с глубиной и в зависимости от местоположения станции, причем сходным образом для мидий разных генераций (3- и 4-летних). Достаточно выразительное сходство пространственной демографической и фенотипической (по признаку полосатости) структуры поселения мидий дополнительно свидетельствует, что последняя формируется под сильным воздействием селективных факторов.

Наглядно демонстрирует специфику использования двух систем признаков при популяционном анализе сопоставление разновозрастных мидий на литорали: быстрое выравнивание частоты полосатых после 3 лет в сочетании с различиями генераций по частоте аллеля *Pur*⁺ (см. рис. 5).

Единовременное использование «нейтральной» и «селективной» систем фенетических маркеров позволяет решать достаточно широкий круг популяционных задач.

ЛИТЕРАТУРА

- Булатов К. В., Звездина Т. Ф. Различия в прикреплении к субстрату мидий разных генотипов // Цитол. и генет., 1987. Т. 21. № 1. С. 71—72.
- Булатов К. В., Иванов В. Н. Популяционная структура мидий Черного моря // 5 Всесоюзн. конфер. по промысл. беспозвоночным: Тез. докл.— М., 1990. С. 104—105.
- Гершанович А. Д. Аквакультура в европейских странах // Рыб. хоз-во, 1988. № 9. С. 16—19.
- Животовский Л. А. Пропуляционная биометрия.— М., 1991. 271 с.
- Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. Биология культивируемых мидий.— Киев, 1989. 112 с.
- Сагайдачный А. Ю., Лучина Н. П. Дыхание мидий северо-восточной части Черного моря // Ин-т океанологии АН СССР.— М., 1986. 14 с. (Деп. в ВИНТИ 26.06.86, № 4681—В).
- Сагайдачный А. Ю., Лучина Н. П. Цветовой полиморфизм и дыхание черноморских мидий // Биол. объектов марикультуры: Экол. и культивир. беспозвоноч. и водорослей.— М., 1987. С. 49—51.
- Сергиевский С. О., Сухотин А. А. Подходы к популяционно-генетическому анализу *Mytilus edulis* в Кандалякшском заливе Белого моря // Проб. изуч. рац. исполъз. и охраны природ. ресурсов Белого моря: Тез. докл. 4 регион. конфер.— Архангельск, 1990. С. 112—114.

- Сергиевский С. О., Сухотин А. А. Демографическая и фенетическая структура поселения культивируемых мидий // Тез. докл. 5 регион. конф. по Белому морю.— Петрозаводск, 1992. С. 244—246.
- Стрелков П. П. Фенетическое сравнение поселения мидий из Белого и Баренцева морей // Тез. докл. 5 регион. конф. по Белому морю.— Петрозаводск, 1992. С. 149—151.
- Шурова Н. М. Различия в отношении к солености у мидий *Mytilus galloprovincialis* разных фенотипов в Черном море // 8 Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков: Автореф. докл.— Л., 1987. С. 255—256.
- Шурова Н. М. Фенотипические различия показателей роста культивируемых черноморских мидий // Науч.-техн. пробл. марикультуры: Тез. докл. Всесоюз. конф.— Владивосток, 1989.— С. 138—139.
- Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак.— М., 1980. 136 с.
- The Biology and Cultivation of Mussels.* International Symposium on mussels: Spain, 1989.— Aquaculture, 1991. Vol. 94. N 2/3.
- Clarke B. Some contributions of snails to the development of ecological genetics // Ecological genetics: the interface. R. F. Brussard (Ed.).— Academic Press, N. Y., 1978. P. 159—170.
- Innes D. J., Haley L. E. Inheritance of a shell colour polymorphism in the mussel // J. Heredity, 1977. Vol. 68. P. 203—204.
- Marine Mussels: Their Ecology and Physiology.* B. L. Bayne (Ed.). Cambridge Univ. Press, 1976. 506 p.
- Mason J. The cultivation of the European mussel *Mytilus edulis* L. // Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev., 1972. Vol. 10. P. 437—460.
- Mussel Culture and Harvest: a North American Perspective.* R. A. Lutz (Ed.). Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam, 1980. 339 p.
- Newkirk G. F. Genetics of shell colour in *Mytilus edulis* L. and the association of growth rate with shell colour // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1980. Vol. 47. P. 89—94.
- Sergievsky S. O. A review of ecophysiological studies of the colour polymorphism of *Littorina obtusata* (L.) and *L. saxatilis* (Olivi) in the White Sea // Proc. 3 International Symp. on Littorinid Biol., 1992. P. 235—245.
- Sukhotin A. A., Kulakowski E. E. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P. 59—73.
- Trevelyan G. A., Chang E. S. Light-induced shell pigmentation in post-larval *Mytilus edulis* and its use as a biological tag // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. Vol. 39. P. 137—144.

Summary

S. O. Sergievsky, A. A. Sukhotin

DEMOGRAPHICAL AND PHENOTYPICAL STRUCTURE OF CULTURED MUSSEL POPULATION (KANDALAKSHA BAY, THE WHITE SEA)

In July 1991 the demographical and phenotypical structure of *Mytilus edulis* L. settlement on mussel culture farm in Chupa Inlet of the White Sea have been studied. The system of phenetic features have been worked out for the purposes of population analysis. It includes 1. shell colour of molluscs (presence/absence of radial streaks) and 2. foot pigmentation (combination of two types of pigments — „purple“ and „brown“). Age and phenetic structure of the investigated settlement on shell colour appeared to be spatially organized and differ from the structure of tidal settlement located nearby. Number of mussels with streaks on shells were maximal in surface water layer (0.5 m) and at the edges of the farm. In the whole the insignificant variability of frequencies of foot colour phenotypes have been observed within the farm. However mussel age classes of 3 and 4 years differed in phenetic composition.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 594.124(268.46)

**Н. В. Максимович, Ю. С. Миничев, Э. Е. Кулаковский,
А. А. Сухотин, А. В. Чемоданов**

Санкт-Петербургский университет,
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ДИНАМИКА СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ ПОДВЕСНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

По результатам многолетних наблюдений изучены пространственно-временная неоднородность и динамика структурных параметров поселений культивируемых *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря. Определены закономерности развития искусственных поселений мидий в различных хозяйствах. Показано, что определяющее влияние на годовой прирост и темп смертности мидий оказывают начальные размеры и плотность растущей группы особей. На основе регрессионных уравнений построена модель, позволяющая в пошаговом (через год) режиме осуществлять прогноз изменений величин среднего размера и плотность мидий на субстратах. Обсуждаются возможности использования модели для прогноза функциональных характеристик хозяйств по выращиванию мидий в условиях Белого моря.

В настоящее время идет становление марикультуры *Mytilus edulis* L. на Белом море. Промышленное культивирование беломорских мидий было начато в результате научно-исследовательских разработок, апробированных в опытно-промышленных условиях и осуществленных совместными усилиями ученых и производственников (Житний и др., 1989; Кулаковский, 1987). Естественно, что на первых этапах марикультура должна развиваться по пути приближения к результатам, достигнутым в экспериментальных масштабах. В данном случае ориентиром может служить урожайность в 200 т мидии-сырца с 1 га занятой марикультурой водной поверхности, которая была достигнута на опытно-промышленном хозяйстве (Кулаковский, Крейман, 1984).

Температурный режим поверхностных вод Белого моря не адекватен условиям, оптимальным для роста особей этого вида, а осуществление биотехнологических мероприятий затруднено длительным периодом ледостава. Это в значительной степени ограничивает возможности марикультуры. Анализ результатов

работ на первом для Белого моря опытно-промышленном хозяйстве показал, что для получения высоких показателей все биотехнологические мероприятия по выращиванию беломорских мидий должны самым тесным образом соотноситься с особенностями их биологии (Кулаковский и др., 1987). В наибольшей степени это относится к стыковке сроков установки хозяйств и фенологии явлений в жизненном цикле мидий, поэтому при реализации биотехнологии особое внимание было обращено на выбор акваторий для размещения хозяйств марикультуры. Следует отметить, что по ряду причин на всех созданных к настоящему времени хозяйствах биотехнологические требования не соблюдены именно по биологическим параметрам.

Одна из главных задач на пути повышения экономической эффективности марикультуры *M. edulis* в Белом море — достижение соответствия режима эксплуатации хозяйств марикультуры ее биотехнологии. С другой стороны, достигнутые масштабы выращивания мидий в акваториях Кандалакшского залива уже сейчас вызывают тревогу в отношении экологической безопасности данной марикультуры (Чивилев, Миничев, 1992). В решении этих проблем весьма полезной может оказаться разработка прогностических подходов к оцениванию эффектов нарушений рекомендованного режима и нестабильности условий выращивания мидий в локальных акваториях. В частности, модели динамических смещений структурных параметров их искусственных поселений могут быть использованы в целях прогноза не только величины урожая, но и пресса локальных хозяйств на естественные экосистемы.

Цель настоящей работы — выявление закономерностей в развитии искусственных поселений беломорских мидий. В задачу исследований входило определение пространственно-временной неоднородности величин годового прироста и смертности мидий на субстратах, оценка количественных эффектов таких сторон их жизнедеятельности, как фильтрация, экскреция, репродуктивная активность, и формирование модельных представлений о развитии хозяйств по выращиванию мидий в акваториях Карельского берега Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой для настоящих исследований послужили хорошая изученность экологии мидий как в естественных экотопах, так и в условиях марикультуры в различных частях ареала, и результаты натурных ежегодных (с 1986 г.) наблюдений за хозяйствами, расположенными в губах Никольская и Кузокоцкая, в акваториях Керетского и Соностровского архипелагов (рис. 1). В пределах каждого из них сооружение для подвешного выращивания моллюсков сгруппированы на нескольких (от 2 до 14) участках. С 1985 по 1990 гг. в целях промышленного выращивания мидий судами

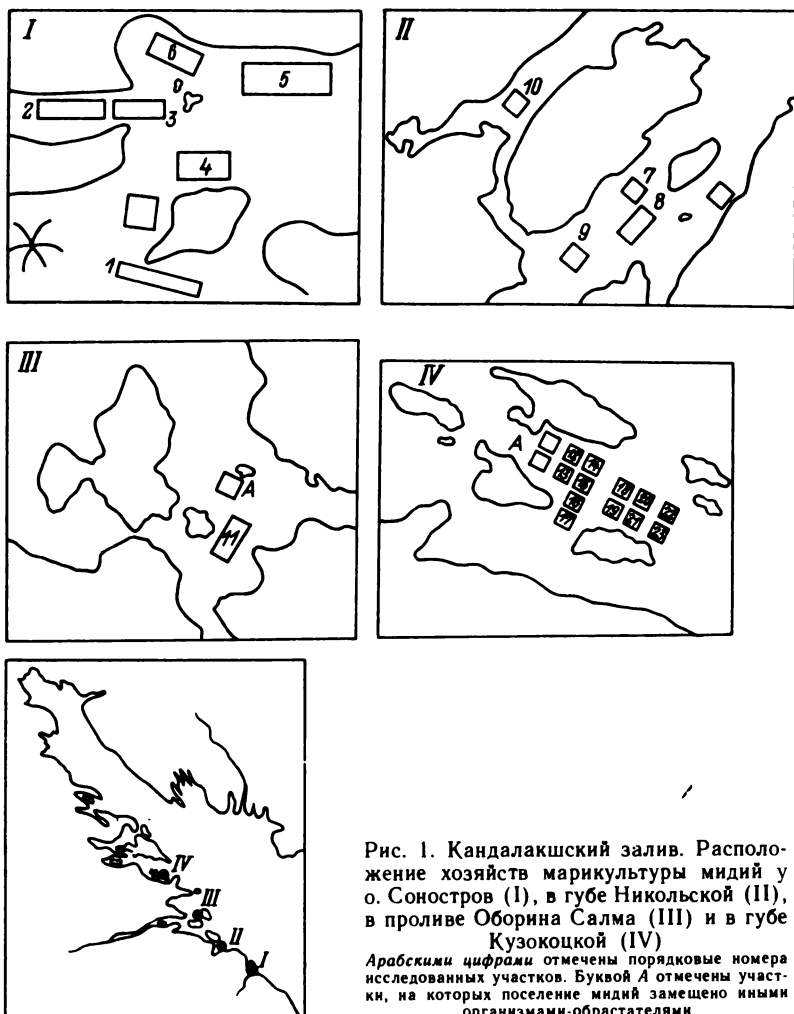


Рис. 1. Кандалакшский залив. Расположение хозяйств марикультуры мидий у о. Соностров (I), в губе Никольской (II), в проливе Оборина Салма (III) и в губе Кузокоцкой (IV)
Арабскими цифрами отмечены порядковые номера исследованных участков. Буквой А отмечены участки, на которых поселение мидий замещено иными организмами-обработателями

ББГЛ установлены 28 таких участков при общей площади занимаемой ими зеркала воды около 60 га. Объектами наших исследований были 23 участка (рис. 1, табл. 1). Первый участок, установленный в 1985 г., состоял из 54 понтонных плотов, каждый из которых нес в среднем по 590 одиночных делевых капроновых субстрата (скрученное полотно дели с ячейей 10 мм, диаметром нити 1 мм и размером 0.3 м на 3 м), разнесенных друг от друга на 20 см. В 1986 г. применены непрерывные субстраты. Общая длина каждого такого субстрата — 1460 м, что при установке соответствовало примерно 230 сдвоенным трехметровым субстратам, расположенным в линию на расстоянии около 40 см друг от друга.

Таблица 1

Параметры хозяйств марикультуры *M. edulis* в Белом море

Номер участка п/п	Размер участка, усл. га	Год установки субстратов	Общая длина субстратов, м	Число линий		Заселенность субстратов, %
				А	Б	
1	4	1985	96000	—	—	30
2*	1.3	1986	32120	22	22	90
3	1.2	1987	29200	10	10	90
4	1.8	1987	43800	15	15	90
5	2.7	1987	64240	22	22	90
6	1.2	1987	29200	10	10	90
7	1.1	1988	26280	9	9	70
8	2.2	1988	52560	18	13	65
9	1.6	1989	40880	14	14	75
10	1.6	1989	40880	14	14	95
11	2.2	1988	52560	18	14	95
12—13	13.1	1990	315360	108	<50	95

Примечание. Номера участков соответствуют обозначениям на рис. 1. А и Б — число линий соответственно в момент установки и к концу 3-го сезона роста. Размеры участков приведены в условных гектарах — 1 усл. га соответствует экспозиции 8000 трехметровых субстратов. Знаком * отмечен участок, на котором общая длина непрерывного субстрата составляет 1460 м. В остальных случаях общая длина субстратов линии составляет 2920 м.

Цепочка плотов на участке несет 1—2 линии субстратов. С 1987 г. вернулись к одиночным субстратам, прикрепленным на том же расстоянии к общей хребтине. При этом суммарная длина субстратов такой линии составила 2920 м, и они могли состоять также из дели с ячеей 40 мм (диаметр нити 2 мм) или капронового каната диаметром около 15 мм. Специальные исследования показали, что смена материала субстратов не приводит к резким смещениям условий формирования спата. Количество линий на участках колеблется от 9 до 22. Расстояние между ними составляет до 10 м. Установочная плотность субстратов на участке оценивалась в условных гектарах — 1 усл. га соответствует экспозиции 8 тыс. трехметровых субстратов.

В пределах каждого участка пробы отбирали на 3—9 станциях на 2 глубинах: 0.5 м и 2.5 м. Для этого специальными пробоотборниками с 7—10 см отрезка субстрата обдирали весь оброст. Мидий в пробах просчитывали и измеряли, а в 1989—1992 гг. также определяли их возраст в результате анализа внешней морфологии раковин. Ростовые метки, связанные с сезонной периодичностью роста моллюсков, отличали как полноциклическую ступенчатую зону раздела соседних ростовых колец.

В 1990—1991 гг. по итогам весенних и осенних съемок был изучен сезонный прирост мидий. На основе примерно 10 тыс. промеров с помощью трехфакторного дисперсионного анализа была

проведена оценка неслучайности в варьировании величин прироста разновозрастных особей в поселениях по следующим грациям факторов: начальный возраст (0+, 1+, 2+, 3+), начальный размер (классовые интервалы: <10 мм, 11—20 мм, 21—30 мм, 31—40 мм, 41—50 мм и >50 мм), положение станции в пределах участка по вертикали (0.5 и 2.5 м) и по горизонтали (мористый край, центр, прибрежный край). В первый сезон (участки 3—8) приросты особей фиксировались как разность между их среднегрупповыми размерами весной и осенью, а в 1991 г. — как разность между осенними промерами мидий и их размерами в период последней зимней остановки роста (участки 7—23).

Функциональные характеристики мидий (эксекреция, скорость потребления кислорода, скорость фильтрации, репродуктивную активность) рассчитывали по степенным зависимостям, связывающим их показатели с линейными размерами особей. Для оценки уровня экскреции (F , г сух. массы экскретов/особь в час) летом 1989—1990 гг. в ходе 10 1—3 суточных опытов *in vivo* была определена масса экскретов, выделяемых мидиями разных размерных групп. Репродуктивную активность мидий рассчитывали как суммарный показатель плодовитости самок. При этом соотношение полов в поселениях считали равновесным (Максимович, 1985), а плодовитость (G , шт. зрелых ооцитов/особь) определяли как функцию линейных размеров самок. Параметры остальных уравнений и энергетические коэффициенты принимали по литературным данным.

Величины интегральной годовой продукции поселений рассчитывали как для когорты по общепринятой формуле (Методы..., 1968):

$$P = \bar{N} (\bar{W}_2 - \bar{W}_1), \quad (1)$$

где $\bar{N}$ — средняя плотность особей за данный период времени, $\bar{W}_1$ и $\bar{W}_2$ — их средние размеры в начале и конце анализируемого отрезка времени. Изменения численности оценивали по среднегодовым величинам коэффициента естественной смертности $\mu = (\ln \bar{N}_1 - \ln \bar{N}_2)$ за год.

Выполнение означенного круга исследований сопровождалось широкими предварительными изысканиями, связано с трудоемкими элементами сбора и обработки больших объемов данных, проведения полевых экспериментов и технического обеспечения работ и было бы крайне затруднено без участия студентов СПбУ, сотрудников БиНИИ, ББС ЗИН РАН и ББГЛ. Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность всем лицам, содействовавшим осуществлению настоящей работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По предварительным исследованиям акватории, использованные для установки хозяйств, сами по себе не могли быть сколь угодно существенным образом дифференцированы по условиям формирования спата и роста мидий. По режиму выращивания только участок I, установленный в 1985 г., отличается относительно высокой плотностью расположения субстратов.

С другой стороны, формирование поселений мидий на изученных участках нельзя признать единообразным. Некоторые очевидные проявления этого сводятся к следующим обстоятельствам.

1. Участки закладывались не одновременно, а в течение 6 лет (с 1985 по 1990 гг.), что определило различие характеристик спата молодки мидий как по срокам формирования, так и по плотности (табл. 2). В соновостровском хозяйстве в период с 1985 по 1987 гг. установлено 8 участков (рис. 1; I). В акваториях г. Никольской и пролива Оборина салма установочные работы проведены в 1988—1989 гг. (рис. 1; II, III), а в губе Кузокоцкой экспозиция субстратов на всех 14 участках осуществлена летом 1990 г. (рис. 1; IV). В каждом случае сроки экспозиции не только не были совмещены с межгодовыми колебаниями фенологии размножения мидий в прибрежных водах Карельского берега, но (по техническим причинам) часто вступали в противоречие с рекомендованными биотехнологией 1—2 неделями до пика оседания их личинок.

2. В периоды ледостава порядки участков часто нарушались, что приводило не только к обрыву целых линий практически на всех участках, кроме участков 9 и 10 в г. Никольской, но и к нарушению установочной разрядки субстратов. В силу этого в каждый новый сезон условия роста мидий в пределах участков менялись.

3. Ранняя экспозиция субстратов на некоторых участках г. Кузокоцкой и пр. Оборина салма (см. рис. 1) привела к практически полной и устойчивой их оккупации другими организмами обростателями: Hydroidea, Ascidia, Algae. На остальных изученных нами участках доминирование этих организмов также имело место. Его суммарный эффект оценивался как заселенность субстратов мидиями. В среднем по участкам ее величина составляет 30—95% (см. табл. 1). При оценке заселенности учитывались субстраты как полностью, так и частично лишенные мидий. В последнем случае их скопления, как правило, оказывались сосредоточенными в пределах верхней половины субстратов. Примечательно, что и при их сплошном заселении мидиями в верхней части скапливаются крупные, а в нижней — относительно мелкие и более многочисленные особи.

4. В общем многообразии полученных данных выделяются две основные тенденции в развитии поселений мидий. Во-первых, относительно редкий случай — резкое доминирование особей первой (основной) генерации. Это происходит при благоприятных

Таблица 2

Динамика развития поселений *M. edulis* на участках

Номер участ- ка п/п	Н, м	Пока- затель	Параметры генерации к концу сезонов роста (п/п)								
			1	2		3		4		5	
			А	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1	0.5	L	—	—	—	22	—	37	36	42	49
		N	—	—	—	630	—	560	380	430	390
	2.5	L	—	—	—	22	—	35	33	37	44
		N	—	—	—	420	—	370	260	520	260
2	0.5	L	—	12	—	25	27	40	38	47	51
		N	—	4000	—	2580	1580	800	1350	510	570
	2.5	L	—	8	—	15	23	36	29	42	46
		N	—	4000	—	3040	1510	590	1350	450	410
3	0.5	L	1.5	15	16	27	30	43	40	—	53
		N	15000	3810	1960	1070	1580	530	650	—	490
	2.5	L	1.5	12	15	18	26	37	31	—	47
		N	15000	2190	1960	1670	1020	620	870	—	440
4	0.5	L	—	20	—	29	34	43	42	—	53
		N	—	1430	—	890	780	510	560	—	390
	2.5	L	—	17	—	25	31	39	37	—	50
		N	—	1130	—	660	610	360	420	—	270
5	0.5	L	—	19	—	32	33	43	44	55	54
		N	—	1670	—	780	880	550	510	400	420
	2.5	L	—	11	—	30	26	43	41	54	52
		N	—	1570	—	620	760	460	400	410	350
6	0.5	L	—	—	—	29	—	39	42	57	50
		N	—	—	—	480	—	400	310	270	290
	2.5	L	—	—	—	26	—	36	38	50	47
		N	—	—	—	460	—	390	290	430	280
7	0.5	L	1.5	26	16	40	39	—	51	—	—
		N	16000	1340	1910	550	790	—	400	—	—
	2.5	L	2.0	15	13	32	29	—	43	—	—
		N	26000	1980	1270	640	970	—	430	—	—
8	0.5	L	1.8	24	19	41	37	54	52	60	63
		N	1600	1110	700	610	640	700	450	300	600
	2.5	L	2.5	20	18	35	33	50	46	62	58
		N	2800	980	1110	570	560	410	400	250	340
9	0.5	L	2.0	14	17	30	29	40	43	—	51
		N	12000	1200	2070	800	620	600	510	—	440
	2.5	L	1.5	5	6.5	23	21	32	36	—	43
		N	40000	800	440	800	400	650	480	—	430
10	0.5	L	—	—	—	30	—	36	43	—	48
		N	—	—	—	1280	—	1060	790	—	710
	2.5	L	—	—	—	20	—	32	33	—	43
		N	—	—	—	1980	—	1130	1030	—	720
11	0.5	L	1.5	20	16	39	34	45	50	57	55
		N	16000	1440	1910	550	780	580	400	500	450

Номер участ- ка п/п	Н, м	Пока- затель	Параметры генерации к концу сезонов роста (п/п)									
			1	2		3		4		5		
			А	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	
12—23	2.5	L	1.5	16	15	32	29	45	43	55	54	
		N	16000	2160	1910	1180	1050	530	750	410	410	
	0.5	L	—	17	—	21	31	—	35	—	—	
		N	—	3500	—	3000	1530	—	1450	—	—	
	2.5	L	—	15	—	22	28	—	34	—	—	
		N	—	4900	—	2800	1850	—	1390	—	—	

Примечание. Порядковые номера участков соответствуют указанным на рис. 1; Н — глубина по субстрату, м; L — средний размер мидий, мм; N — их плотность, экз/м пог.; А — наблюдаемые и Б — прогнозные показатели.

условиях формирования спата в первый сезон. Тогда возможности для реколонизации субстратов новым спатом возникают не раньше окончания 3-го сезона роста моллюсков (рис. 2). Во-вторых, при благоприятном стечении обстоятельств в случае слабого оседания в первый сезон, через год осуществляется соизмеримое по плотности с первичным спатом оседание молоди мидий. Размерно-частотные параметры таких поселений отличаются большой трансгрессией на протяжении всего периода выращивания при относительно низких модальных размерах и большой плотности особей. В наиболее явной форме эта ситуация была зафиксирована на участках 1 и 2 (рис. 3). Следует отметить, что аналогичные тенденции в характере размерно-частотного распределения особей на субстратах наблюдались в хозяйстве г. Кузкоцкой при росте мидий первой генерации в условиях высокой плотности.

В силу отмеченных обстоятельств в ходе многолетних наблюдений была выявлена большая вариация размерно-частотных характеристик одновозрастных поселений мидий как в пределах участков, так и в целом по хозяйствам марикультуры. Это несколько усложняет прогноз динамических смещений структурных и функциональных параметров изученных поселений мидий, так как делает невозможным прямое использование для этой цели таких легко тестируемых параметров, как средний размер и плотность моллюсков. Необходим учет условий, определяющих их величины в конкретных ситуациях.

В основу выбора предикторов при формализации процессов роста и динамики численности мидий был положен анализ неслучайности в варьировании параметров поселений, которые в большинстве случаев имели разновозрастный состав.

Динамика роста. Прежде чем подойти к формализации общих закономерностей динамики величин годового прироста мидий, определим их отклик на различия условий обитания в пределах участков. В этом плане могут быть выделены такие факторы,

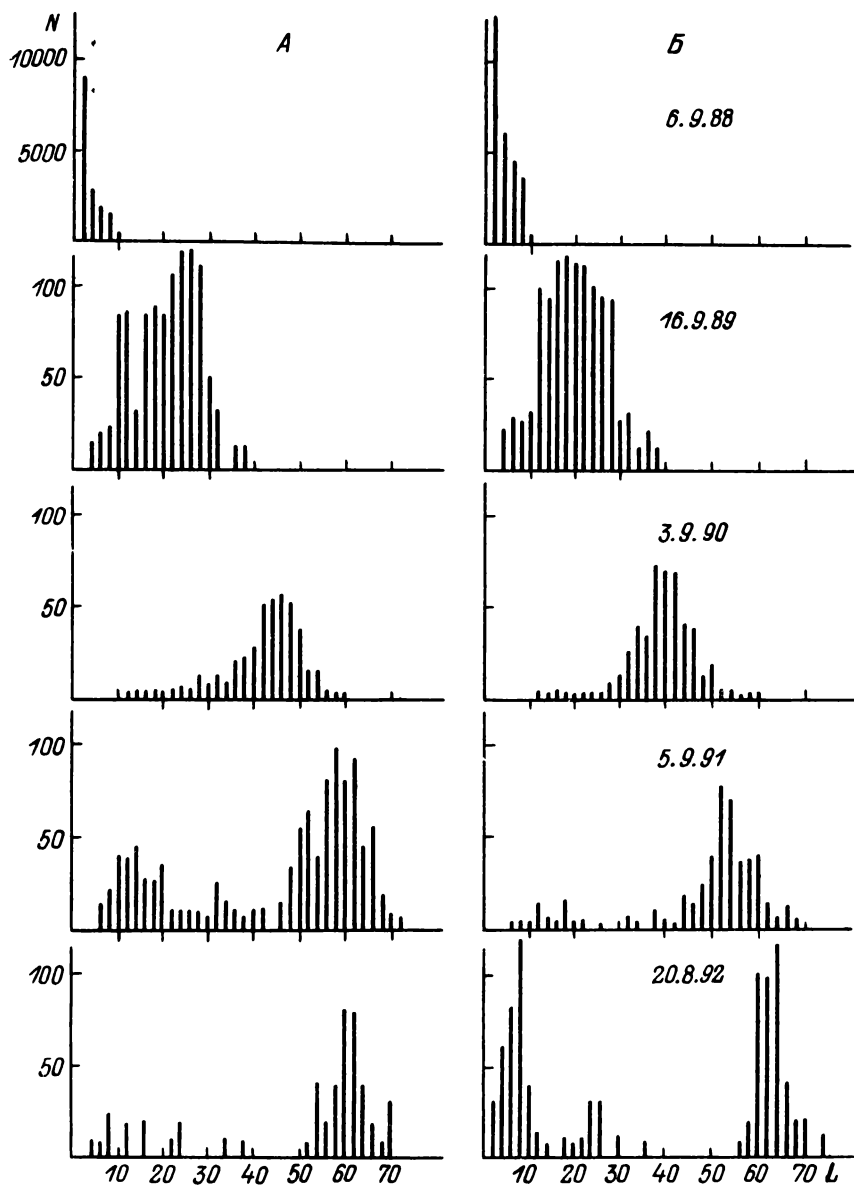


Рис. 2. Динамика размерно-частотных характеристик поселения мидий на участке 8 (губа Никольская, постановка 1988 г.):
 А — верхняя и Б — нижняя часть субстратов. По оси абсцисс — длина раковины мидий (мм), по оси ординат — плотность особей (экз/м погонный)

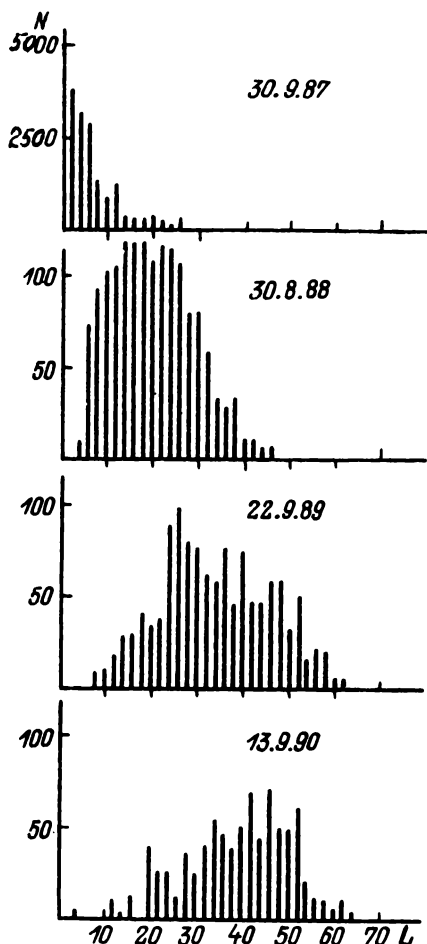


Рис. 3. Динамика размерно-частотных характеристик поселения мидий на участке 2 (о. Соностров, постановка 1987 г.)
Обозначения как на рис. 2

как стартовые характеристики растущей группы особей (начальные размер и возраст) и их пространственное положение в пределах участков.

В результате анализа пространственных различий в темпах роста мидий в 1990—1991 гг. было показано, что на всех участках величины сезонного прироста одновозрастных особей достоверно с вероятностью не ниже 100% связаны с их начальными возрастом и размером. Эффект особенностей вертикального положения моллюсков в пределах участка оказался слабым (сила влияния фактора не более 10%), но постоянным (вероятность не ниже 70%) и проявился только на участках хозяйств, расположенных в

пр. Оборина салма, г. Никольской, Соностровском архипелаге. Связь величин сезонного прироста моллюсков с их горизонтальным положением в пределах участка в большинстве случаев также оказалась достоверной ($P > 80\%$), но характер связи в разных случаях мог быть разнонаправленным, а сам эффект для отдельных участков оказался низким (сила влияния фактора не выше 3%) или непостоянным во времени. Возможно, что последний результат в значительной степени свидетельствует о больших ошибках учета сравниваемых выборочных показателей.

Удалось установить также, что в разновозрастных поселениях возраст мидий соседних генераций (вследствие значительной трансгрессии их размеров) практически не определяет различия величин годового прироста. Таким образом, при доминировании на субстратах особей первых двух генераций (см. рис. 3) они могут рассматриваться как имеющие общие средний размер и плотность, т. е. как когорта. Отсюда, чтобы формализовать закономерности динамики поселений мидий на участках для практических целей, достаточно выявить элементы неслучайности в варьировании величин среднего размера и численности доминирующей группы, не анализируя ее возрастной состав. Из апробированных предикторов в модели роста были учтены только начальный размер (L_n), как наиболее легко тестируемый параметр, и вертикальное положение мидий на субстрате (H).

Динамика структурных параметров таких групп в изученных поселениях отображена в табл. 2. При градиентных построениях по ее данным было определено, что в качестве третьего фактора, отвечающего за разнообразие средних величин годового прироста мидий между участками, может быть выбрана только начальная плотность особей (N_n). Соответствующая регрессионная модель, построенная по данным табл. 2 с учетом линейности связи выбранных аргументов с величиной годового прироста мидий (ΔL), представлена в табл. 3.

Динамика численности. При анализе материалов табл. 2 становится очевидным, что плотности поселений участков одного года установки могут иметь существенные различия, которые со временем сглаживаются. В такой ситуации в качестве характеристики снижения численности удобно использовать относительный показатель — коэффициент естественной смертности (μ), ограничивая период постоянной скорости смертности годом. В силу больших ошибок выборочных характеристик плотности в данном случае мы не сочли корректным проведение анализа неоднородности пространственного распределения плотности особей в пределах участков и отмеченные колебания ее величин рассматривали как случайные. Простые расчеты показывают, что величина μ , характеризующая темп снижения численности доминирующей группы в течение года, в среднем для изученных поселений имеет прямую связь с начальной плотностью (N_n) и обратную с величиной начального размера (L_n), составляющих

Таблица 3

Параметры зависимостей, связывающих величины среднегодовых приростов (1) и μ (2) с начальными размерами (L_H) и плотностью (N_H) растущих мидий и положением их на субстрате (H)

Уравнение	Показатели					
	Св. член	L_H	N_H	H	R^2	F
1	18.27(8)	-0.17(25)	-0.000019(37)	-0.647(80)	0.19	5.6
2	0.694(26)	-0.0106(54)	0.000087(11)	—	0.89	117.3

Примечание. В скобках за показателями даны их ошибки, $\%$. F — отношение величин объясненной и необъясненной регрессией дисперсий вариант, R^2 — коэффициент детерминации.

ее особей. Вторая функция имеет выраженный экспоненциальный вид, но коэффициент парной корреляции в данном случае больше 0.7 и в целом зависимость можно достаточно адекватно передать уравнением множественной линейной регрессии (табл. 3).

Модель. Суть предлагаемого подхода состоит в реконструкции величин годового прироста и смертности доминирующей группы особей по наблюдаемым легко тестируемым в полевых условиях параметрам — их модальному размеру и плотности, определенным как характеристика среднего для данного участка субстрата. Наиболее адекватным изученной ситуации решением представляется моделирование в пошаговом (через год) режиме с использованием рекуррентных уравнений (см. табл. 3):

$$\Delta L = 18.3 - 0.17L_H - 0.00002N_H - 0.65H \text{ и} \quad (2)$$

$$\mu = 0.69 - 0.011L_H + 0.00009N_H, \quad (3)$$

где L_H — средняя длина раковины мидий, мм; N_H — их плотность, экз/м погонный субстрата; H — глубина отбора образцов (оценку прироста особей рекомендуется проводить отдельно для верхней и нижней половины субстратов). Плотность особей на субстрате через год (N) определяется по равенству: $\ln(N) = \ln(N_H) - \mu$.

Подученные таким образом в режиме интерполяции теоретические величины L и N (см. табл. 2, Б) в целом могут быть оценены как вполне состоятельные (особенно с 3-го сезона роста), хотя в некоторых случаях они заметно отклоняются от наблюдаемых показателей (см. табл. 2, А). Средние отклонения модельных приростов от реальных в каждый сезон роста не превышают 4 мм. Наибольшие ошибки прогноза (до 50%) характерны для 2-го сезона выращивания мидий и для хозяйства в губе Кузокоцкой. Средние отклонения модельных величин плотности на 2—5 сезоны роста составляют соответственно: 800 (40%), 380 (30%), 180 (30%) и 40 (20%) экз/м пог. субстрата. Наибольшие смещения (до 50% и выше) также характерны в основном для 2-го сезона роста и участков в губе Кузокоцкой. Двухкратное превышение

прогноза относительно наблюдаемой плотности мидий на субстратах участка 8 на 5 сезон роста (см. табл. 2), по-видимому, можно связать с большой ошибкой выборки в предыдущее наблюдение. Наименее адекватные оценки структурных характеристик получены для участков губы Кузокоцкая. Здесь поселения мидий отличаются выровненностью параметров по глубине и на разных участках, низкими значениями средних размеров особей и высокими показателями их плотности при низкой смертности (см. табл. 2). Очевидно, что краткосрочность проведенных в губе Кузокоцкой наблюдений не позволила достаточно полно учесть в уравнениях (2) и (3) особенности динамики развития этих поселений, поэтому в настоящей работе в дальнейшем мы не будем рассматривать прогноз по хозяйству губы Кузокоцкой.

Для расчета ресурсов мидий необходимо использовать еще одно уравнение — аллометрическую связь массы особей с длиной раковины. Для беломорских культивируемых мидий она имеет следующий вид:

$$W = 0.0001 L^{2.96} \quad (\text{Кулаковский, Сухотин, 1986}), \quad (4)$$

где L — длина раковины моллюсков, мм; а W — их живая (с мантийной жидкостью) масса, г. Ресурсы мидий на участках могут быть легко рассчитаны по данным, характеризующим число сохранившихся субстратов и их заселенность (см. табл. 1) и параметры поселений (см. табл. 2, A). К завершению цикла выращивания (4-й сезон роста) участки заметно различаются по величине урожая (табл. 4, Z). Судя по удельным (на одну линию) величинам урожая, эти различия возникают не только как следствие разницы в количестве экспонированных субстратов (см. табл. 1), но отражают также заметное расхождение участков хозяйств по заселенности субстратов мидиями и параметрами их поселений. Наиболее высокие средние показатели имеют поселения мидий на участках, установленных в 1988 г. в г. Никольской и в Обориной салме. Основная причина этого — заметно более высокий темп роста моллюсков (см. табл. 2).

Уязвимость прогнозных (на год вперед) оценок урожая на изученных участках в первую очередь связана с механическими нарушениями порядков линий, их провисом (изменение температурных условий роста) и обрывом в период длительного ледостава. Наибольшие потери, по-видимому, происходят при вскрытии ледяного покрова. Например, в г. Кузокоцкой уже после 2-й зимы из 108 занятых мидиями линий участков 12—23 (рис. 1, IV) сохранилось не более 50. Меньше всего были потревожены участки, расположенные в узкости между островами. К сожалению, субстраты двух из них (рис. 1; IV , A) практически полностью обросли водорослями, асцидиями и гидроидными полипами. Чувствительные потери при зимовках понесли также другие хозяйства (см. табл. 1). В такой ситуации представляется логичной ориентация

Функциональные параметры и элементы энергетического баланса поселений *M. edulis* за 4 сезон (июнь—август) роста

Номер участка п/п	Z , т	Z/n , т	V , $\times 10^6$, м ³	F , $\times 10^6$, ккал	P , $\times 10^6$, ккал	R , $\times 10^6$, ккал	A , $\times 10^6$, ккал	C , $\times 10^6$, ккал	G , $\times 10^{11}$ шт.
1	52	—	24.3	33	15	33	48	81	10
2	98	4.7	18.2	25	29	25	54	79	8
3	83	8.3	14.8	20	18	21	39	59	9
4	105	7.0	10.4	26	17	23	40	66	14
5	200	9.1	9.1	49	26	59	85	134	33
6	48	4.8	4.8	15	6	16	22	37	7
7	69	7.6	7.6	15	8	20	28	43	13
8	170	13.1	13.1	32	20	46	66	98	34
9	79	5.6	11.7	25	9	26	35	60	9
10	146	10.4	24.7	52	19	52	71	123	17
11	169	12.1	18.7	41	21	53	74	115	33

Примечание. Обозначение участков как на рис. 1 и в табл. 1. Z — ресурсы мидий на участках к концу сезона; n — число линий на плантации; V — объем отфильтрованной воды; F — уровень экскреции, P — интегральная продукция; R — количество потребленного кислорода; A — величина потока энергии; C — рацион; G — плодовитость, шт. ооцитов.

прогнозных оценок на условную линию, все субстраты которой целиком заняты друзами мидий при отмеченных на дату осуществления прогноза средних показателей их плотности и размера.

Рассмотрим сходимость динамических изменений ресурсов мидий на участках с их модельными оценками. Такое сравнение удобно провести по наиболее представленным (по количеству и полноте выполненных рядов наблюдений) участкам установки 1987 и 1988 гг. (табл. 5). Видно, что теоретические и наблюдаемые величины ресурсов хорошо совпадают — в 6 из 8 случаев смещения составляют не более 25%. На отдельных участках (расчет по данным табл. 2) двухкратное превышение реальной величины ресурсов их модельной характеристикой обнаружено только на участке 8 на 5-й сезон роста мидий. Как уже было отмечено, это вероятный результат большой ошибки учета их плотности.

По среднему размеру и плотности особей на субстратах — как интегральным итоговым показателям условий их роста и физиологической активности за анализируемый отрезок времени — были определены уровни рациона, экскреции, потока энергии, интегральной продукции, фильтрации, обмена, репродуктивной активности. Для этого использовали следующие рабочие формулы:

$$V = 1.656 W^{0.49} \quad (\text{Bayne, al., 1978}), \quad (5)$$

где V — скорость фильтрации (л/ч) при температуре 10°C, W — средняя сухая масса тела особи за анализируемый отрезок

Таблица 3

Динамика структурных и функциональных параметров поселений *M. edulis* на участках установки 1987 г. (I) и 1988 г. (II)

Показатель		Параметры поселений к концу 2—5 сезонов роста							
		I				II			
		2	3	4	5	2	3	4	5
<i>Z</i>	A	1.9	3.6	8.0	14.6	2.8	7.8	16.1	17.6
	Б	1.9	6.3	7.2	12.3	1.5	7.4	12.3	21.8
<i>V</i>	A	0.9	1.9	1.7	2.1	1.0	1.9	2.1	2.6
	Б	0.9	2.3	1.7	2.0	0.8	2.0	2.2	2.9
<i>P</i>	A	0.6	1.5	1.7	2.2	1.1	2.0	2.4	2.1
	Б	0.5	2.1	1.4	1.9	0.6	1.6	1.8	2.4
<i>R</i>	A	0.4	1.7	2.7	4.4	0.4	2.6	4.8	8.3
	Б	0.4	2.2	2.6	4.2	0.3	2.6	4.1	7.1
<i>F</i>	A	1.1	2.0	2.2	2.7	1.2	2.4	3.2	3.4
	Б	1.1	2.4	2.1	2.5	0.9	2.5	2.7	3.8
<i>C</i>	A	2.1	5.2	6.6	9.3	2.7	7.0	10.4	13.9
	Б	2.1	6.7	6.1	8.6	1.8	6.7	8.6	13.3
<i>C/V</i>	A	2.1	2.8	3.9	4.5	2.7	3.7	5.0	5.3
<i>K₂</i>	A	0.58	0.46	0.38	0.33	0.72	0.44	0.33	0.20
<i>U</i>	A	0.45	0.61	0.67	0.71	0.56	0.66	0.69	0.76

Примечание. *U* — коэффициент усвоения; $K_2 = P/(P + R)$ — коэффициент эффективности использования ассимилированной пищи на рост. Остальные обозначения как в табл. 2—4.

времени. При использовании зависимости в таком виде было принято, что тело мидий на 84% состоит из воды и составляет 26% живой массы (Сухотин, Кулаковский, 1992), а их фильтрационная деятельность занимает в среднем 80% времени суток (Алимов, 1981);

$$F = 0.08L^{1.44} \text{ (наши данные),} \quad (6)$$

где *F* — количество экскретов, мг сух. массы/ч. Энергетический эквивалент 1 г сух. экскрементов — 1300 кал (Сухотин, 1992);

$$R = 0.094 W^{0.733} \text{ (Сухотин, 1992),} \quad (7)$$

где *R* — скорость потребления кислорода (мг O₂/л) особи, живая масса которой равна *W* (г). В итоговых показателях было учтено, что энергетический эквивалент 1 мг O₂ равен 3.4 кал (Винберг, 1976);

$$G = 1380(L - 20)^{1.8}. \text{ (наши данные),} \quad (8)$$

где *G* — индивидуальная плодовитость самок (шт. ооцитов/сезон размножения), 20 — минимальный размер (мм) половозрелых *M. edulis* в сублиторали (Максимович, 1985).

При составлении энергетического баланса ($C = P + R + F$) поселений принимали, что энергосодержание мидий с раковиной и мантийной жидкостью составляет 0.21 ккал/г (Сухотин, 1992). Для получения средневзвешенных за лето оценок численности и массы мидий на субстратах их весеннюю плотность рассчитывали по данным табл. 2, исходя из представлений о постоянстве коэффициента естественной смертности в течение года по формуле: $\ln N_2 = \ln N_1 - 0.75\mu$, где N_2 — искомая, N_1 — наблюдаемая за год до данной осенней съемки плотность мидий, а величина μ определяется по формуле (3) также по параметрам поселений за год до второго момента наблюдений.

Для практических целей вполне реально предположение о том, что рост мидий в Белом море происходит только в течение 3 летних месяцев (Чемоданов, Максимович, 1983), т. е. что весенние размеры особей доминирующей группы не отличаются от прошлогодних осенних показателей. Следует отметить также, что в соответствии с характером изученных данных при оценке продукции поселений, возраст особей которых превышает 3 года, без существенных искажений результатов может быть принято, что плотность мидий на плантациях за лето практически не снижается. Тогда при расчете продукции в формуле (1) и при использовании формул (5—8) вместо средней плотности можно использовать ее величину, наблюдаемую к концу анализируемого периода.

Летний сезон наиболее интересен для анализа энергетического баланса поселений, так как он ограничивает период наибольшей активности мидий. По итогам разовых осенних наблюдений (см. табл. 2) нами были рассчитаны его элементы для изученных поселений в заключительной фазе выращивания (см. табл. 4) и в динамике со 2-го по 5-й сезоны в среднем для участков, установленных в 1987 и 1988 гг. (см. табл. 5). Полученные оценки, проведенные по модельным и наблюдаемым структурным параметрам поселений мидий в процессе их роста, в большинстве случаев оказались весьма близкими, что связано с незначительностью ошибок прогноза последних.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты многолетнего мониторинга хозяйств марикультуры *M. edulis* в прибрежных акваториях Белого моря однозначно свидетельствуют о том, что практикуемая с 1986 г. плотность установки субстратов, определяющая трофические условия развития поселений моллюсков, не лимитирует процессы их роста. В этом плане несравненно более существенными оказываются условия формирования спата, которые обуславливают стартовые (ко второму сезону роста) средние размеры и плотность особей и тем самым могут определять темп их роста впоследствии, как это было показано на примере *Macoma incongrua* (Максимович, Лысенко, 1986).

В большинстве изученных поселений основная масса моллюсков оптимальных для получения пищевых продуктов параметров достигает к концу 4—5-го сезонов (3—4 полных года) выращивания. Далее следует ожидать численное преобладание на субстратах молодых и более мелких мидий, снижение биомассы особей промыслового размера и, как следствие, слабый прирост ресурсов мидий на участке в целом. В динамике поселения мидий опытно-промышленного хозяйства (мыс Картеш, 1983—1988 гг.) при значительно большей установочной плотности субстратов эти явления происходили также на 5-й год (Сухотин, Кулаковский, 1992). Из рассмотренных нами ситуаций выделяются участки, установленные в 1988 г. (г. Никольская и пр. Оборина салма), на которых товарные параметры поселений мидий были достигнуты уже к концу 3-го года культивирования (см. табл. 2).

Показательно, что на завершающем этапе выращивания средняя плотность мидий наиболее часто колеблется в пределах 400—500 экз/м пог. Эта, очевидно, оптимальная для данных субстратов плотность взрослых мидий достигается при широких пределах варьирования численности спата — в среднем от 2 до 22 тыс экз/м пог., но наибольшие темпы роста моллюсков (табл. 2, участки 7, 8 и 11) скорее связаны с низкой и умеренной интенсивностью оседания личинок. Есть все основания полагать, что чрезмерная плотность спата может приводить к снижению результативности мероприятий подвешного выращивания мидий, однако в большинстве изученных случаев условия жесткой конкуренции мидий за пространство и пищу способствовали резкому снижению их плотности уже на 2-й год при размерах особей 10—25 мм (см. табл. 2). Примечательно, что также в условиях подвешной марикультуры стабилизация плотности поселений мидий к середине цикла выращивания в пределах 400—500 экз/м пог. субстрата была отмечена в водах пролива Скагеррак (Rosenberg, Loo, 1983), а факт резкой элиминации спата мидий при размере особей 10—20 мм описан для хозяйства в акватории фиорда Фленсбургер (Meixner, 1971). Иная ситуация наблюдается на участках хозяйства г. Кузокоцкой, где на 3-й сезон выращивания средняя плотность особей основной генерации составила 3000 экз/м пог. Близкие средние параметры поселения мидий на этом же сроке были отмечены на участке 1986 г. (см. табл. 2), но в данном случае это очевидный результат массового оседания молоди на 2-й год. В губе Кузокоцкой мидии, образуя многослойные друзы, своеобразными каплями (в 2—3 кг) стали стекать в нижнюю часть субстратов, теряя с ними непосредственную связь и создавая структуры, способные обрываться при самом незначительном механическом воздействии. Таким образом, способности мидий удерживаться на субстратах в подвешных условиях жестко ограничены свойствами их биссусных нитей, размерно-весовыми параметрами спата и условиями динамики вод.

Проведенные модельные построения (см. табл. 4, 5) во многом

могут быть охарактеризованы как общий результат для марихозяйств, расположенных в акваториях Соностровского и Керетского архипелагов и пролива Оборина салма. Хотя на некоторых их участках отклонения индивидуальных прогнозных оценок от реальных показателей достигали 50%, есть все основания полагать, что формулы (2) и (3) хорошо отражают динамику развития поселений мидий в типичных хозяйствах марикультуры, и средние как структурные, так и функциональные параметры таких поселений могут быть с достаточной для практических целей надежностью оценены превентивно (за год) по легко тестируемым в полевых условиях модальному размеру и плотности особей на субстратах. Успех прогноза в наибольшей степени зависит от репрезентативности полученных выборок. Несостоятельность прогнозных оценок по этим формулам динамики поселений мидий в губе Кузокоцкой связана, по-видимому, с кратковременностью периода наблюдений, чрезмерным обилием спата и особенностями установки участков в пределах данного хозяйства марикультуры — сроки экспозиции субстратов были растянуты в течение всего лета 1990 г.

Как было показано, уравнения (2—8) позволяют без проведения специальных экспериментальных работ произвести ориентировочную оценку элементов энергетического баланса искусственных поселений мидий и суммарных эффектов их физиологической активности. Несмотря на известную приблизительность, такие оценки могут иметь особый интерес как подход к изучению динамических процессов в самих поселениях и к количественной характеристике роли хозяйств в изменении условий функционирования естественных экосистем. Для некоторых рассуждений в этом направлении могут быть использованы и проведенные построения.

Из данных табл. 4 следует, что при относительно малых площадях хозяйств эффекты фильтрационной (V , C), биоседиментационной (F) и репродуктивной (G) активности поселений мидий достаточно впечатлительны. Только за лето 4-го сезона выращивания на бенталь под участками 1—11 и в их непосредственной близости дополнительно за счет биоседиментационной деятельности культивируемых мидий осаждается от 60 до 240 т сырой массы их экскретов. На деструкцию содержащихся в них органических веществ потребуется соответственно от 4 до 12 т кислорода. Образование такого большого количества осадков на бентали губы Никольской в 1991 г. способствовало изменениям качественного и количественного состава бентосных форм и развитию заморных явлений под участками, установленными в 1988 г. (Чивилев, Миничев, 1992). Примерно такое же количество кислорода за летний период расходуют поселения мидий в процессе дыхания. Общая плодовитость мидий на участках 1—11 в конце цикла выращивания (см. табл. 4) соизмерима с суммарной плодовитостью мидий всех естественных поселений губы Чупа — 10^{14} шт

ооцитов (Шилин, 1991), что также может определить характер сукцессионных перестроек прибрежных биоценозов.

Следует отметить, что основные элементы энергетического баланса культивируемых беломорских мидий достаточно подробно с привлечением экспериментальных материалов рассмотрены в работах Сухотина (1992) и Сухотина и Кулаковского (1992). Наши расчеты, естественно, имеют более отвлеченный характер, но, судя по динамике величин коэффициента эффективности использования ассимилированной за лето пищи на рост (см. табл. 5), вполне соответствуют данным Сухотина, если привести траты мидий на обмен к годичным объемам. Однако представляется важным, что уровень экскреции (F) и составляющие потока энергии ($A = P + R$) нами рассчитаны независимо. Из материалов табл. 4 и 5 легко можно увидеть, что в изученных поселениях коэффициент усвоения пищи ($U = A/C$) за 4 сезон выращивания в среднем составляет 0.63, а на ранних этапах их формирования колеблется в пределах 0.5. Вместе с тем известно (Цихон-Луканина, 1982), что у мидий коэффициент усвоения пищи колеблется в пределах 0.6—0.8, а в условиях марикультуры обычно не ниже 0.7—0.8 (Winter, 1977; Cabanas, al., 1979). Отмеченное нами снижение его величины имеет постоянный характер, и, если не списывать это только за счет весьма вероятной расчетной ошибки при оценке составляющих баланса, можно предположить, что часть (до 20—30%) выделяемых мидиями летом экскретов представляют собой псевдофекалии, и в наибольшей степени это характерно для молодых особей. Факт образования у мидий разных видов псевдофекалий при избытке пищевых частиц в воде широко известен (Widdows, al., 1979; Cabanas, al., 1979), отсюда расчет эффектов биоседиментационной работы поселений мидий только по величинам A и U может приводить к заниженным оценкам.

Проведенные на сегодняшний день в Белом море предварительные изыскания (Маслов и др., 1990) свидетельствуют, что суммарное содержание фитопланктона в поверхностных водах в местах размещения хозяйств летом составляет около 60 мг сух/массы на 1 м³. Примем, что калорийность сухой массы фитопланктона равна 3270 кал/г (Cummins, al., 1971). Тогда, судя по ожидаемой энергоемкости доступной мидиям в 1 м³ отфильтрованной воды пищи — 2—5 ккал (см. табл. 4, 5), их энергетические потребности на последних этапах выращивания не более чем на 10% могут быть обеспечены за счет фитопланктона, т. е. основу рациона должен составлять органический детрит. Это обстоятельство, по-видимому, также может рассматриваться как причина отмеченных выше низких показателей усвоения пищи у культивируемых мидий, так как величина коэффициента усвоения пищи зависит от ее качества (Цихон-Луканина, 1982). Его увеличение по мере старения поселений (см. табл. 5) отражает, по-видимому, изменение эффективности работы фильтрационного аппарата мидий.

В отношении проблемы оценки кормности акватории и возможных масштабов выращивания в ней мидий предложим следующий ход рассуждений. Для примера рассмотрим наиболее хорошо изученную губу Никольскую. Специальные исследования (Усовершенствование..., 1990) позволили установить, что на участке 8 летом 1990 г. (3 сезон выращивания) фильтрация у мидий происходит с эффективностью 50%. Далее по формулам (3—5) и данным табл. 1 и 2 получаем, что средний за сезон размер мидий составляет 30 мм при плотности особей в 630 экз/м пог., среднесуточный объем отфильтровываемый ими воды равен 160 тыс м³. Общая площадь участка примерно 3.5 га, и его объемные параметры соответствуют 105 тыс м³. Отсюда для достижения полученного эффекта осветления (50%) за сутки объем воды, занимаемый данным участком, должен смениться не менее 3 раз. При стороне участка около 200 м масштабы необходимых для этого суточных только горизонтальных переносов не превышают 1 км и соответствуют сравнительно низкой скорости течений — 0.7 см/с. Поскольку расчеты проведены нами по состоявшимся смещениям структурных параметров поселения мидий, очевидно, что в губе Никольской суммарные эффекты динамики поверхностных вод вполне соответствуют такой скорости течения. Предложенный подход может послужить основой для расчета по скорости водообмена акваторий как места и плотности установки хозяйств марикультуры, так и их общих размеров.

Приведенные в данном разделе оценки ни в коей мере не претендуют на законченность. Формулы, использованные для их расчета, могут быть дополнены и, несомненно, требуют уточнения или конкретной привязки к особенностям физиологии беломорских мидий и к реальным условиям их культивирования в локальных акваториях. К наиболее слабо разработанным темам относится питание беломорских мидий и показанные особенности спектра их питания; величины рациона и эффективности фильтрации требуют специального изучения. Достижение более состоятельного прогноза изменений структурных и функциональных параметров поселений беломорских мидий в условиях марикультуры является целью ближайших исследований авторов.

Безусловно, основная проблема оптимизации марикультуры мидий в Белом море состоит в соблюдении требований биотехнологии культивирования и ее дальнейшем совершенствовании (Скарлато, Кулаковский, 1990). Согласно научным разработкам сотрудников Зоологического института РАН и Санкт-Петербургского университета и анализа итогов опыта промышленного выращивания мидий реальные на сегодняшний день пути совершенствования биотехнологии могут быть сведены к сбору и изолированному выращиванию спата первых генераций, разрядке поселений в процессе роста особей и к переходу на 2—3-летний цикл выращивания мидий, предназначенных не для пищевых целей. Сокращение цикла выращивания возможно также при доращи-

вании в подвесных условиях особей, собранных из естественных поселений. Специальные исследования показали, что независимо от обстоятельств жизни мидий в тех или иных естественных условиях, темп их роста при перенесении на подвесные субстраты определяется в основном начальными размерами (Сухотин, Максимович, 1993).

В заключение особо отметим, что промышленная марикультура мидий, ее экономическая эффективность, экологическая безопасность и перспективность на будущее немыслимы без опережающего развития широкого фронта океанологических исследований, включающих рассмотрение различных аспектов биологии *M. edulis* как объекта культивирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков.— Л., 1981. 247 с.
- Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол., 1976. Т. 37. № 1. С. 56—70.
- Житний Б. Г., Кулаковский Э. Е., Несветов В. К. Проблемы промышленной марикультуры мидий на Белом море // Рыбное хозяйство, 1984. № 8. С. 37—39.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря.— Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море.— Л., 1987. С. 64—76.
- Кулаковский Э. Е., Житний Б. Г., Несветов В. А. Проблема марикультуры мидий на Белом море.— Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.— Кандалакша, 1987. С. 347—378.
- Кулаковский Э. Е., Крейман К. Д. Теоретическое и практическое обоснование марикультуры на Белом море // Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов.— Л., 1984. С. 112—113.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология, 1986. № 2. С. 35—43.
- Максимович Н. В. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа.— Исследование мидии Белого моря.— Л., 1985. С. 22—35.
- Максимович Н. В., Лысенко В. Н. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma inconspua* в зарослях zostеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря, 1986. № 1. С. 25—30.
- Маслов Ю. И., Аканьева Т. И., Евдокимова И. Е., Андреева В. П. Оценка массы фитопланктона и взвеси по содержанию хлорофила и белка в поверхностном горизонте Белого моря // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей сев. Европы.— Мурманск, 1990. С. 70—71.
- Методы определения продукции водных животных (ред. Г. Г. Винберг).— Минск, 1968. 246 с.
- Скарлато О. А., Кулаковский Э. Е. Быть или не быть промышленной марикультуре на Белом море? // Проблемы изучения, рац. использования и охраны прир. ресурсов Белого моря.— Архангельск, 1990. С. 58—61.
- (Сухотин А. А.) Sukhotin A. A. Respiration and energetics in mussel (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P. 41—57.
- (Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е.) Sukhotin A. A., Kulakowski E. E. Growth and population dynamics in the mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture, 1992. Vol. 101. P. 59—73.

- Sukhotin A. A., Maximovich N. V. Variability of growth rate in *Mytilus edulis* L. from the Chupa Inlet (the White Sea) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1993. In press.
- Шилин М. Б. Сезонная динамика, распределение и продукционные характеристики меропланктона губы Чупа (Белое море): Автореф. канд. дисс., 1991. 21 с.
- Цихон-Лукашина Е. А. Усвоение пищи водными моллюсками // Океанология, 1982. Т. 22. С. 853—858.
- Усовершенствование марикультуры мидий Белого моря: Отчет, 1990. 253 с. (Фонды лаборатории зоологии беспозвоночных БиНИИ СПбУ).
- Чивилев С. М., Миничев С. Ю. Влияние навесного мидиевого хозяйства на бентосное сообщество // Проблемы изучения, рац. использования и охраны прир. ресурсов Белого моря.— Петрозаводск, 1992. С. 49—51.
- Чемоданов А. В., Максимович Н. В. Внутренняя структура раковины *Mytilus edulis* L. в губе Чупа как отражение сезонной периодичности их роста // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения.— Л., 1983. С. 178—180.
- Bayne B. L., Widdows J., Newell R. I. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field.— Biology of Benthic Organisms.— Oxford: Pergamon Press, 1978. P. 57—68.
- Cabanas J. M., Gonzalez J. J., Marino J., Perez A., Roman G. Estudio del mejillon y de su epifauna en los cultivos flotantes de la ria de Arosa. III. Observaciones previas sobre la retencion de particulas y la biodeposicion de una batea // Bol. Inst. esp. oceanogr., 1979. Vol. 5. N 1. P. 43—50.
- Cummins K. W., Wuycheck J. C. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics // Int. Vereinigung for Theor. und Angewandte Limnology, 1971. N 18. 138 s.
- Rosenberg R., Loo Lars-ove. Energy-flow in a *Mytilus edulis* culture in western Sweden // Aquaculture, 1983. Vol. 35. P. 151—161.
- Meixner R. Wachstum und Ertrag von *Mytilus edulis* bei Flosskultur in der Flensburger Forde // Arch. Fischereiwissensch., 1971. Bd. 22. N 1. S. 41—50.
- Winter J. E. Suspension-feeding in lamellibranchiate bivalve, with particular reference to aquaculture // Medio Ambiente, 1977. N 3. P. 48—69.
- Widdows J., Fieth P., Worrall C. M. Relationships between seston available food and feeding in the common mussel *Mytilus edulis* // Mar. Biol., 1979. Vol. 50. P. 195—207.

Summary

N. V. Maximovich, Yu. S. Minichev, E. E. Kulakowski,
A. A. Sukhotin, A. V. Chemodanov

THE DYNAMICS OF STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF CULTURED MUSSELS SETTLEMENTS IN THE WHITE SEA

Spatial and temporal heterogeneity and dynamics of structural parameters of *Mytilus edulis* cultured settlements from Kandalaksha Bay of the White Sea have been studied. The quantitative regularities of development of these settlements are defined. It is shown that the values of annual length increment of mussels and their elimination are in close connection with mussels initial length and population density. A model suitable for prognostication of annual changes in mean length and density of mussels on artificial substrata have been constructed on the basis of regressional equations. The possibilities of the model in prediction structural and functional parameters in cultured settlements are discussed.

УДК 577.486:639.42

В. В. Халаман, Э. Е. Кулаковский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА МАКРООБРАСТАНИЯ НА ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТАХ В УСЛОВИЯХ МИДИЕВОЙ МАРИКУЛЬТУРЫ НА БЕЛОМ МОРЕ

Излагаются результаты многолетних исследований по формированию биоценоза макрообрастателей на искусственных субстратах, экспонируемых для промышленного культивирования мидий в Белом море. Выделены стадии развития данного обрастания. Характер формирования макрообрастания в целом и развитие поселений отдельных его представителей тесно связаны с гидрологическим режимом акватории, занятой мидиевым хозяйством.

Среди многих вопросов, требующих своего решения при создании научно обоснованной концепции марикультуры, вопрос о характере и закономерностях формирования сообщества обрастания на искусственных субстратах занимает далеко не последнее место. Он заключается в необходимости проследить развитие и смену во времени форм, заселяющих субстрат, выявить характер их взаимоотношений как с культивируемым видом, так и между собой, а также оценить изменения сообщества в зависимости от изменений условий среды.

Сообщество обрастания может служить индикатором состояния окружающей среды, ее негативных изменений для объекта культивирования, однако для адекватного использования этого индикатора необходимо выявить основные закономерности развития мидиевого сообщества обрастания в условиях промышленной марикультуры. Именно этой задаче и посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал отбирали с искусственных субстратов опытно-промышленного хозяйства, установленного в июле 1983 г. в губе Чупа Кандалакшского залива. Подробная информация по характеристике самого хозяйства, а также гидрологических параметров

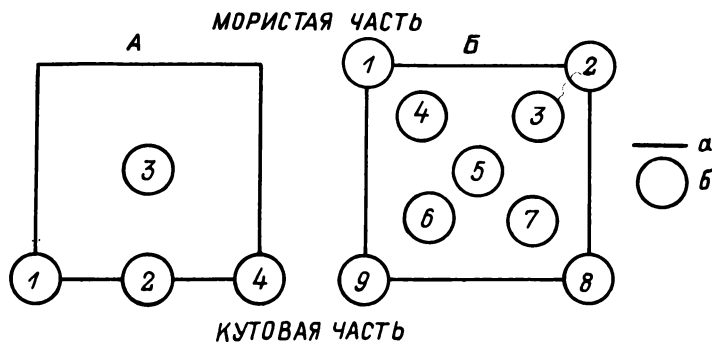


Схема расположения мест сбора проб на опытно-промышленном хозяйстве по выращиванию мидий:
 А — в 1984 г., Б — в 1985—1987 гг., а — место расположения и номер станции, б — граница опытно-промышленного хозяйства

среды имеется в соответствующих работах (Житний и др., 1984; Бабков и др., 1985). Здесь отметим, что площадь хозяйства составляла 1 га, на котором было размещено 16 тысяч искусственных субстратов. Каждый субстрат представлял собой отрезок капроновой дели длиной 2.5—3 м и шириной около 20 см. В 1985 г. для того, чтобы улучшить водообмен в данном месте, который снизился к этому году по сравнению с 1979 г., треть хозяйства была переведена в соседнюю бухту.

Наблюдения за развитием мидиевого сообщества осуществляли в 1984—1987 гг. Сборы материала проводили осенью.

В 1984 г. пробы были собраны на 4 станциях в акватории хозяйства (рисунок). На каждой станции извлекалось по одному субстрату. Субстраты аккуратно разрезали на фрагменты по 10 см, которые рассматривались как отдельные пробы. Всего было получено 99 проб (по 25 проб на станциях №№ 2—4 и 24 — на станции № 1 в зависимости от длины субстрата). Пробы помещали в отдельные емкости и хранили в изотермической комнате, где поддерживалась температура, соответствующая температуре воды в природе.

В 1985 г. и в последующие годы сбор материала осуществляли по видоизмененной схеме (см. рис.). На каждой станции отбиралось по одному субстрату. У каждого из них на уровнях, соответствующих глубинам 0.5, 1.5 и 2.5 м, вырезали по участку длиной 10 см. В итоге получали по 3 пробы на станцию и, следовательно, 27 проб на все хозяйство. Все пробы обрабатывали стандартным образом. После отбора крупных подвижных форм пробы промывали морской водой через систему почвенных сит. Диаметр пор самого частого из них составлял 0.5 мм. Сита тщательно просматривали. Все обнаруженные организмы, в том числе и эпибионты створок мидий, помещались в чашки Петри. Устанавливали видовую принадлежность разобранных по группам животных. Всех отобранных животных измеряли индивидуально с помощью оку-

лярмикрометра и после стандартной обсушки на фильтровальной бумаге взвешивали на торсионных весах ВТ-500 (с точностью до 1 мкг) или на аналитических весах ВЛКТ-500 (с точностью до 10 мкг) в зависимости от размеров объекта. Седентарных полихет взвешивали без домиков. Расчет плотности поселения и биомассы животных представлены на 1 пог. м субстрата.

Для обработки полученных данных были использованы методы линейной статистики. Вычисления выполняли на ЭВМ БЭСМ-6 по оригинальным программам и программам, любезно предоставленным А. Л. Лобановым, а также на микрокалькуляторе «Электроника» БЗ-34.

В настоящей работе мы не учитывали в расчетах доминирующий в изучаемом обрастании вид — *Mytilus edulis* L. Особенностям развития поселения мидий на искусственных субстратах в связи с марикультурой этого вида посвящены специальные работы (Кулаковский и др., 1985; Кулаковский и др., 1988). Не учитывалась также и морская звезда *Asterias rubens* L., поскольку биотехнология выращивания мидий на Белом море включает меры по борьбе с этим хищником, и ее присутствие на субстратах опытно-промышленного хозяйства можно считать случайным.

На субстратах, особенно часто в 1984 г., можно было увидеть актиний *Metridium senile senile* L., однако ни одно из этих сравнительно крупных животных не попало в анализируемые пробы. В приводимые для каждого года списки макрообрастателей все эти три вида нами не включены. В таблицах указаны биомасса и плотность поселения видов, чья встречаемость составляла около 50% и выше. Они в совокупности давали подавляющий процент обилия по сравнению со всеми остальными, приведенными в списках формами, вместе взятыми.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 1984 г., спустя чуть больше года после начала экспозиции искусственных субстратов, на них было встречено 17 видов обрастателей (табл. 1). Распределение 8 массовых форм по станциям хозяйства представлено в табл. 2, а соотношение биомасс массовых и остальных видов в табл. 3. Как видно из таблиц, в исследованных точках хозяйства по-разному складывается видовая структура обрастания. На краевых станциях (№№ 1, 2 и 4) по биомассе доминирует *Nereis virens*, а по плотности поселения другая полихета — *Nereimyra punctata*. В то же время на станции № 3 *Nereis virens* играет незначительную роль, а доминирует здесь как по биомассе, так и по плотности поселения *Hiatella arctica*. Нельзя не заметить, что близкий к *Nereis virens* вид — *Nereis pelagica* — на этой станции имеет свои наибольшие показатели обилия. Здесь же отмечен максимум биомассы сидячей полихеты *Neomphitrite figulus*. *Harmathoe imbricata* достаточно массово пред-

Таблица 1

Список видов, встречающихся в обрастании искусственных субстратов
опытно-промышленного хозяйства по выращиванию мидий

№	Вид	1984	1985	1986	1987
PORIFERA					
1	<i>Halichondria panicea</i> (Pallas)			+	+
HYDROZOA					
2	<i>Dunamena pumila</i> (L.)		+		
3	<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+	+	+
4	<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars)				+
SCYPHOZOA					
5	<i>Aurelia aurita</i> (L.) (сцифистомы)	+	+	+	+
TURBELLARIA					
6	<i>Notoplana atomata</i> (O. F. Müll.)	+			
POLYCHAETA					
ERRANTIA					
7	<i>Eulalia viridis</i> (L.)	+	+	+	+
8	<i>Eumida sanguinea</i> (Oerst.)	+			
9	<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)			+	+
10	<i>Harmathoe imbricata</i> L.	+	+	+	+
11	<i>Lepidonotus squamatus</i> (L.)	+	+	+	+
12	<i>Nereis pelagica</i> L.	+	+	+	+
13	<i>Nereis virens</i> Sars	+			
14	<i>Nereimyra punctata</i> (O. F. Müll.)	+	+	+	+
15	<i>Phyllodoce maculata</i> (L.)	+			
SEDENTARIA					
16	<i>Amphitrite cirrata</i> O. F. Müll.				+
17	<i>Neoamphitrite figulus</i> (Dalyell)	+	+	+	+
18	<i>Pista maculata</i> (Dalyell)				+
19	<i>Polycirrus medusa</i> Grube				+
MOLLUSCA					
BIVALVIA					
20	<i>Heteranomia squamula</i> (L.)		+	+	+
21	<i>Hiatella arctica</i> (L.)	+	+	+	+
22	<i>Mytilus edulis</i> L.	+	+	+	+
GASTROPODA					
23	<i>Epheria vineta</i> (Montagu)		+	+	+
24	<i>Littorina obtusata</i> (L.)		+		
NUDIBRANCHIA					
25	<i>Coryphella</i> sp.	+	+	+	+
26	<i>Dendronotus frondosus</i> (Ascanius)			+	+
CRUSTACEA					
CIRRIPEDIA					
27	<i>Balanus crenatus</i> Brugutere	+	+	+	+

№	Вид	1984	1985	1986	1987
---	-----	------	------	------	------

AMPHIPODA

28	<i>Amphipoda varia</i>	+	+	+	+
----	------------------------	---	---	---	---

ASCIDIA

29	<i>Molgula sp.</i>	+	+		+
30	<i>Styela rustica L.</i>		+	+	+

Примечание. + — вид встречен в обростании.

Таблица 2

Количественные характеристики массовых форм
на искусственных субстратах в 1984 г.

Номер станции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встречаемости, %
1	<i>Hiatella arctica</i>	0.20±0.04	2.5	20±4	5.7	83.3
	<i>Nereis pelagica</i>	1.18±0.14	15.1	81±9	23.1	100.0
	<i>Nereis virens</i>	1.63±0.66	20.8	8±2	2.3	54.2
	<i>Harmathoe imbricata</i>	1.24±0.26	15.9	13±2	3.7	79.2
	<i>Nereimyra punctata</i>	1.27±0.20	16.3	137±20	39.2	95.9
	<i>Neoamphitrite figulus</i>	0.68±0.11	8.7	76±11	21.7	87.5
	<i>Gammarus oceanicus</i>	0.16±0.05	2.1	15±3	4.3	75.0
	<i>Obelia longissima</i>	1.45±0.48	18.6	—	—	12.5
2	<i>Hiatella arctica</i>	0.33±0.07	2.9	35±5	8.0	84
	<i>Nereis pelagica</i>	0.03±0.01	0.4	4±2	0.9	24
	<i>Nereis virens</i>	4.41±0.37	38.7	19±3	4.3	88
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.45±0.17	4.0	3±1	0.7	28
	<i>Nereimyra punctata</i>	2.94±0.23	25.8	312±20	71.4	100
	<i>Neoamphitrite figulus</i>	0.45±0.10	4.0	41±17	9.4	80
	<i>Gammarus oceanicus</i>	0.79±0.18	6.9	23±4	5.3	84
	<i>Obelia longissima</i>	1.96±0.48	17.3	—	—	100
3	<i>Hiatella arctica</i>	6.05±1.50	41.1	765±103	62.2	100
	<i>Nereis pelagica</i>	3.00±0.44	20.3	134±14	10.9	100
	<i>Nereis virens</i>	1.33±0.53	9.0	3±1	0.2	28
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.12±0.08	0.8	2±0.8	0.1	16
	<i>Nereimyra punctata</i>	1.98±0.37	13.4	236±31	19.2	100
	<i>Neoamphitrite figulus</i>	1.95±0.22	13.2	81±9	6.6	100
	<i>Gammarus oceanicus</i>	0.13±0.04	0.9	10±2	0.8	64
	<i>Obelia longissima</i>	0.20±0.01	1.3	—	—	24
4	<i>Hiatella arctica</i>	0.83±0.31	5.3	106±24	14.8	84
	<i>Nereis pelagica</i>	0.15±0.02	0.9	26±4	3.6	88
	<i>Nereis virens</i>	4.71±1.16	29.9	18±5	2.5	52
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.19±0.09	1.3	3±1	0.4	24
	<i>Nereimyra punctata</i>	3.81±0.38	24.1	428±35	59.7	100
	<i>Neoamphitrite figulus</i>	0.89±0.12	5.6	58±7	8.1	84
	<i>Gammarus oceanicus</i>	2.04±0.31	12.9	78±11	10.9	100
	<i>Obelia longissima</i>	3.15±0.82	20.0	—	—	84

Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов
на искусственных субстратах в 1984 г.

Номер станции	Биомасса массовых видов, г/м	Биомасса остальных видов, г/м	Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов, %
1	7.81 ± 1.28	0.45 ± 0.11	96.54
2	11.34 ± 0.95	0.39 ± 0.18	96.71
3	14.59 ± 1.71	0.62 ± 0.22	95.91
4	15.77 ± 1.58	0.78 ± 0.58	95.28
	12.42 ± 0.76	0.56 ± 0.16	95.68

ставлен только на 1-й станции, а на 4-й особенно много *Gammarus oceanicus* и *Obelia longissima*.

В 1985 г. в обрастании нами были обнаружены 18 видов. Массовыми оказались только три: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmathoe imbricata*. Значения показателей их обилия на разных станциях представлены в табл. 4, соотношения биомасс массовых и остальных видов в табл. 5. По биомассе в большинстве случаев обнаруживается заметное доминирование *Nereis pelagica*, и только на станциях №№ 5, 6 и 7 биомасса этого вида достоверно не отличается от таковой у *Hiatella arctica*. В целом биомасса *Nereis pelagica* выше на периферии хозяйства, чем в центре. По плотности поселения доминирует *Hiatella arctica*, за исключением станции № 1. В распределении этого вида наблюдается картина, прямо противоположная *Nereis pelagica*. Максимальные значения плотность поселения моллюска, как и его биомасса, принимают в центральных точках — №№ 4, 5, 6 и 7.

Harmathoe imbricata значительно уступает по обилию двум предыдущим видам. Распределение по хозяйству у него достаточно равномерное. Отметим лишь высокую плотность поселения этого вида на станции № 1 и низкую на станции № 5. По биомассе в большую сторону (за счет попадания в пробу одного особо крупного экземпляра) выделяется станция № 6, где *H. imbricata* имеет биомассу, близкую к таковой у *Nereis pelagica* и *Hiatella arctica*.

По суммарной плотности поселения массовых форм преобладают станции №№ 4, 5, 6, 7, 9, что обусловлено максимальным обилием именно на этих станциях самого массового вида, *H. arctica*. Суммарная биомасса обрастания примерно одинакова на всех станциях за исключением третьей, где она на 30—50% ниже.

В 1986 г. число видов, попавших в наши сборы, было равно 17. Наиболее массовыми оказались *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmathoe imbricata*, а также *Styela rustica*. На первые два вида приходится большая часть обрастания (табл. 6). По биомассе на 1—4-й станциях доминирует *Nereis pelagica* (табл. 7). На остальных биомассы *N. pelagica* и *Hiatella arctica* достоверно не от-

Количественные характеристики массовых форм
на искусственных субстратах в 1985 г.

Номер стан- ции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встреча- емости, %
1	<i>Hiatella arctica</i>	0.53±0.15	1.4	80±12	21.8	100
	<i>Nereis pelagica</i>	40.93±8.00	98.3	210±20	57.2	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.14±0.06	0.3	77±23	21.0	100
2	<i>Hiatella arctica</i>	1.25±0.12	3.1	247±23	57.4	100
	<i>Nereis pelagica</i>	37.72±11.46	96.0	143±27	33.3	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.37±0.15	0.9	40±10	9.3	100
3	<i>Hiatella arctica</i>	2.88±2.16	14.7	300±158	64.8	100
	<i>Nereis pelagica</i>	16.68±4.57	84.8	143±55	30.9	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.11±0.04	0.5	20±6	4.3	100
4	<i>Hiatella arctica</i>	11.40±3.37	29.2	1353±576	84.8	100
	<i>Nereis pelagica</i>	26.90±12.21	69.1	220±70	13.8	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.68±0.59	1.7	23±12	1.4	100
5	<i>Hiatella arctica</i>	17.56±5.36	55.3	647±122	89.0	100
	<i>Nereis pelagica</i>	14.11±1.36	44.4	70±21	9.6	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.09±0.07	0.3	10±6	1.4	100
6	<i>Hiatella arctica</i>	12.70±3.09	37.7	677±135	83.2	100
	<i>Nereis pelagica</i>	12.31±4.43	36.5	120±55	14.7	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	8.70±7.86	25.8	17±12	2.1	66.6
7	<i>Hiatella arctica</i>	21.60±4.68	44.4	647±94	85.5	100
	<i>Nereis pelagica</i>	24.62±1.48	50.8	77±15	10.1	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.32±1.18	4.8	33±9	4.4	100
8	<i>Hiatella arctica</i>	4.57±3.72	13.7	240±145	66.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	28.39±6.07	85.1	97±23	27.0	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.41±0.08	1.2	23±3	6.4	100
9	<i>Hiatella arctica</i>	4.97±8.15	15.0	633±244	82.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	27.97±3.28	84.0	110±6	14.4	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.35±0.22	1.0	23±12	3.0	66.6

личаются, хотя *H. arctica* несколько больше. По плотности поселения на всех станциях (кроме 1-й) доминирует *H. arctica*. Различия в биомассе *Nereis pelagica* между периферическими станциями практически сглаживаются. Распределение *Hiatella arctica* в этом году характеризовалось тем, что оба показателя обилия данного вида были выше в центральной и кутовой части хозяйства, чем на мористой его стороне. Именно на эти станции (№№ 5, 6, 7, 9) приходится максимум биомассы обрастания, который в основном определяется *H. arctica*. Величина биомасс *Harmathoe imbricata* так же, как и в предыдущие годы, были распределены достаточно равномерно. Максимум плотности поселения и биомассы *Styela rustica* отмечен на станции № 8. Много ее и в самом центре, тогда как на станциях №№ 1 и 2 этот вид встречен нами не был. В табл. № 6 показано распределение массовых видов в 1986 г.

Таблица 5

**Соотношение биомасс и сопутствующих видов
на искусственных субстратах в 1985 г.**

Номер станции	Биомасса массовых видов, г/м	Биомасса остальных видов, г/м	Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов, %
1	42.89±8.09	1.76±1.72	96.07
2	39.34±11.34	0.76±0.27	98.10
3	19.66±6.33	0.48±0.31	97.62
4	38.62±10.50	0.46±0.25	98.83
5	31.76±6.54	0.63±0.09	98.10
6	33.72±4.58	0.97±0.75	97.19
7	48.54±4.96	0.48±0.31	99.03
8	33.38±7.00	0.17±0.15	99.49
9	43.28±4.76	0.19±0.17	99.56
	36.80±2.59	0.65±0.20	98.26

Таблица 6

**Количественные характеристики массовых форм
на искусственных субстратах в 1986 г.**

Номер стан- ции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встреча- емости, %
1	<i>Hiatella arctica</i>	3.20±2.38	8.2	97±33	25.3	100
	<i>Nereis pelagica</i>	33.04±6.16	84.7	213±26	55.6	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.82±1.79	7.1	73±24	19.1	100
	<i>Styela rustica</i>	—	—	—	—	—
2	<i>Hiatella arctica</i>	3.74±0.26	10.8	193±28	46.7	100
	<i>Nereis pelagica</i>	26.11±1.50	75.7	133±18	32.2	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	4.68±2.04	13.5	87±22	21.1	100
	<i>Styela rustica</i>	—	—	—	—	—
3	<i>Hiatella arctica</i>	11.20±0.99	28.8	293±14	49.4	100
	<i>Nereis pelagica</i>	25.35±6.06	65.2	120±15	20.2	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.15±0.76	5.6	163±52	27.5	100
	<i>Styela rustica</i>	0.17±0.17	0.4	17±17	2.9	33.3
4	<i>Hiatella arctica</i>	6.55±1.02	28.6	273±44	57.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	13.46±5.12	58.7	107±37	22.6	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.92±2.26	12.62	87±42	18.3	100
	<i>Styela rustica</i>	0.02±0.01	0.08	7±3	1.5	66.6
5	<i>Hiatella arctica</i>	36.16±4.51	55.8	850±92	83.7	100
	<i>Nereis pelagica</i>	24.96±1.16	38.5	97±7	9.5	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	3.50±1.92	5.4	43±9	4.2	100
	<i>Styela rustica</i>	0.23±0.21	0.3	27±8	2.6	66.6
6	<i>Hiatella arctica</i>	32.98±9.93	56.1	387±18	73.0	100
	<i>Nereis pelagica</i>	23.92±2.49	40.8	83±3	15.7	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	1.74±0.85	3.05	53±12	10.0	100
	<i>Styela rustica</i>	0.03±0.03	0.05	7±7	1.3	33.3

Номер станции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встречаемости, %
7	<i>Hiatella arctica</i>	33.01±9.70	51.8	597±102	77.4	100
	<i>Nereis pelagica</i>	27.98±2.60	43.8	137±8	17.8	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.62±1.90	4.1	27±3	3.5	100
	<i>Styela rustica</i>	0.21±0.21	0.3	10±10	1.3	33.3
8	<i>Hiatella arctica</i>	19.47±5.77	50.7	503±78	73.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	15.82±2.96	41.1	77±17	11.2	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.65±1.17	6.9	77±23	11.2	100
	<i>Styela rustica</i>	0.49±0.34	1.3	27±12	4.0	100
9	<i>Hiatella arctica</i>	35.85±13.99	51.6	527±58	72.5	100
	<i>Nereis pelagica</i>	32.00±9.32	46.1	120±47	16.5	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	1.47±0.32	2.1	77±42	10.6	100
	<i>Styela rustica</i>	0.13±0.13	0.2	3±3	0.4	33.3

Таблица 7

Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов на искусственных субстратах в 1986 г.

Номер	Биомасса массовых видов, г/м	Биомасса остальных видов, г/м	Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов, %
1	39.06±7.91	2.91±0.20	93.07
2	34.53±2.48	1.63±1.26	95.49
3	38.88±7.44	0.06±0.06	99.85
4	22.95±6.47	0.15±0.10	99.36
5	64.85±5.91	0.94±0.86	98.57
6	58.68±12.30	0.27±0.19	99.54
7	63.83±9.03	0.03±0.03	99.95
8	38.43±5.52	0.19±0.13	99.52
9	69.45±18.49	0.39±0.29	99.45
	47.85±4.02	0.73±0.23	98.50

Таблица 8

Количественные характеристики массовых форм на искусственных субстратах в 1987 г.

Номер станции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встречаемости, %
1	<i>Hiatella arctica</i>	2.77±0.79	11.2	83±3	40.9	100
	<i>Nereis pelagica</i>	21.25±3.80	85.2	67±9	33.0	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.87±0.31	3.52	33±9	16.2	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	—	—	—	—	—
	<i>Styela rustica</i>	0.02±0.02	0.08	3±3	1.5	33.3
	<i>Balanus crenatus</i>	0.02±0.01	0.08	17±9	8.4	66.6

Номер станции	Вид	Биомасса, г/м	Процент от общей биомассы массовых форм	Плотность, экз/м	Процент от общей плотности массовых форм	Частота встречаемости, %
2	<i>Hiatella arctica</i>	21.8±9.8	39.3	273±64	57.3	100
	<i>Nereis pelagica</i>	27.76±9.26	50.0	60±15	12.6	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.12±0.33	3.8	67±9	14.0	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.07±0.04	0.1	10±6	2.1	66.6
	<i>Styela rustica</i>	—	—	—	—	—
	<i>Balanus crenatus</i>	3.77±3.67	6.8	67±47	14.0	100
3	<i>Hiatella arctica</i>	46.49±4.32	71.0	517±49	73.5	100
	<i>Nereis pelagica</i>	14.57±5.61	22.3	73±9	10.4	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.63±0.23	1.07	70±12	10.0	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.02±0.02	0.03	3±3	0.4	33.3
	<i>Styela rustica</i>	3.72±3.62	5.7	40±31	5.7	66.6
	<i>Balanus crenatus</i>	—	—	—	—	—
4	<i>Hiatella arctica</i>	26.65±5.3	50.46	547±161	80.8	100
	<i>Nereis pelagica</i>	23.51±3.78	44.6	77±7	11.4	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	2.58±0.89	4.9	47±13	7.0	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	—	—	—	—	—
	<i>Styela rustica</i>	0.01±0.01	0.02	3±3	0.4	33.3
	<i>Balanus crenatus</i>	0.01±0.01	0.02	3±3	0.4	33.3
5	<i>Hiatella arctica</i>	42.59±23.43	51.5	360±161	61.7	100
	<i>Nereis pelagica</i>	38.17±19.52	46.2	130±45	22.3	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	0.91±0.52	1.1	23±13	4.0	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.16±0.11	0.2	20±5	3.4	66.6
	<i>Styela rustica</i>	0.85±0.70	1.0	50±36	8.6	66.6
	<i>Balanus crenatus</i>	—	—	—	—	—
6	<i>Hiatella arctica</i>	85.78±6.53	74.1	813±93	62.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	22.57±6.59	19.5	87±13	6.7	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	1.89±0.51	1.6	100±25	7.7	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.17±0.05	0.1	20±6	1.5	100
	<i>Styela rustica</i>	0.85±0.51	0.7	57±17	4.4	100
	<i>Balanus crenatus</i>	4.72±3.62	4.0	223±149	17.1	100
7	<i>Hiatella arctica</i>	64.11±10.05	80.6	577±87	75.6	100
	<i>Nereis pelagica</i>	10.65±2.09	13.4	63±19	8.3	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	4.13±2.99	5.2	40±10	5.2	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.04±0.04	0.05	3±3	0.4	33.3
	<i>Styela rustica</i>	0.58±0.21	0.75	80±20	10.5	100
	<i>Balanus crenatus</i>	—	—	—	—	—
8	<i>Hiatella arctica</i>	19.62±1.87	38.0	257±12	32.5	100
	<i>Nereis pelagica</i>	23.02±4.02	44.6	70±6	8.9	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	3.96±1.05	7.7	133±23	16.8	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.08±0.04	0.1	7±3	0.9	66.6
	<i>Styela rustica</i>	0.22±0.16	0.4	20±12	2.6	66.6
	<i>Balanus crenatus</i>	4.75±2.91	9.2	303±253	38.3	100
9	<i>Hiatella arctica</i>	20.35±7.16	31.0	253±35	55.0	100
	<i>Nereis pelagica</i>	40.67±16.24	62.0	53±23	11.5	100
	<i>Harmathoe imbricata</i>	3.64±1.36	5.5	63±20	13.8	100
	<i>Nereimyra punctata</i>	0.08±0.04	0.12	7±3	1.5	66.6
	<i>Styela rustica</i>	0.10±0.03	0.18	37±9	8.0	100
	<i>Balanus crenatus</i>	0.78±0.52	1.2	47±9	10.2	100

**Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов
на искусственных субстратах в 1987 г.**

Номер станции	Биомасса массовых видов, г/м	Биомасса остальных видов, г/м	Соотношение биомасс массовых и сопутствующих видов, %
1	24.93±3.49	0.98±0.76	96.21
2	55.53±20.24	0.78±0.67	98.61
3	65.43±13.43	0.88±0.47	98.67
4	52.77±7.85	0.36±0.24	99.32
5	82.68±42.02	1.11±0.77	98.68
6	115.97±9.60	1.81±1.05	98.46
7	79.52±12.84	2.67±1.94	96.75
8	51.66±3.01	3.99±1.68	92.82
9	65.62±23.64	20.24±7.43	76.43
	66.01±7.05	3.65±1.39	94.76

по станциям, а в № 7 — соотношение их биомасс с биомассами всех остальных обрастателей.

Список животных, обнаруженных нами на искусственных субстратах в 1987 г., включает 23 вида. Массовых можно выделить 6: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Harmathoe imbricata*, *Styela rustica*, *Balanus crenatus* и *Nereimyra punctata*. Их распределение по станциям представлено в табл. № 8. В табл. № 9 — соотношение биомасс массовых и более редких видов. Несмотря на то, что по плотности поселения и биомассе на хозяйстве по-прежнему доминируют *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica*, их доля в обрастании по сравнению с предыдущими годами снижается. Это происходит в основном за счет прироста численности и массы более редких и вселения других видов.

Наибольшее обилие *Hiatella arctica*, как и в 1985 г., имеет в центре хозяйства, что влечет за собой здесь несколько большие значения биомасс всего сообщества. *Harmathoe imbricata* и *Nereis pelagica* не обнаруживают в своих распределениях каких-либо хорошо выраженных закономерностей. Можно лишь констатировать некоторое увеличение биомассы первого вида в кутовой части хозяйства и плотности поселения второго в центре. *Styela rustica* имеет ту же тенденцию, что и в 1986 г. — практически отсутствует на станциях мористой стороны. *Balanus crenatus* в основном приурочен к краевым станциям, тогда как на станциях №№ 3, 5, 7 этот вид вообще не был обнаружен. *Nereimyra punctata* не была найдена на 1-й и 4-й станциях, а на 5-й и 6-й ее плотность поселения и биомасса максимальны. Каких-либо значительных биомасс эта полихета не образует и распределена по хозяйству без видимой закономерности.

ОБСУЖДЕНИЕ

В смысле видового богатства обрастание принято рассматривать как обедненный бентос и даже как крайний случай олигомиксных донных биоценозов (Турпаева, 1977). Объясняется это, в частности, большей однородностью антропогенных субстратов по сравнению с естественными грунтами (Ошурков, 1985). В исследованном нами сообществе факторами, ограничивающими число видов, могут также служить оторванность искусственных субстратов от грунта, необычный их характер (ленты капроновой дели), а также перевод субстратов весной в верхние опресненные слои воды для борьбы с морской звездой. Естественные мидиевые сообщества в Белом море, судя по литературным данным, могут иметь в своем составе от 8 до 34 видов (Голиков, 1979; Голиков и др., 1982; Ошурков, 1985). Эта величина варьирует в зависимости от времени года, характера субдоминантов и от того, в каких условиях находится мидиевая банка (Голиков, 1979; Луканин и др., 1985). Так, «морские» поселения мидий разнообразнее и богаче в видовом отношении, чем эстуарные (Ошурков, Луканин, 1982; Ошурков, 1985). Среднее число видов для некоторых «морских» банок может составлять 12.9 ± 1.9 , а для эстуарных оно равно 8.6 ± 0.7 (Луканин и др., 1985). В изучаемом сообществе обрастания нами в разные годы регистрировалось от 17 до 23 видов животных, хотя достаточно массовыми были одновременно только 3—8. Практически столько же (22—23 вида) было насчитано в мидиевом обрастании экспериментальных асбоцементных пластин в Белом море (Галкина и др., 1982; Ошурков, 1985).

Исходя из этого, можно сделать вывод, что в мидиевом сообществе обрастания, развивающемся на искусственных субстратах марихозяйств, число видов может быть даже большим, чем в некоторых естественных мидиевых поселениях. Однако к этим сравнительным данным надо относиться с известной долей осторожности, поскольку такой результат может быть следствием неодинаковых методик сбора и обработки материала. Так, по любезному устному сообщению А. Д. Наумова в естественных мидиевых сообществах число видов макробентоса может достигать 60.

Существует две точки зрения на развитие обрастания. Одна из них заключается в том, что его формирование носит случайный, непредсказуемый характер (Sutherland, Karlson, 1973; Schoener, 1974; Сатерленд, 1978). Другая постулирует сукцессионный тип развития (Scheer, 1945; Allem, 1957; Брайко, 1974; Брайко, Долгопольская, 1974; Голиков, Скарлато, 1975; Mook, 1981; Field, 1982; Vance, 1988 и др.). Ряд исследований, проведенных на Белом море, свидетельствует, что сукцессия — закономерный процесс формирования обрастания (Сиренко и др., 1978; Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1985).

Еще в 1945 г. Бродлефом Широм (Scheer, 1945) был установлен общий порядок развития обрастания на твердых гладких поверхностях, состоящий из трех последовательных фаз:

- 1) сообщества перифитонных организмов,
- 2) сообщества так называемых быстрорастущих организмов,
- 3) климаксного сообщества двустворчатых моллюсков.

В приложении к нашему случаю процесс формирования обростания на искусственных субстратах происходит следующим образом. Первая фаза сукцессии, безусловно, имеет место. Доказательством тому служат исследования, выполненные там же, где была осуществлена постановка опытно-промышленного хозяйства. При этом развитие самой перифитонной пленки носит также характер биотической сукцессии: первыми поселяются бактерии, позже к ним присоединяются подвижные и колониальные простейшие, диатомовые водоросли, которые уже через 17—20 дней с начала экспозиции сплошным слоем покрывают субстрат (Лайус, Кулаковский, 1988). Рядом авторов было показано стимулирующее влияние пленки перифитонных организмов на оседание личинок макрообрастателей (Morse et al., 1979; Серавин и др., 1985).

Вторая фаза сукцессии заключается в развитии быстрорастущих организмов (балянусы, гидроиды, спирорбисы, макрофиты). Она может реализоваться в разных формах сообществ в зависимости от доминирования того или другого из указанных организмов. Эти обрастатели, развиваясь на гладких твердых поверхностях, подготавливают субстрат для оседания личинок двустворчатых моллюсков или, по крайней мере, облегчают этот процесс (Bayne, 1965; Seed, 1969; Dean, Hurd, 1980). Потому в данном случае они являются необходимым звеном сукцессии. Однако искусственные субстраты, применяемые при культивировании мидий, имеют расчлененную, нитчатую структуру, пригодную для непосредственного оседания личинок моллюска. Вторая фаза сукцессии в таких условиях становится необязательной. Кроме того, согласно биотехнологии (Кулаковский, Кунин, 1983), субстраты выставляются в море только за 1—2 недели до начала массового оседания личинок мидий, и сообщество быстрорастущих организмов не успевает сформироваться. Эта фаза сукцессии практически выпадает. Сравнение динамик видового разнообразия обрастаний на опытно-промышленном хозяйстве (Халаман, 1989) и экспериментальных асбоцементных пластинах (Ошурков, 1985) подтверждает этот факт. Такие же результаты по обрастанию аналогичных искусственных субстратов были получены и на Черном море (Брайко, 1974).

Личинки мидий уже в первые недели экспозиции искусственных субстратов интенсивно оседают на них, становятся доминирующими в обрастании и по плотности поселения, и по биомассе. Однако сам факт доминирования мидий в сообществе еще не означает достижения последним своего климаксного состояния. Значительные изменения, происходящие в структуре сообщества на уровне субдоминантов, позволили выделить три самостоятельных стадии развития собственно мидиевого сообщества обрастания (Халаман, 1989).

Первая из них характеризуется сравнительно высоким видовым разнообразием, вызванным прежде всего свободным заселением субстратов, причем животными, даже не свойственными сообществам обрастания. Примером этому может служить *Nereis virens*, в массе встречающийся на искусственных субстратах в 1984 г. На природных мидиевых банках это обычный субдоминантный вид, однако нам не удалось найти в литературе сведений о том, чтобы *N. virens* входил в состав обрастания. Эта стадия была названа стадией «заселения».

В 1984 г. на исследованных станциях хозяйства были отмечены существенные различия в видовой структуре обрастания. Не останавливаясь на подробном анализе этой ситуации, отметим, что в центре хозяйства преобладали виды, наиболее характерные для мидиевого сообщества обрастания: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica*, *Neoamphitrite figulus*, а на периферии — организмы, видимо, не образующие на субстратах устойчивого сообщества: *Nereimyra punctata*, *Nereis virens*, *Gammarus oceanicus*, *Obelia longissima* (Халаман, 1986). Дальнейшие наблюдения показали, что эта группа действительно не является стабильной. Резко сократилась численность *Nereimyra punctata*, биомасса *Obelia longissima*, а в пробах 1985 г. и последующих лет не было встречено ни одного экземпляра *Nereis virens* и *Gammarus oceanicus*. В то же время *Hiatella arctica* и *Nereis pelagica* оставались основными субдоминантами на протяжении всего дальнейшего времени наблюдения.

Вторая стадия, наблюдать которую можно было после 2 лет экспозиции субстратов, отличалась низким видовым разнообразием. В массе представлены только 3 вида: *Hiatella arctica*, *Nereis pelagica* и *Harmathoe imbricata*. К этому времени подростки мидии образовали на субстратах очень плотные щетки, пресс этих моллюсков на все остальное макронаселение обрастания, видимо, стал очень велик, и в сообществе получают развитие те немногие виды, которые лучше других оказываются приспособленными к данным условиям существования. Это состояние сообщества было названо стадией «максимальной монополизации мидией субстрата».

1986 г. можно уже считать началом третьей стадии развития мидиевого сообщества обрастания, хотя процессы, характерные для этого периода, наиболее ярко проявляют себя только на четвертый год существования сообщества. Мидии достигают значительных размеров, дружки их становятся рыхлыми, накапливают большое количество детрита. Часть моллюсков под тяжестью собственного веса обрывается с субстратов и падает на дно. Все это способствует внедрению в сообщество новых видов, особенно видов-детритофагов, и успешному развитию некоторых прикрепленных форм, таких как *Styela rustica*. Начинают интенсивно обрастать створки самих раковин, до этого остававшиеся практически чистыми. На наш взгляд, эти изменения в структуре сообщ-

щества обрастания, по-видимому, только начало тех долговременных изменений, полностью проследить которые не удалось из-за сбора урожая с хозяйства в 1987 г. Тем не менее, поскольку они имеют вполне определенную направленность, ведущую к уменьшению олигомиксности сообщества и к частичной деградации мидиевого поселения, авторы считают возможным определить третью стадию развития мидиевого обрастания как стадию «старения мидиевого сообщества» (Халаман, 1989; Халаман, Кулаковский, 1990).

Очевидно, что формирование рассматриваемого обрастания во многом определяется развитием поселения мидий. В данном случае мидия — яркий пример эдификатора среды, а все сообщество можно рассматривать как консорцию с мидией в качестве доминанта.

Немаловажным для марикультуры мидий является вопрос о влиянии водообмена на развитие данного сообщества (Кулаковский, 1987). Известно, что природные мидиевые поселения успешно существуют в местах с интенсивным течением (Луканин и др., 1985). Величина водообмена в районе постановки опытно-промышленного хозяйства менялась из года в год. Хотя в целом здесь не наблюдалось каких-либо катастрофических изменений, влекущих за собой гибель мидий, а стало быть нарушающих характер обрастания, можно тем не менее отметить ряд черт сообщества, скоррелированных с условиями водообмена.

Во-первых, разница в уровне видового разнообразия периферических точек хозяйства, находящихся в лучших гидродинамических условиях, от центральных. Эти различия сглаживались при увеличении водообмена в 1988 г. и, наоборот, усугублялись при его уменьшении в 1985 и 1987 гг. (Халаман, 1989).

Во-вторых, индикатором неблагоприятных для мидий условий может служить массовое развитие на искусственных субстратах, в местах хозяйства с пониженным водообменом, диатомовых водорослей, в период отмирания которых возможен дефицит кислорода (Бондарчук, Кулаковский, 1988).

В-третьих, биомасса и плотность поселения *Hiatella arctica* в центре хозяйства выше, чем на его периферии, что, видимо, опосредовано связано с водообменом. Отмечено, что в центре хозяйства, где показатель водообмена ниже, рост мидий угнетен (Кулаковский и др., 1988). Поскольку пресс этого основного трофического и топического конкурента *H. arctica* здесь ослаблен, то хиателла имеет в центре хозяйства лучшие условия для существования, чем на периферии. Заметим, что в 1986 г. после повышения водообмена несколько выравнилось распределение по хозяйству не только мидий (Кулаковский и др., 1988), но и *H. arctica*. Практически то же самое относится к еще одному прикрепленному организму — *Styela rustica*. Нельзя не заметить, что эта асцидия по сути дела отсутствует на мористой стороне хозяйства, но достаточно обычна в центре и в кустовой его части.

Противоположным образом распределен по хозяйству *Nereis pelagica*. Для этой эррантной полихеты мидиевые друзы служат убежищем, и здесь же она находит себе пищу, поэтому *N. pelagica* тяготеет к тем участкам хозяйства, где наилучшим образом развито поселение мидий. Особенно отчетливо это было видно в 1985 г. В 1987 г. такой разницы между периферией и центром хозяйства, как в 1985 г., мы не наблюдали. Вероятно, это вызвано тем, что мидиевые друзы на четвертый год существования сообщества были уже настолько велики, что разница в размерах мидий на периферии и в центре уже существенно не сказывалась на поселение *N. pelagica*.

Рассмотренная картина формирования сообщества макрообрастания в процессе функционирования мидиевого хозяйства отражает реальную ситуацию, связанную не только с колебаниями естественных факторов среды в конкретной акватории, но также с нестабильностью условий на опытно-промышленном хозяйстве. Все эти изменения, естественно, отражаются и на особенностях формирования обрастания на искусственных субстратах, расположенных в различных участках хозяйства.

Полученные данные являются, с одной стороны, основой для дальнейших исследований, а с другой — позволяют оптимизировать марикультуру мидий путем целенаправленного размещения элементов хозяйства на данной акватории с целью создания оптимальных условий для роста мидий.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Гидрологический режим некоторых районов губы Чупа Белого моря в связи с их использованием для марикультуры мидий // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. — Л., 1985. С. 4—8.
- Бондарчук Л. Л., Кулаковский Э. Е. Некоторые данные по развитию бентосных диатомовых водорослей на мидиевых хозяйствах в Белом море // Исслед. фауны морей. — Л., 1988. Т. 39(47). С. 65—73.
- Брайко В. Д. Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастаний // Океанология. 1974. Т. 14. Вып. 2. С. 345—348.
- Брайко В. Д., Долгопольская М. А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 1. С. 11—18.
- Галкина В. Н., Гальцова В. В., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Особенности формирования биоценоза при культивировании мидий в Белом море // Второй Всесоюзный съезд океанологов: Тез. докл. — Севастополь, 1982. Вып. 5. Ч. 1. Биология океана. С. 171—172.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Обрастания искусственных субстратов как основа повышения продуктивности природных морских экосистем // Экология сообществ-обрастателей. СССР—США. Совместная программа: Записки симпозиума. (Бофорт, Северная Каролина, США), 1975. Ч. 2. С. 181—194.
- Голиков А. И. Сезонная динамика потока энергии через экосистему *Mytilus edulis* L. в губе Чупа Белого моря // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. С. 41—42.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Бабков А. И., Меншуткина Т. В., Федяков В. В.,

- Шошина Е. В. Биоценозы губы Палкина Белого моря // Исслед. фауны морей.— Л., 1982. Вып. 29(37). С. 3—11.
- Житний Б. Г., Кулаковский Э. Е., Несветов В. А. Проблемы промышленной марикультуры мидий в Белом море // Рыбное хозяйство. 1984. № 8. С. 37—39.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море.— Л., 1983. 36 с.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном хозяйстве в губе Чупа Белого моря. 1. Первый сезон роста // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море.— Л., 1985. С. 29—39.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море.— Л., 1987. С. 64—76.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Сухотин А. А. Анализ развития мидий на опытно-промышленном мидиевом хозяйстве в губе Чупа Белого моря за три сезона роста // Исслед. фауны морей.— Л., 1988. Т. 39(47). С. 89—96.
- Лайус Ю. А., Кулаковский Э. Е. Сообщество перифитонных организмов в условиях марикультуры мидий на Белом море: основные этапы его формирования // Исслед. фауны морей.— Л., 1988. Т. 39(47). С. 74—82.
- Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря // Исследование мидии Белого моря.— Л. 1985. С. 59—69.
- Ошурков В. В., Луканин В. В. Сублиторальные поселения мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Вестник ЛГУ, 1982. Вып. 3. № 15. С. 5—11.
- Ошурков В. В., Серавин Л. Н. Формирование сообществ обрастания в губе Чупа (Белое море) // Вестник ЛГУ, 1983. № 5. С. 37—46.
- Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море.— Л., 1985. С. 44—59.
- Сатерленд Дж. Становление и динамика сообществ обрастания // Экология сообществ-обрастателей. СССР—США. Совместная программа: Записки симпозиума (Бофорт, Северная Каролина, США), 1975. Ч. 2. С. 135—151.
- Сатерленд Дж. Образ жизни и динамика сообществ обрастателей // Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов.— Л., 1978. С. 16—17.
- Серавин Л. Н., Миничев Ю. С., Раилкин А. И. Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море.— Л., 1985. С. 5—29.
- Сиренко Б. И., Кунин Б. Л., Ошурков В. В., Катаева Т. К., Бабков А. И., Голиков А. Н., Хлебович В. В., Кулаковский Э. Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов.— Л., 1978. С. 10—13.
- Турпаева Е. П. Сообщества обрастания // Биология океана.— М., 1977. Т. 2. С. 155—161.
- Халаман В. В. Некоторые особенности распределения видов, сопутствующих *Mytilus edulis* L. в биоценозах обрастания искусственных субстратов марикультуры мидий // Экологические исследования донных организмов Белого моря.— Л., 1986. С. 131—136.
- Халаман В. В. Исследование сукцессии обрастания в Белом море с помощью информационного индекса видового разнообразия // Тр. ЗИН АН СССР, 1989. Т. 203. С. 34—45.
- Халаман В. В., Кулаковский Э. Е. Формирование сообщества обрастания на искусственных субстратах в условиях культивирования мидий в Белом море // IV региональная конференция по проблемам изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл.— Архангельск, 1990. С. 230—231.
- Aleem A. A. Succession of marine fouling organisms on test panels immersed in deep-water at La Jolla, California // Hydrobiologia, 1957. Vol. 11. P. 40—58.
- Bayne B. L. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.) // *Ophelia*, 1965. Vol. 2. P. 1—47.

- Dean T. A., Hurd L. E.* Development in an estuarine fouling community the influence of early colonists on later arrivals // *Oecologia*, 1980. Vol. 46. P. 295—301.
- Field B.* Structural analysis of fouling community development in the Damariscotta River estuary, Maine // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1982. Vol. 57. P. 25—33.
- Mook D. H.* Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure // *Ecology*, 1981. Vol. 62. P. 522—526.
- Morse D. E., Hooker N., Duncan H.* γ -aminobutyric acid a neurotransmitter, induces planctonic Abalon larvae to settle and begin metamorphosis // *Science*, 1979. Vol. 204. N 4391. P. 407—410.
- Scheer B. T.* The development of marine fouling communities // *Biol. Bull.*, 1945. Vol. 89. P. 103—122.
- Schoener A.* Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands // *Am. Nat.* 1974. Vol. 108. P. 715—738.
- Seed R.* The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. 1. Breeding and settlement // *Oecologia*, 1969. Vol. 3. P. 277—316.
- Sutherland J. P., Karlson R. H.* Succession and seasonal progression in the fouling communities at Beafort, North Carolina // *Proc. Third Intern. Congr. marine corrosion and fouling.*—Gaitersburg, USA, 1973. P. 906—929.
- Vance R. R.* Ecological succession and the climax community on a marine subtidal rock wall // *Mar. Ecology*, 1988. Vol. 48. P. 125—136.

Summary

V. V. Khalaman, E. E. Kulakowski

THE FORMATION OF THE MACROFOULING COMMUNITY ON THE ARTIFICIAL SUBSTRATA IN THE MUSSEL MARICULTURE CONDITIONS IN THE WHITE SEA

The data of long standing research of the formation the macrofouling community on the artificial substrata in conditions of industrial mussel aquaculture in the White Sea are given. Separate stages of the development of fouling community are distinguished. The questions of the interactions of the hydrological regime and the peculiarities of the formation macrofouling community are discussed.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 591.505:594.12:639.42

В. Н. Галкина, Э. Е. Кулаковский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ВЛИЯНИЕ МИДИЕВЫХ ХОЗЯЙСТВ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ В БЕЛОМ МОРЕ. БАКТЕРИОПЛАНКТОН

В акваториях, занятых промышленными мидиевыми хозяйствами на Белом море, образуется своеобразная биохимическая среда, способствующая интенсивному развитию бактериопланктона. В процессе жизнедеятельности моллюсков в воду поступают разнообразные органические соединения, являющиеся субстратом для развития бактерий. Влияние мидиевых хозяйств на бактериопланктон довольно локально и ограничено непосредственно водной массой, занятой искусственными субстратами.

Планктонная микрофлора (бактериопланктон) играет первостепенную роль в продуктивности и метаболизме морских экосистем (Сорокин, 1982, 1990). Бактерии, перерабатывая рассеянное, преимущественно растворенное органическое вещество (РОВ), превращают его в вещество бактериальной биомассы, которое является полноценным источником пищи для многочисленных фильтраторов. Продукция бактериопланктона в ряде случаев соизмерима с продукцией фитопланктона, а в экосистемах, где преобладает детритная трофическая цепь, главным пищевым звеном являются бактерии (Сорокин, 1990). Бактерии, способствуя минерализации неутилизированной органики, принимают активное участие в круговороте биогенных элементов.

Естественно предположить, что в функционировании биоценозов мидий микрофлора также играет важную роль, поскольку эти моллюски характеризуются высоким продуцированием в процессе жизнедеятельности взвешенного и растворенного органического вещества, которое поступает в толщу воды и донные отложения (Галкина, 1985; Сухотин, 1990). Бактерии, принимая участие в трансформации этого вещества, вновь синтезируют микробную биомассу. Показано, что бактерии могут составлять значительную долю в пищевом рационе мидий (Сорокин, 1982; Сеничева, 1990; Гутвейб, 1990). Следовательно, изучение функцио-

нальных характеристик сообщества бактериопланктона позволяет не только установить ряд закономерностей, лежащих в основе существования биоценоза, но и дает представление об обеспеченности мидий естественным кормом. Все вышесказанное особенно важно при изучении развития мидий в условиях промышленной марикультуры, которая сейчас делает первые шаги на Белом море (Кулаковский, 1987). Марикультурные хозяйства, в том числе и мидиевые, оказывают существенное влияние на окружающую среду (Голиков, Скарлато, 1979; Кулаковский, 1990). Степень и величина этого воздействия зависят от масштабности марикультуры и особенностей размещения тех или иных компонентов хозяйств на акватории (Кинне, 1983). Следовательно, одним из основных условий функционирования марикультурных хозяйств является их экологическая безопасность для окружающей среды.

Цель настоящей работы заключается в анализе развития бактериопланктона на промышленных мидиевых хозяйствах губы Чупы Кандалакшского залива.

Исходя из поставленной задачи, условия среды оценивали по содержанию органического вещества, используя изменения скорости биохимического потребления кислорода. Для этого определяли величину БПК-5 на исследуемых мидиевых хозяйствах (мыс Картеш, Оборина салма, Соностров), а также на контрольных точках — открытые части залива, на выходе губы Чупа. Кроме этого, были выполнены определения в некоторых местах естественных мидиевых поселений. В каждой точке отбирали с соответствующих горизонтов по три пробы воды, одну из которых сразу же фиксировали, а две других помещали в темные мешки и содержали 5 суток в аквариуме с проточной водой, температура которой соответствовала температуре воды в местах наблюдений. Фиксацию проб, последующее определение кислорода и обработку данных по БПК-5 осуществляли согласно требованиям, изложенным в Руководстве... (Руководство..., 1980). Оценка бактериопланктона в местах сбора — учет общего числа клеток и их биомассы на горизонтах 0, 3, 5 и 10 м (в зависимости от глубины), выполнена в разные сезоны с 1982 по 1992 гг. Пробы отбирали склянкой Мейера, простерилизованной этиловым спиртом. Для учета общего числа бактерий, образцы воды объемом 5—15 мл из соответствующих проб фильтровали через мембранные ультрафильтры марки «Сынпор-8» (диаметр пор 0.23 мкм). Фильтры, отмывые от солей, окрашивали 10% эритрозином, приготовленном на 5% растворе карболовой кислоты. Учет бактерий на фильтрах и расчет их биомасс проводили согласно методикам, изложенным в руководстве (Руководство..., 1980). В весенне-летний период в этих же точках была определена продукция бактериопланктона радиоуглеродным методом.

Для вод Белого моря характерны величины БПК от 0.05 до 0.5 мл O_2 /л/сут. В Кандалакшском заливе эта величина в среднем составляет 0.15 мл O_2 /л/сут, что соответствует 0.06 мгС/л, пре-

Динамика БПК в различных участках акватории губы Чупа

Район исследования и место взятия проб	Скорость биохимического потребления кислорода, млО ₂ /л/сут.
Устьевая часть губы:	
Контрольная точка	0.14±0.07
Хозяйство у м. Картеш:	
а) на хозяйстве	0.42±0.07
б) на удалении 5 м	0.35±0.13
Хозяйство в Обориной Салме:	
а) на хозяйстве	0.43±0.09
б) на удалении 5 м	0.25±0.10
Хозяйство в Сонострове:	
Контрольная точка:	0.07±0.03
а) на хозяйстве	0.14±0.05
б) на удалении 5 м	0.08±0.03
в) на удалении 10 м	0.04±0.02
Естественное поселение мидий.	
Левин-наволлок:	
Контрольная точка	0.02±0.006
а) над мидиями (банка)	0.06±0.005
б) заросли макрофитов	0.08±0.004

образованному в процессе окисления (Сапожников, 1991). Наши исследования показали, что в разных точках акватории губы Чупа скорость суточного биохимического потребления кислорода изменяется от 0.02 до 0.43 мл О₂/л/сут (табл. 1), что соответствует вышеприведенным типичным значениям БПК для вод Белого моря, однако (и это следует подчеркнуть) из наших данных видно, что максимальные величины этого показателя обнаружены в непосредственной близости от мидиевых поселений. Аналогичная картина показана и для мидиевых хозяйств в бухте Ласпи Черного моря (Куфтаркова и др., 1990). Здесь высокие значения окисляемости и БПК-5, в 2.5—3 раза превышающие значение этих показателей в контрольных точках, отмечены на мидиевых хозяйствах. Такое возрастание значений БПК на акватории хозяйств по всей вероятности, обусловлено поступлением в воду органики в результате жизнедеятельности моллюсков. Так, для мидиевого хозяйства на Белом море (мыс Картеш) показано, что средний суточный рацион всех мидий на данном хозяйстве в летний период составляет 1.2—1.4 млн. ккал., что соответствует 120—140 мг С_{орг} или 240—280 кг органического вещества (Сухотин, 1990). Из потребленной пищи мидия выделяет в процессе метаболизма в виде *РОВ* до 12.5% (Галкина, 1985). Таким образом, поступление *РОВ* в акваторию данного хозяйства составляет около 30 кг/сут. При объеме воды, занимаемой культивируемыми мидиями на данном хозяйстве в 30 000 м³ (Сухотин, Кулаковский, 1990), концентрация метаболитов может достигать здесь 1 г *РОВ*/м³ По-

ступление этих веществ различается по сезонам — в весенне-летний период больше, чем осенью и зимой, но максимальное количество *РОВ* попадает в воду в период нереста моллюсков, который приходится на июнь (Галкина, 1985; Кулаковский, 1987). В составе *РОВ* метаболитов мидий из потребленной пищи возвращаются 43% углерода и примерно по 10% азота и фосфора в виде средне- и низкомолекулярных веществ углеводной и белковой природы (Галкина, 1985). Приведенный расчет поступления в воду растворенных органических веществ метаболитов, несмотря на свою приблизительность, дает представление о мощности потока органики, поступающей в окружающую среду в результате жизнедеятельности мидий и о специфичности биохимических условий в местах массового поселения моллюсков, поэтому мы и относим повышенные значения БПК в акватории хозяйств за счет более высоких (по сравнению с контролем) концентраций легкоокисляемых органических соединений. Тот факт, что влияние этих концентраций локализовано присутствием мидий и не отмечается далее 5 м от их поселений, объясняется, по-видимому, не только интенсивным водообменом, но и высокой скоростью окисления и ассимиляции этих веществ бактериопланктоном. Действительно, наибольшее число бактериальных клеток и, соответственно, более высокие значения их суммарной биомассы находятся в непосредственной близости к субстратам с моллюсками (табл. 2), и практически в этих же точках нами обнаружены повышенные значения БПК (см. табл. 1). Эта тенденция проявляется во все исследованные сезоны. Так, клетки бактерий в незначительном количестве имеются уже в марте, когда акватория губы покрыта целиком льдом толщиной до 1 м, но и в это время количество бактерий на акватории мидиевых хозяйств в слое воды, занимаемом субстратами с мидиями, в 2,5—3 раза больше, чем в поверхностном и придонном слоях, где субстратов нет (см. табл. 2). В более позднее время это «расслоение» воды по содержанию в ней бактерий проявляется еще более заметно и вызвано, без сомнения, жизнедеятельностью мидий, так как на контрольной точке наибольшее количество клеток бактериопланктона в апреле находится в поверхностном слое, а ниже (на 3 и 10 м) количество их уменьшается в 2,5—3 раза (см. табл. 2). По сравнению с контрольными точками в поверхностном слое воды акватории мидиевых хозяйств бактерий также больше. Так, на хозяйстве у мыса Картеш в апреле обнаружено 70—80 тыс. кл/мл, в то время как на контрольной точке в соответственном горизонте их число не превышало 26 тыс. кл/мл. На мидиевых хозяйствах бактериопланктон активно развивается, начиная с апреля, достигая численности 200 тыс. кл/мл в слое 3 м (т. е. слой, который и занимают мидии). Максимальные численности бактерий (600—800 тыс. кл/мл) здесь приходятся на июль—сентябрь, но и в октябре количество клеток бактериопланктона еще велико и сравнимо с их плотностью в июне. В динамике численности бактериопланктона нами отмечены также и межго-

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

Район исследований	Год, сезон	Горизонт, м	Численность, тыс. кл/мл	Биомасса, мг/м³
Устьевая часть	Март, 1986	0	5.3—5.5	0.8±0.2
Контрольная точка (открытая часть губы)	Апрель, 1986	0	15—26	3.9±0.9
		3	5.5—6.0	0.9±0.1
		10	5.6—5.5	0.9±0.1
	Июнь, 1986	0	150—250	30.6±12.0
Мидиевое хозяйство у мыса Картеш	Март, 1986	0	5.5—6.6	1.0±0.2
		3	13.5—20.9	3.1±0.3
		10	3.5—3.7	0.52±0.1
	Апрель, 1986	0	78—80	12.0±3.2
		3	135—200	37.7±3.2
		10	8.0—10.6	1.59±0.2
	Июнь, 1986	0	250—300	45.2±17.0
		3	500—600	98.7±12.0
		10	300—350	52.7±14.2
	Июль, 1982	1	500—600	90.4±12.6
		1982, IX	3	600—800
	1986, IX	3	600—800	120.4±15.3
	1986, X	0	250—300	45.0±8.8
Мидиевое хозяйство в бухте Круглая	Июль, 1982	1	1600—2000	241.7±24.6
		3	560—850	128.9±12.5
Мидиевое хозяйство в Обориной Салме	Июль, 1992	1	700—800	125.8±17.5
Естественное поселение мидий. Левин-наволоки	Июль, 1982	0	1000—1100	165.8±21.5
Соностров, вне мидиевых хозяйств	Апрель, 1986	0	17—22	3.3±0.9
		3	5—9	1.4±0.4

довые колебания. Так, в исследованиях 1986 и 1992 гг. не отмечалась численность клеток в 1 млн/мл и более, в то время как в июле 1982 г. в акватории хозяйства бухты Круглой и в воде над естественным мидиевым поселением у Левин-Наволоки численность клеток колебалась от 1 до 2 млн/мл. Вероятнее всего, такая межгодовая динамика численности бактериопланктона связана с температурными флуктуациями. Так, в июле 1982 г., температура воды в поверхностном слое бухты Круглой достигала 16—18°C, а в 1986 г. температура изменялась в пределах 7.5—10.5°C с июня по сентябрь; лишь в отдельные дни в июле она приближалась к 15°C. В 1992 г. при отборе проб на хозяйстве в Обориной салме температура поверхностного слоя воды равнялась 11°C, а численность бактериопланктона составляла 700—800 тыс. кл/мл. Важным следует считать тот факт, что бактериопланктон продолжает активно развиваться в сентябре—октябре и, по-видимому, в нояб-

ре, когда температура поверхностного слоя воды понижается до 3°C. В сентябре на хозяйстве у мыса Картеш отмечена максимальная численность бактериальных клеток, зарегистрированная для 1986 г. В октябре число бактерий меньше, но находится на уровне, сравнимом с июньским. Для Белого моря такое положение, вероятно, вполне закономерно, поскольку значения температуры воды в 3—5°C еще не являются препятствием для развития микроорганизмов. В Баренцевом море бактериопланктон активно развивается при зимних температурах воды, близких к 0°C. (Теплинская, 1985). Вероятно, это развитие происходит благодаря органике отмирающего фитопланктона, в основном закончившего свою вегетацию. Изменения биомассы бактериопланктона в рассматриваемых нами точках акватории губы Чупа соответствовали изменениям его численности. Начиная с июня, вблизи поселений моллюсков образуемые биомассы бактериопланктона (100—130 мг/м³) по-видимому, достаточны для того, чтобы стать основным источником пищи для некоторых планктонных фильтраторов (Сорокин и др., 1970). Отмеченные нами биомассы бактерий, по всей вероятности, следует рассматривать как постоянный фон, остающийся после потребления бактериопланктона многочисленными фильтраторами, в том числе в той или иной форме и самими мидиями. О действительных количествах бактериальных клеток в акваториях мидиевых хозяйств можно судить по результатам определения бактериальной продукции, которые показали, что в летне-осенний период (июль—сентябрь) продукция бактериопланктона составляет 25—40 мгС/м³/сут. В апреле, когда акватория еще покрыта льдом, продукция бактериальных клеток находится на уровне 6 мгС/м³/сут.; в июне она приближается к 10 мгС/м³/сут., а в октябре понижается до 5—7 мгС/м³/сут. Следует специально отметить, что значительное количество бактериальной массы образуется, когда практически закончена (или еще не началась) вегетация фитопланктона. Можно полагать, что в это время органическое вещество бактериальных клеток становится существенным источником энергии для жизнедеятельности мидий на рассматриваемых промышленных хозяйствах путем как прямого потребления, так и опосредованно, через промежуточные звенья. В водных сообществах в качестве такого звена в первую очередь выступают простейшие (Сорокин, 1982). На основании наших данных можно полагать, что годовая продукция бактерий в акваториях мидиевых хозяйств достигает 600 ккал/м³/год. Если считать, что продукция фитопланктона в прибрежных частях Белого моря не превышает 500—850 ккал/м³/год (Федоров и др., 1974; Галкина и др., 1988), то очевидно, что бактериопланктон относится к важному источнику энергии для обеспечения жизнедеятельности мидий в условиях марикультуры.

Настоящее исследование свидетельствует о многостороннем влиянии мидиевых хозяйств на окружающую среду, главным образом посредством продуктов метаболизма моллюсков. Бакте-

риопланктон, утилизируя эти продукты, в свою очередь может являться существенным источником пищи для мидий, особенно во время понижения или прекращения вегетации фитопланктона. Кроме того, бактерии играют большую роль в трансформации взвешенных органических веществ, поступающих с мидиевых хозяйств и накапливающихся в основном на грунте.

В литературе имеются данные об утилизации бактерий, используемых в качестве пищи мидиями. Наличие высоких концентраций бактериолитического энзима—лизозима в их пищеварительной системе связывалось с ролью этого энзима, скорее, в процессе пищеварения, чем в защите мидий от бактерий (Birkbeck, McNepey, 1982). Вместе с тем в экспериментальных условиях показаны множественные пути влияния продуктов метаболизма беломорских мидий на развитие сообщества бактериопланктона (Галкина, 1985). Так, добавление в среду мантийной жидкости мидий стимулирует развитие бактериопланктона, в то время как «очищенная» мантийная жидкость, содержащая только органические компоненты, напротив, подавляет его развитие. Возможным объяснением такого факта может быть то, что во втором случае эксперимента в очищенной фракции мантийной жидкости имеется высокая концентрация веществ антибиотического действия, относящихся к классу паолинов, которые присутствуют в вытяжках из тканей мидий (Зайцев и др., 1980) и действие которых более подробно обсуждается в специальной работе настоящего сборника. Можно предположить, что такие сложные и многосторонние пути регулирующего воздействия метаболитов мидий на бактериопланктон выработались этими моллюсками в процессе эволюции и способствовали существованию вида, популяции которого образуют мощные естественные поселения. Продукты метаболизма таких массовых поселений моллюсков являются субстратом для развития бактерий, которые используются мидиями в качестве пищи, и в то же время имеется механизм, позволяющий избежать опасности микробного заражения.

Продукты жизнедеятельности мидий оказывают широкий спектр воздействия на многие организмы окружающей среды. Так, имеется ряд данных о специфической регуляции биологически активными веществами (входящих в состав метаболитов животных) многих аспектов жизненного цикла различных представителей морской биоты (Burke, 1984; Morse, 1990; Poulet, Martin-Jezequel, 1983). На Белом море показано влияние функционирующих мидиевых хозяйств на особенности оседания личинок и роста молоди моллюсков последующих генераций (Кулаковский, Шамарин, 1989). Таким образом, растворенные органические вещества метаболитов мидий играют исключительно важную, если, на наш взгляд, не ведущую роль в функционировании экосистем мидиевых поселений, что вытекает из принципов общеорганизменной химической регуляторной коммуникации (Кулаковский, 1988).

Все вышесказанное позволяет рассматривать проблему влияния мидиевых хозяйств на окружающую среду как основную при интенсификации работ по промышленной марикультуре мидий в Белом море.

ЛИТЕРАТУРА

- Галкина В. Н. Роль массовых видов животных в круговороте органических веществ в прибрежных водах северных морей: Автореф. канд. дисс., 1985. 20 с.
- Галкина В. Н., Буяков В. Ю., Рура А. Д. Количественное распределение фито- и бактериопланктона в районе Сонострова // Гидробиологические особенности юго-восточной части Кандалакшского залива в связи с марикультурой мидий на Белом море. Исследования фауны морей. Т. 39(47).— Л., 1988. С. 40—49.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Биология моря, 1979. № 4. С. 68—73.
- Гутвейб Л. Г. Динамика численности, биомассы и продукции бактериопланктонного сообщества бухты Ласпи // Экология моря, 1990. Вып. 36. С. 16—20.
- Зайцев В. П., Ажигхин И. С., Гандель В. Г. Комплексное использование морских организмов.— М., 1980. 249 с.
- Кинне О. Реализм в аквакультуре — точка зрения эколога // Биология моря, 1983. № 6. С. 3—11.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидробиологические и ихтиологические исследования на Белом море. Л., 1987. С. 64—76.
- Кулаковский Э. Е. Экосистемный подход к проблеме марикультуры мидий на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конфер. (Архангельск, сент. 1990 г.).— Архангельск, 1990. С. 213—215.
- Кулаковский Э. Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 183. С. 15—23.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 203. С. 63—75.
- Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Бобко Н. И. Оценка гидрохимических условий бухты Ласпи — района культивирования мидий // Экология моря, 1990. Вып. 36. С. 1—7.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений.— Л., 1980. 224 с.
- Сапожников В. В. Отчет по теме «Экологические исследования Белого моря».— М., 1991. 224 с.
- Сеничева М. И. Характеристика фитопланктона как объекта питания мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в районе марихозяйств бухты Ласпи // Экология моря, 1990. Вып. 36. С. 7—15.
- Сорокин Ю. И. Черное море (природа, ресурсы).— М., 1982. 216 с.
- Сорокин Ю. И. Экосистемы коралловых рифов.— М., 1990. 502 с.
- Сорокин Ю. И., Петипа Т. С., Павлова Е. В. Количественное исследование пищевой роли морского бактериопланктона // Океанология, 1970. Т. 10. Вып. 2. С. 332—340.
- Сухотин А. А. Эколого-физиологические исследования *Mytilus edulis* L. в условиях культивирования на Белом море: Автореф. канд. дисс., 1990. 20 с.
- Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е. Подходы к оценке оптимальной нагрузки акватории при организации мидиевых хозяйств на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конфер. (Архангельск, сент. 1990).— Архангельск, 1990. С. 225—226.

- Теплинская Н. Г.* Бактериопланктон и бактерии — деструкторы органического вещества // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря.— Апатиты, 1985. С. 74—99.
- Федоров В. Д., Корсаков М. Н., Бобров Ю. И.* Некоторые итоги изучения первичной продукции фитопланктона // Гидробиол. журн., 1974. Т. 10. Вып. 5. С. 9—14.
- Birkbeck T. H., McHenerly J. G.* Degradation of bacteria by *Mytilus edulis* // Marine Biology., 1982. Vol. 72. N 1. P. 7—15.
- Burke R. D.* Pheromonal control of metamorphosis in the Pacific sand dollar *Dendraster excentricus* // Science, 1984. Vol. 225. P. 442—443.
- Morse D. E.* Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // Bull. Mar. Sci., 1990. Vol. 46. N 2. P. 465—483.
- Poulet S. A., Martin-Jezequel V.* Relationship between dissolved free aminoacids, chemical composition and growth of the marine diatom *Chaetoceros debile* // Mar. Biol., 1983. Vol. 77. N 1. P. 93—103.

Summary

V. N. Galkina, E. E. Kulakowski

INFLUENCE OF THE MUSSEL FARM ON THE ENVIRONMENT IN THE WHITE SEA. BACTERIOPLANKTON

The peculiar biochemical environment is formed in the places occupied by the mussel farms. Owing to the living mussel activity the different organic substances come into the water. It is a base for bacterial development. The intensive development of bacterioplankton in the mussel farm's waters compared to control places (without mussel farms) is shown. The trophic significance of bacterioplankton for the cultivated molluscs is discussed.

УДК 594.124:591.524.11

С. М. Чивилев, Ю. С. Миничев

Биологический НИИ Санкт-Петербургского университета

ВОЗДЕЙСТВИЕ БЕЛОМОРСКОГО МИДИЕВОГО ХОЗЯЙСТВА НА БЕНТОС

Проведен четырехлетний цикл наблюдений за сукцессией бентосного сообщества под мидиевым (*Mytilus edulis*) хозяйством в губе Никольской. В первые два года существования хозяйства значительно возрастает видовое разнообразие (в 2—3 раза) и биомасса (в 2—5 раз) бентоса. В 3—4 годы структура бентосного сообщества упрощается: доминируют 1—2 вида-оппортуниста, биомасса становится в 2—3 раза меньше первоначальной. Предполагается, что происходящие изменения связаны с поступлением избыточного количества органических веществ с мидиевого хозяйства и накоплением их в грунте. После превышения 9—10% концентрации органических веществ в грунте происходит деградация бентосного сообщества.

В настоящее время все большее распространение в мире приобретают культурные морские хозяйства по выращиванию водорослей, моллюсков, ракообразных. В нашей стране основными объектами марикультуры являются двустворчатые моллюски: гребешки и мидии. Такие хозяйства есть на берегах всех обжитых морей (Спичак, 1979; Федоров, 1987; Иванов и др., 1989), в том числе и на Белом море.

Марикультура беломорской мидии уже имеет сравнительно длительную историю. Усилиями большого коллектива исследователей (ЗИН РАН, СПбУ, СевПИПРО) разработана биотехнология выращивания мидий в подвесной культуре с урожайностью не менее 200 т с гектара (Кулаковский, 1980; Кулаковский, Кунин, 1983). Конечно, этот искусственный биоценоз, подвешенный в толще воды, будет оказывать влияние на окружающую его экосистему и изменять ее, однако все полученные ранее данные о воздействии мидиевого хозяйства на естественные биоценозы относятся к более теплым морям. Марикультура на Белом море в этом отношении представляет собой уникальный опыт. Изучены пока только некоторые кратковременные изменения в естественных биоценозах под влиянием марикультуры (Голиков, Скарлато, 1979; Галкина и др., 1982). Для арктических экосистем совер-

шенно неизвестны предельные нагрузки, допустимые со стороны марихозяйства. Пока было неизвестно, с какой скоростью будет изменяться естественная бентическая макрофауна в зоне воздействия культурных хозяйств. Сейчас никто не сможет достоверно спрогнозировать масштабы изменений структурных характеристик экосистем арктических морей, которые могут произойти при превышении предельно допустимых нагрузок со стороны марикультуры. До конца непонятна связь между естественными и искусственными поселениями мидий. Подобные вопросы и нерешенные проблемы можно перечислять еще долго.

Основной целью нашей работы и было изучение влияния мидиевого хозяйства (МХ) на бентосное сообщество в районе установки хозяйства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основным материалом для работы послужили количественные дночерпательные сборы 1990—1992 гг., проведенные в районе мидиевого хозяйства в губе Никольской (Кандалакшский залив). Хозяйство было установлено в 1988 г. над глубинами 25—28 м. Схема расположения станций приведена на рис. 1. Сбор материала проведен в 5 повторностях в июле 1990 г. (далее эти станции обозначены индексом «1» при буквенном обозначении станции), в сентябре 1992 г. (индекс «2»), в июле 1991 г. (индекс «3»), в сентябре 1991 г. (индекс «4»), в июле 1992 г. (индекс «5»). Для того, чтобы получить представление о состоянии бентосной фауны губы Никольской до установки МХ, был взят материал со станций, расположенных в 150—300 м от МХ на глубинах 19, 28, 38—40 м (станции «F», «H», «G» соответственно). Количественные сборы выполнены дночерпателем ДН-0.025, на каждой станции взяты по 3 пробы. Грунт промыт через сито с размером ячеи 0.65 мм.

Бентосная съемка сопровождалась параллельным сбором проб грунта для последующего определения содержания органического вещества методом сухого сжигания. Грунт брали грунтовой трубкой диаметром 44 мм. Воздушносухие навески грунта сжигали в муфельной печи при температуре $525 \pm 10^\circ\text{C}$.

Структура отдельных станций и сообществ (групп станций) с точки зрения информационного содержания системы оценивалась по индексу разнообразия Шеннона—Уивера.

Определение сходства фаунистических описаний основано на анализе нормированных количественных характеристик бентоса на отдельных станциях (плотность поселения в экз./м²). При проведении этого анализа были использованы только данные за 1990 и 1991 гг. Фаунистическое сходство определено по коэффициенту Чекановского, результаты сравнения сходства станций после проведения процедуры последовательной кластеризации представлены в виде дендрограммы.

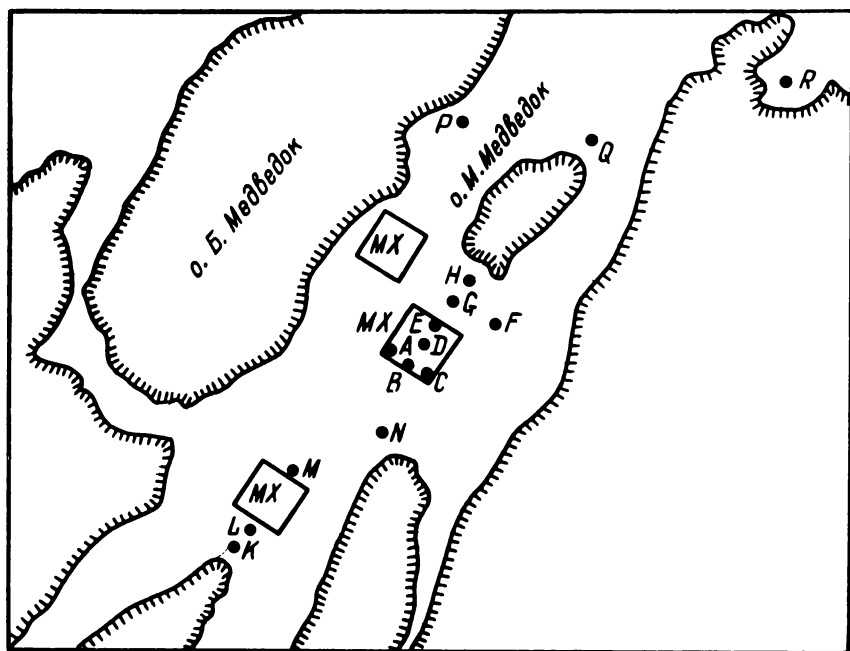


Рис. 1. Схема расположения бентосных (A—H) и грунтовых (A—R) станций в губе Никольской

В 1992 г. содержание органических веществ в грунте: станция K — $4.83 \pm 0.47\%$; L — $5.85 \pm 0.36\%$; M — $8.54 \pm 1.45\%$; N — $7.68 \pm 0.78\%$; P — 2.94% ; Q — $5.45 \pm 1.13\%$; R — $2.16 \pm 0.25\%$. Данные по станциям A—H приведены в табл. 2. МХ — мидиевые хозяйства

Кроме того, в нашем распоряжении были данные за 1988 и 1989 гг. по количественному развитию бентоса на станциях «А», «В» и «С», полученные соответственно Н. Г. Поповым и А. В. Сытовым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общий список бентосных организмов, обнаруженных в районе МХ, по результатам наблюдений 1988—1992 гг. включает 115 названий (табл. 1). В 1988—1989 гг. список бентосных организмов включал 47 названий, а список 1990—1992 гг., периода, в который мы проводили более подробные исследования бентоса, состоит из 108 названий. Виды из некоторых групп не идентифицировались.

За три последних года в бентосе произошли существенные изменения. Очень заметно сократилось количество видов бентоса под МХ. В 1990 г. здесь были отмечены 85 видов, в 1991 г. — 28 видов, а в 1992 г. — только 25 видов. На станции «G», которая расположена возле МХ в зоне локальной депрессии, в 1990 г. были найдены 25 видов, а в 1991 г. — только 5. В 1990 г. на станции «G» существовала превосходная популяция *Portlandia arctica* (более

Список организмов, обнаруженных в дночерпательных пробах
под подвесным мидиевым хозяйством в губе Никольской Белого моря
в 1988—1992 гг.

Организмы	1988	1989	1990	1991	1992
POLYCHAETA					
1. <i>Ampharete acutifrons</i>			MX		
2. <i>Ampharete vega</i>				Ф	
3. <i>Ampharetidae</i> gen. sp. juv.				MX, Ф	
4. <i>Amphitrite cirrata</i>			MX	MX	MX
5. <i>Antinoella badia</i>			Ф	Ф	
6. <i>Antinoella sarsi</i>			MX	Ф	
7. <i>Apistobanchus</i> sp.			MX, Ф	Ф	
8. <i>Aricidea nolani</i>		MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
9. <i>Brada granulata</i>			Ф*		
10. <i>Brada villosa</i>			MX, Ф*		
11. <i>Capitella capitata</i>			MX, Ф	MX, Ф	MX
12. <i>Castalia punctata</i>			MX	MX	
13. <i>Chaetozone setosa</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
13. <i>Chone infundibuliformis</i>		MX	MX, Ф	Ф	
15. <i>Chone</i> sp.			MX		
16. <i>Cirratulus cirratus</i>		MX	MX		
17. <i>Cossura longicirrata</i>			MX, Ф	MX, Ф	
18. <i>Diplocirrus longisetosus</i>			Ф	Ф	
19. <i>Dorvillea kastjani</i>			MX, Ф	MX, Ф	MX
20. <i>Ephesia gracilis</i>			MX		
21. <i>Eteone longa</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
22. <i>Euchone analis</i>			MX, Ф*	Ф	
23. <i>Eulalia viridis</i>			MX		
24. <i>Eusyllis</i> sp.				Ф	
25. <i>Exogone</i> sp.			MX		
26. <i>Flabelligera affinis</i>		MX	MX		
27. <i>Harmathoe imbricata</i>			MX	MX, Ф	MX
28. <i>Laonice cirrata</i>	MX	MX			
29. <i>Laonome kroyeri</i>			MX	Ф	
30. <i>Lepidonotus squamatus</i>			MX		
31. <i>Lumbrinereis fragilis</i>			MX	Ф	
32. <i>Maldane sarsi</i>		MX	MX, Ф	MX	MX
33. <i>Maldaniidae</i> gen. sp.		MX			
34. <i>Micronephthys minuta</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
35. <i>Microspio theeli</i>			Ф	Ф	
36. <i>Myriochele oculata</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	
37. <i>Nemidia torelli</i>			MX		
38. <i>Nephthys ciliata</i>		MX	MX, Ф	Ф	
39. <i>Nereis pelagica</i>			MX		MX
40. <i>Nereis virens</i>			MX		

Организмы	1988	1989	1990	1991	1992
41. <i>Nereis</i> sp.					MX
42. <i>Nicomache minor</i>		MX	MX, Ф	Ф	
43. <i>Nicomache</i> sp.			MX		
44. <i>Pectinaria hyperborea</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	
45. <i>Pholoe minuta</i>		MX	MX, Ф	Ф	
46. <i>Phyllodoce maculata</i>			MX	Ф	MX
47. <i>Polycirrus medusa</i>			MX		
48. <i>Polydora ciliata</i>				MX	
49. <i>Polydora quadrilobata</i>			MX		
50. <i>Praxillella praetermissa</i>	MX	MX	MX, Ф	Ф	
51. <i>Prionospio cirrifera</i>		MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
52. <i>Proclea graffi</i>			MX		
53. <i>Pygospio elegans</i>		MX			
54. <i>Rhodine gracilior</i>		MX	MX, Ф	Ф	
55. <i>Rhodine loveni</i>			Ф	Ф	
56. <i>Scalibregma inflatum</i>		MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
57. <i>Scoloplos armiger</i>	MX	MX	MX, Ф	Ф	
58. <i>Spio filicornis</i>		MX	MX, Ф		
59. <i>Syllis oerstedii</i>			MX, Ф	Ф	MX
60. <i>Terebellides stroemi</i>			MX, Ф	Ф	
61. <i>Terebellidae</i> gen. sp. juv.			MX		
62. <i>Tharyx marioni</i>			MX, Ф*		
63. <i>Thelepus cinnatus</i>			MX		
MOLLUSCA					
64. <i>Buccinum</i> sp.		MX			
65. <i>Chaetoderma</i> sp.			MX		
66. <i>Crenella decussata</i>				Ф	
67. <i>Cuthona pustulata</i>			MX		
68. <i>Cylichna scalpta</i>	MX	MX	MX	Ф	
69. <i>Dacridium vitreum</i>				Ф	
70. <i>Elliptica elliptica</i>		MX		Ф	
71. <i>Hiatella arctica</i>		MX	MX		MX
72. <i>Lepeta caeca</i>				Ф	
73. <i>Macoma calcarea</i>	MX	MX	MX, Ф	Ф	
74. <i>Mya truncata</i>			MX	MX, Ф	
75. <i>Mytilus edulis</i>		MX	MX, Ф	MX	MX
76. <i>Nicania montaqui</i>			MX	Ф	
77. <i>Nuculana pernula</i>			Ф	Ф	
78. <i>Onoba</i> sp.			MX		
79. <i>Portlandia arctica</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	
80. <i>Thyasira gouldi</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
81. <i>Trichotropis borealis</i>				Ф	
82. <i>Yoldia hyperborea</i>	MX	MX	MX		

Организмы	1988	1989	1990	1991	1992
CRUSTACEA					
83. <i>Aceroides latipes</i>		MX			
84. <i>Balanus balanoides</i>					MX
85. <i>Brachydiastylis resima</i>			MX, Ф		
86. <i>Diastylis glabra</i>	MX	MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
87. <i>Diastylis scorpioides</i>	MX	MX	MX, Ф	Ф	
88. Cumacea gen. sp.	MX	MX			
89. Gammaridae gen. sp.		MX	MX, Ф	MX, Ф	MX
90. <i>Lamprops fuscata</i>			Ф		
91. <i>Leptognathia sarsi</i>	MX	MX	MX	Ф	
92. <i>Leucon nasicooides</i>			Ф		
93. <i>Monoculodes pallidus</i>		MX			
94. Mysidae gen. sp.			MX		MX
95. <i>Nebalia bipes</i>			MX		MX
96. <i>Phylomedes globosus</i>		MX	MX, Ф	Ф	
COELENTERATA					
97. Actinaria gen. sp.			MX		
98. <i>Edwardsia</i> sp.			MX	MX	
99. <i>Haliactis arctica</i>			MX		
100. <i>Perigonimus yoldia-arcticae</i>			Ф*		
ECHINODERMATA					
101. <i>Asterias rubens</i>			MX	MX	
102. <i>Chiridota laevis</i>	MX	MX	MX		
103. <i>Ophiopholis aculeata</i>				Ф	
104. <i>Ophiura robusta</i>	MX	MX	MX		MX
105. <i>Stegophiura nodosa</i>	MX			MX, Ф	
PISCES					
106. <i>Cyclopterus lumpus</i>			MX	MX	
107. <i>Zoarces viviparus</i>			MX		
ПРОЧИЕ					
108. <i>Bolthenia echinata</i>				Ф	
109. <i>Molgula</i> sp.				Ф	
110. <i>Saccoglossus mereschkowski</i>			MX	MX, Ф	
111. Nemertini gen. sp.		MX	MX, Ф	Ф	
112. Nematodae gen. sp.			MX	MX, Ф	
113. Planaria gen. sp.			MX		
114. Chironomidae gen. sp.1			MX, Ф		MX
115. <i>Sycon</i> sp.				Ф	

Примечание. MX — организм обнаружен на станциях под мидиевым хозяйством, Ф — организм обнаружен на «фоновых» станциях («F» и «H»), * — организм обнаружен на станции «G».

**Характеристика бентоса в районе подвешного мидиевого хозяйства
в губе Никольской**

Станция	Биомасса мидий, г/м ²	Биомасса бентоса, г/м ²	Общая биомасса, г/м ²	Биомасса <i>Capitella capitata</i> , г/м ²	Индекс Шеннона—Уивера, бит	Содержание орг. в-ва в грунте, %
A1	72.53	100.41	172.94	0.03	4.19	8.42
B1	381.33	222.15	603.48	0.47	3.71	8.85
C1	31.87	89.86	121.73	0.01	3.69	8.21
D1	85.33	74.37	159.70	4.12	3.41	9.29
E1	227.33	207.89	435.22	1.87	3.95	9.70
F1	0.0	24.62	24.62	0.03	3.88	3.10
G1	0.0	170.46	170.46	0.21	2.96	7.19
H1	0.20	42.63	42.83	0.01	4.07	5.44
A2	286.67	79.53	366.20	0.03	4.19	—
B2	62.20	60.40	122.62	1.00	3.73	—
C2	19.33	34.38	53.71	1.93	3.06	—
D2	83.33	62.47	145.80	4.05	2.99	—
E2	121.33	68.11	189.44	1.47	3.34	—
A3	52.00	35.69	87.69	13.73	2.57	6.88
B3	203.53	16.00	219.53	12.26	0.98	11.47
C3	266.67	69.13	335.80	41.20	2.04	10.10
D3	190.67	4.77	195.44	4.71	0.45	10.27
E3	338.67	9.77	348.44	9.08	0.72	11.28
F3	0.0	163.16	163.16	0.0	3.83	4.40
G3	0.0	14.14	14.14	13.12	0.22	10.87
H3	0.0	42.06	42.06	0.57	4.17	5.67
B4	0.0	9.94	9.94	9.26	0.89	—
D4	0.0	9.26	9.26	8.91	0.28	—
F4	0.0	46.52	46.52	0.0	4.32	—
A5	397.30	26.08	423.38	6.01	0.67	9.56
B5	140.00	36.80	176.80	25.93	0.17	9.29
C5	>5000	48.32	5048.32	10.10	0.78	8.79
D5	0.0	39.72	39.72	25.93	0.11	10.96

1000 экз/м²), в 1991 г. эти моллюски полностью исчезли. На «фоновых», характеризующих ненарушенное сообщество станциях «F» и «H» видовое разнообразие возросло за этот период с 43 до 60 видов. По биомассе в 1990—1992 гг. в бентосе доминируют мидии *Mytilus edulis*, но их биомасса из-за двух разнонаправленных процессов (поступления мидий на дно и их гибели там), испытывает значительные колебания (от 0 до 380 и более г/м²) (табл. 2)

Другой характерной чертой бентоса под МХ стало заметное увеличение биомассы оппортунистических полихет *Capitella capitata* (1990 г.— 1.5 г/м², 1991 г.— 14.17 г/м², 1992 г.— 17.0 г/м²) и *Scalibregma inflatum* (1990 г.— 0.04 г/м², 1991 г.— 0.51 г/м², 1992 г.— 13.3 г/м²) В целом биомасса «немидийного» (т. е. всех

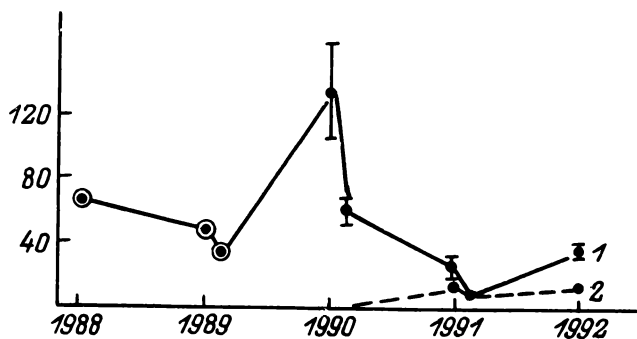


Рис. 2. Динамика биомассы бентоса под мидиевым хозяйством: 1 — биомасса «немидийного» бентоса, 2 — биомасса полихет *Capitella capitata*. По оси ординат — величина биомассы (г/м²)

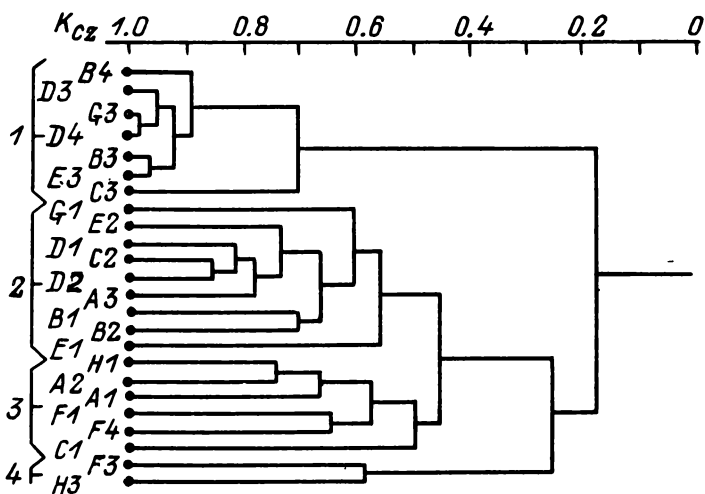


Рис. 3. Дендрограмма сходства фаунистических описаний бентоса на станциях в районе мидиевого хозяйства
A1—F4 — бентосные станции; 1, 2, 3, 4 — группы станций, выделяемые на уровне сходства 0.47.
По оси ординат — величина индекса Чекановского

бентосных организмов за исключением мидий) бентоса имеет отчетливую тенденцию к снижению (рис. 2). Некоторое увеличение биомассы, которое видно на графике, объясняется возрастанием биомассы двух названных полихет.

Проведенный кластерный анализ показал, что на уровне сходства 0.47 (рис. 3) все станции объединяются в 4 группы. Такое разделение станций на группы можно легко объяснить.

1. 1 группа станций: B3, B4, C3, D3, D4, E3, G3. Эти станции можно отнести к зоне сильного воздействия МХ на бентосное сообщество. Все станции выполнены в 1991 г., здесь обнаружены наиболее высокие концентрации органических веществ в грунте

за период двухлетних наблюдений (см. табл. 2). Фауна на этих станциях наиболее бедная (21 вид беспозвоночных). Индекс разнообразия — 1.55 бита.

2 группа станций: А3, В1, В2, С2, D1, D2, Е1, Е2, G1. В эту группу объединили станции, выполненные в основном в 1990 г., т. е. когда влияние МХ на бентос было более слабым, а в грунте было накоплено чуть меньше органических веществ. Фауна на этих станциях весьма богатая — 80 видов. Индекс разнообразия — 3.53 бита.

3 группа станций: А1, А2, С1, F1, F4, H1. На станциях этой группы фауна еще менее подвержена влиянию МХ. За исключением станции «F4», все станции выполнены в 1990 г. и расположены либо за пределами МХ, либо на углах МХ (станции «А» и «С»). Все эти станции расположены в зоне умеренного влияния МХ, где проявляются положительные черты соседства искусственного биоценоза и естественного. Бентос разнообразен (76 видов) и обилен. Индекс разнообразия — 4.52 бита.

4 группа станций: F3, H3. Эта группа образована двумя станциями, фауна которых может характеризовать малонарушенное бентосное сообщество 1991 г. Здесь отмечены 47 видов беспозвоночных, индекс разнообразия — 4.17 бита.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные по количественному развитию бентоса под МХ за 1988—1989 гг. позволяют проследить за изменениями биомассы бентоса в течение 5 лет.

Биомасса донной псевдопопуляции мидий в первые 2 года увеличивалась медленно. В дальнейшем, когда мидии на навесных субстратах подросли, увеличилось осыпание живых мидий на дно и их биомасса на глубине 25—28 м (см. табл. 2).

Развитие немидийного бентоса под МХ в 1988—1992 гг. проходило в два этапа. До лета 1990 г. включительно биомасса бентоса либо сохранялась на прежнем уровне, либо увеличивалась (см. рис. 2, табл. 2). Изменялась в этот период и структура сообщества бентоса: увеличилось количество двусторчатых моллюсков. Видовое разнообразие бентоса под МХ в этот период было выше, чем в ненарушенном сообществе (рис. 4). Начиная с сентября 1990 г., биомасса немидийного бентоса стала снижаться (см. рис. 2), упав в сентябре 1991 г. до минимальной величины (около 9.6 г/м²). После сентября 1990 г. снижается и видовое разнообразие (см. рис. 4), хотя в 1992 г. оно немного возросло.

Графики (см. рис. 2 и 4) показывают нам, что наиболее неблагоприятный для бентоса период начался осенью 1990 г. и продолжался до осени 1991 г., т. е. пришелся на третий год существования МХ. При анализе этих графиков может создаться ошибочная картина нормализации в 1992 г. ситуации в бентосном сообществе: биомасса и видовое разнообразие, хоть и не достигли еще нормального (фонового) уровня, но возрастают. На самом деле структура сообщества в 1992 г. продолжает упрощаться:

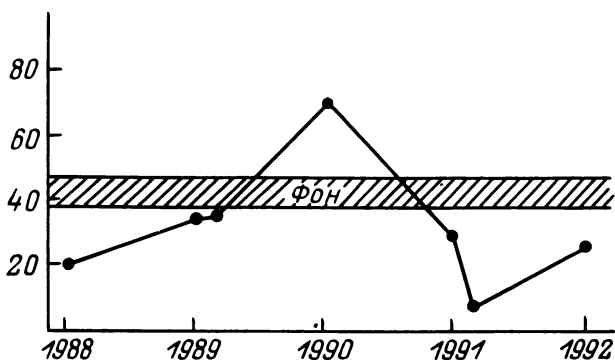


Рис. 4. Динамика видового разнообразия бентоса под мидиевым хозяйством «ФОН» — видовое разнообразие ненарушенного сообщества. По оси ординат — количество видов, обнаруженных в бентосе

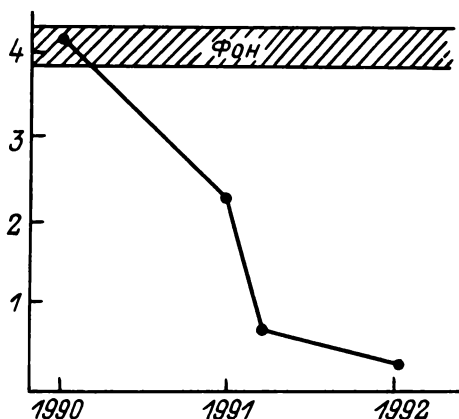


Рис. 5. Динамика изменения информационного индекса Шеннона—Уивера в бентосном сообществе под мидиевым хозяйством «ФОН» — диапазон изменения индекса в ненарушенном сообществе. По оси ординат — значение индекса (бит/особь)

на долю двух видов-оппортунистов приходится около 80% биомассы (*C. capitata* — 45%, *Sc. inflatum* — 35%) и более 98% численности (*C. capitata* — 97.4%, *Sc. inflatum* — 0.8%). При анализе такой ситуации удобно пользоваться мерой информации в системе, и использование индекса Шеннона—Уивера будет весьма показательно. Для ненарушенного бентосного сообщества его величина будет около 4 бит (рис. 5, табл. 2), а в 1992 г. индекс сообщества под МХ был только 0.3 бита. Неутешительно выглядит и межгодовое изменение величины индекса (см. рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного анализа мы можем сделать заключение о том, что негативное влияние МХ на донную фауну с течением времени существования конкретного МХ в г. Никольской усиливается. Влияние это выражается в снижении видового разнообразия и количественного развития бентоса, т. е. упрощается структура бентосного сообщества. В первую очередь упрощение структуры сообщества отмечено на станциях, расположенных в центре МХ (станция «Д») и ближе к середине МХ (станции «В» и «Е»). На углах МХ эти же изменения происходят позже.

С чем связана такая деградация бентосного сообщества? В качестве наиболее возможного ответа на этот вопрос мы можем предложить следующую версию: МХ загрязняет бентосное сообщество излишними органическими веществами (ОВ). По отношению к естественному бентосному сообществу МХ является внешним источником ОВ. ОВ из МХ могут транспортироваться тремя путями: 1 — с экскретами мидий; 2 — с живыми и мертвыми опадающими мидиями и другими организмами, селящимися на мидийных субстратах и в друзьях мидий; 3 — в форме растворенных органических веществ (РОВ).

1. Ежегодно МХ выбрасывает в окружающую среду громадное количество экскретов. Экскреторная активность может быть оценена следующим образом. Непосредственное улавливание экскретов на глубине 5—7 м в 1989 г. показало, что на этой глубине выпадает 780 г. экскретов/м² за сезон. Экстраполяция данных 1990 г. по экскреторной активности отдельных особей *M. edulis* на все МХ позволило оценить сезонное поступление экскретов в 1240 г/м². По модели МХ 1991 г. (Максимович, Миничев, 1992) можно оценить поступление экскретов в 2000 г/м² за сезон. Как видно, величины, полученные разными способами, согласуются вполне удовлетворительно.

2. Об активности осыпания мидий мы можем судить только по величине биомассы мидий на дне. Как уже говорилось, биомасса мидий колеблется в широких пределах. На наш взгляд, наиболее активно осыпание происходит на третий год. Очевидно, именно в этот период масса мидий на субстратах достигает критических величин, биосус не выдерживает нагрузки, и обрываются целые дружки мидий. Во время уборки урожая мидий (1992 г.) обрываются даже несущие мидийные субстраты (см. табл. 2, станция С5), но это уже не биологическая проблема.

3. Оценки выделяемых РОВ мы не производили, но думаем, что для бентосного сообщества под МХ, где сестонофаги и фильтраторы сравнительно редки, РОВ не очень значимы, однако некоторые экстраметаболиты мидий, способные регулировать развитие бактерий (Скарлато, Алексеев, Кулачкова, 1992), могут играть особую роль в процессах минерализации ОВ на дне.

В качестве интегрального показателя поступления ОВ на дно

мы выбрали концентрацию *ОВ* в грунте. Сравнив данные по фоновым станциям «*Ф*» и «*Н*» с остальными (см. табл. 2), видим, что на дне в районе *МХ* со временем происходит накопление *ОВ*. Для сопоставления данных по нашей сетке станций («*А*»—«*Н*») с прилегающей акваторией, мы провели в 1992 г. дополнительное исследование грунтов губы Никольской (см. рис. 1). Оказалось, что нормальное содержание *ОВ* в грунтах губы 2—6%. Концентрации *ОВ* более 6% должны быть приняты за повышенные.

Для донного сообщества существует, очевидно, какой-то максимум концентрации *ОВ*, превышение которого приводит к возникновению дефицита кислорода в придонных слоях воды и деградации структуры сообщества. На наш взгляд, для конкретного *МХ* в губе Никольской таким порогом будет величина 9—10%, но это скорее интуитивная оценка, чем обоснованная.

Избежать чрезмерного повышения концентрации органических веществ в грунте под *МХ* можно различными способами:

1) устанавливать плоты-носители *МХ* реже, чем это практикуется сейчас;

2) изымать урожай мидий на второй или, что хуже, третий год, т. е. использовать мидии в возрасте 1+ или 2+;

3) рассеивать экскреты мидий на возможно большей площади, т. е. устанавливать *МХ* над большими глубинами или в зоне сильных течений, или рядом с резким увеличением глубины (свалом);

4) использовать другую конструкцию субстратов, которая исключила бы осыпание друз мидий в возрасте 2+.

ЛИТЕРАТУРА

- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // *Океанология*, 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 321—324.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // *Биология моря*, 1979. № 4. С. 68—73.
- Иванов В. Н., Холодов В. И., Сеничева М. И., Пиркова А. В., Булатов К. В. Биология культивируемых мидий.— Киев, 1989. 100 с.
- Кулаковский Э. Е. Проблемы и достижения культивирования беломорских мидий // Научно-технические проблемы развития марикультуры.— Владивосток, 1980. С. 41—43.
- Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Теоретические основы культивирования мидий в Белом море.— Л., 1983. 36 с.
- Максимович Н. В., Миничев Ю. С. Прогностическая оценка параметров поселения беломорских мидий в условиях подвешного выращивания // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.— Петрозаводск, 1992. С. 232—233.
- Скарлато О. А., Алексеев А. П., Кулачкова В. Г. Некоторые итоги выполнения проекта «Белое море» в 1986—1990 и 1991 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.— Петрозаводск, 1992. С. 3—10.
- Спичак С. К. Мидия как объект аквакультуры в Азовском море // Рыбное хозяйство, 1979. № 4. С. 20—21.
- Федоров А. Ф. Продукционные возможности мидии (*Mytilus edulis* L.) в марикультуре Мурмана.— Апатиты, 1987. 104 с.

S u m m a r y

S. M. Chivilev, Yu. S. Minichev

INFLUENCE OF THE WHITE SEA BLUE MUSSEL CULTURE FARM ON THE BENTHOS

On the basis of 4-year observations of benthos under the hanging blue mussel (*Mytilus edulis*) culture in the Nikolskaya Inlet it was shown that during the first two years the species diversity and benthos biomass increases greatly under the culture, while later the benthos community degrades dramatically. Organic matter from the mussel culture accumulated in the sediments and, later, the excess of organic matter leads to the formation of oxygen-poor bottom zones, and a depopulation of the bottom communities. In the case studied, the maximum permissible organic matter concentration in the sediment was 9—10%.

УДК 594.124:591.3

Э. Е. Кулаковский, Л. П. Флячинская

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**ОСОБЕННОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ
БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS* L.).
ФОРМИРОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ РЕГУЛЯТОРНЫХ СИСТЕМ**

Исследовано формирование элементов регуляторных систем в ходе личиночного развития мидий. Используя методики гистохимического выявления биологически активных веществ выявлена их локализация и соотношение на полутонких срезах. Показаны аномальные картины личиночного развития. Обсуждаются вопросы регуляции процесса личиночного развития мидий в связи с задачами марикультуры.

Важным звеном в комплексе исследований, имеющих целью создание теоретических основ марикультуры, являются данные по онтогенетическому развитию объекта культивирования. Наличие достаточного количества личинок в тех или иных акваториях в соответствующее время является необходимым условием функционирования промысловой мидиевой марикультуры, делающей сейчас свои первые шаги на Белом море (Кулаковский, 1987). С точки зрения марикультуры мидий большое значение имеют не только количественные, но также и качественные данные о состоянии личиночного пула в планктоне акватории. Дело в том, что практически ежедневно, в течение ряда лет, в летний сезон (июль—сентябрь), анализируя распределение личинок мидий в акватории губы Чупа (вблизи от ББС ЗИН РАН, мыс Картеш), мы обратили внимание на случаи обнаружения в планктоне погибших личинок, причем иногда в довольно значительных количествах. Так, в августе 1992 г. в 11:00 при взятии проб в поверхностном горизонте (0—1 м) было выявлено до 50% погибших личинок на стадии велигера. При взятии повторной пробы в тот же день и в том же месте, но в 15:00, погибших личинок отмечено не было.

Имеющиеся к этому времени наши данные по личиночному развитию мидий в лабораторных условиях, вместе с наблюдением за качественным состоянием личинок в планктоне, позволили

предположить об имеющихся аномалиях в личиночном развитии этих животных и поставить вопрос о специальном их изучении в связи с задачами марикультуры. Поскольку развитие животных в значительной степени определяется функционированием элементов их регуляторных систем, включая, в частности, для моллюсков, регуляцию метаморфоза и процессов оседания (Morse, 1990), в настоящей работе значительное внимание уделяется становлению элементов регуляторных систем (нервной и нейро-секреторной) в норме и при различных аномалиях в личиночном развитии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июле—августе 1988—1991 гг. на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН, расположенной в Чупинской губе Кандалакшского залива Белого моря.

Для работы использовали материал, полученный в условиях массовых лабораторных культур. Поздние стадии отбирали из планктона. Для получения половых продуктов использовали 3- и 4-летних мидий (50—60 мм) из экспериментального мидиевого хозяйства. Способы стимуляции нереста были следующие:

1. Инъекция в гонаду готового к нересту животного 0.5 М раствора хлористого калия из расчета 1 мл на особь. Нерест наступает через 1.5—2 ч после стимуляции.

2. Постепенное, в течение 2—3 ч, повышение температуры на 5—6°C по сравнению с температурой воды в природе. Нерест наступал через 3—4 ч. По нашим наблюдениям данный способ позволял получить более жизнеспособное потомство.

Искусственное осеменение производилось путем добавления 4—5 капель взвеси спермиев в стакан объемом 300 мл с профильтрованной морской водой, в котором находилась приблизительно четверть яиц, выметанных одновременно одной самкой. Процесс оплодотворения контролировался визуально, при помощи микроскопа. После появления направительных телец сперма удалялась.

Дальнейшее развитие происходило в сосудах объемом 1000 мл с ежедневной сменой воды на 1/3 от общего объема. Температура поддерживалась около 10°C, поскольку темпы развития в таких условиях были наиболее адекватны целям наших исследований. Кормление личинок с 3-го дня развития осуществлялось одноклеточными водорослями *Monochrysis* sp. и *Dunaliella* sp.

Выявление элементов регуляторных систем осуществлялось следующими методами.

1. Выявление биогенных моноаминов с помощью глиоксиловой кислоты (De La Torre, Surgeon, 1976). Для работы с мелкими личинками (до 250 мкм) использовался следующий вариант оригинальной методики. Живые личинки помещались на 5 мин в каплю раствора на предметном стекле (раствор: 46 мг глиоксиловой

кислоты растворяли в 2/3 мл дистиллированной воды. Содой (NaHCO_3) pH этого раствора доводили до 7.0. Затем добавляли 1/3 мл фосфатного буфера и 5 мг сахарозы). Препарат после удаления раствора высушивали в термостате при температуре 60°C в течение 15—20 мин. После этого на объект наносили вазелиновое масло и препарат просматривали в люминисцентном микроскопе «Люмам-1». В качестве контроля использовали инкубацию личинок в вышеприведенном растворе, но без глиоксиловой кислоты.

2. Выявление ацетилхолинэстераз путем осаждения комплекса тиохалин—йод ацетатом меди с последующей обработкой препарата сульфидом натрия (Koelle, Fridenvald, 1949). В качестве субстрата реакции использовали тиохалин фирмы «Serva».

Методику использовали в следующем варианте:

- Раствор 1. Ацетилхолин (АТХ) — 28 мг,
 H_2O дист.— 4 мл,
 Ацетат меди — 0.52 мл 2% раствора,
Раствор 2. Ацетат натрия — 6.0 мл 8.2% раствора,
 Уксусная кислота — 0.8 мл 6% раствора,
 Ацетат меди — 0.4 мл 2% раствора,
 Глицин — 0.8 мл 0.19% раствора.

Раствор 1 (после проявления в нем красно-коричневого осадка) профильтровывали в раствор 2. В полученную смесь растворов добавляли 10 мл дистиллированной воды.

Личинки фиксировали 10 мин в 4% нейтральном формалине и после тщательной отмывки в дистиллированной воде помещали в приготовленный раствор. Появление окраски контролировали при помощи микроскопа. Время инкубации составляло не менее 6 ч. После инкубации хорошо отмывые в дистиллированной воде личинки фиксировали в 10% растворе формалина и помещали в глицерин для последующего просмотра.

В качестве контрольных использовали следующие приемы:

- а) инкубация личинок в среде без добавления субстрата гистохимической реакции;
- б) инкубация объектов в среде без осаждения тиохалин-иода ацетатом меди.

Для получения полутонких срезов личинок фиксировали в 0.5% растворе глютаральдегида в течение 1 ч. После отмывки производили дофиксацию в 4% растворе четырехокси осмия. Затем следовала еще одна отмывка и помещение в спирт. Все растворы приготавливали на фосфатном буфере (pH 7.4). Осмolarity доводили до 730 миллиосмоль при помощи сахарозы. Фиксированных личинок заключали в эпон. Полутонкие срезы были получены на ультратоме LKB-1. Окрашивание срезов осуществляли по методу Хамфри—Питмана (Humphrey, Pittman, 1974).

Условные обозначения на рисунках *яо* — яйцевые оболочки; *нт* — направительное тельце; *пл* — полярная лопасть; *рс* — реснички; *рп* — ресничный пояс; *ас* — султанчик; *ро* — ротовое отверстие; *арх* — архентерон; *рж* — раковинная железа; *рк* — створки раковины; *п* — парус; *па* — передний аддуктор; *за* — задний аддуктор; *н* — нога; *1* — клетки (зоны), обладающие ацетилхолинэстеразной активностью на вегетативном полюсе личинки, предположительно закладка висцеропариетальных ганглиев; *2* — зоны ацетилхолинэстеразной активности на анимальном полюсе личинки, предположительно закладка цереброплевральных ганглиев; *3* — колцеобразная структура в районе анимальной зоны ацетилхолинэстеразной активности; *4* — зоны ацетилхолинэстеразной активности, предположительно закладка pedalных ганглиев; *5* — клетка в основании паруса, дающая реакцию на моноамины; *6* — отростки предположительно моноаминэргических клеток, кольцом охватывающие парус; *7* — клетки в районе глотки, дающие реакцию на моноамины; *8* — цереброплевральные ганглии; *9* — pedalные ганглии; *10* — висцеропариетальные ганглии; *11* — коннективы; *12* — церебровисцеральный коннектив; *13* — церебропедовисцеральный коннектив; *14* — циркумпаллиальный нерв.

Основные стадии развития личинки *M. edulis* в норме описаны в соответствующей работе (Флячинская, Кулаковский, 1992).

В дальнейшем изложении мы будем сначала вкратце ссылаться на картины нормального развития и приводить встреченные отклонения от нормы. Последовательные стадии развития эмбриона до стадии бластулы в норме показаны на рис. 1, *А—Д*. Наиболее ранние нарушения развития нами обнаружены на стадии 4 бластомеров. Отклонения заключаются в том, что разрушаются яйцевые оболочки и бластомеры отделяются друг от друга (рис. 1, *Е*). Другим отклонением являлось то, что некоторые эмбрионы имели 4 абсолютно равновеликих бластомера (рис. 1, *Ж*).

Через 6—8 ч после оплодотворения личинка достигает стадии бластулы. Бластула представляет собой сначала один, затем два одинаковых макромера, покрытых шапочкой микромеров (рис. 1, *З, И*). На этой стадии выявленные нами отклонения в развитии выражались в различии величины макромеров (рис. 1, *Л*; рис. 4, *а, вклейка*). Встречались и более глубокие аномалии, при которых эмбрион представлял собой неупорядоченную массу клеток, где невозможно было выделить макро- и микромеры (рис. 1, *К*; рис. 4, *б*).

Через 8—10 ч после оплодотворения (начало гастрюляции) образующиеся личинки приобретают способность к активному плаванию. Начинает формироваться апикальный пучок ресничек. Движение личинок становится упорядоченным: вместо первоначальных хаотических перемещений наблюдается спиралеобразное поступательное движение, сопровождаемое вращением вокруг передне-задней оси.

Через 2—4 ч после начала активного плавания появляются фото- и гравитационные таксисы, выражающиеся в том, что личинки поднимаются к самой поверхности воды. После гастрюляции (10—18 ч после оплодотворения) личинка мидии представляет собой конхостому и имеет характерную грибовидную форму (рис. 2, *А, Б*). Форма конхостомы обусловлена наличием двух

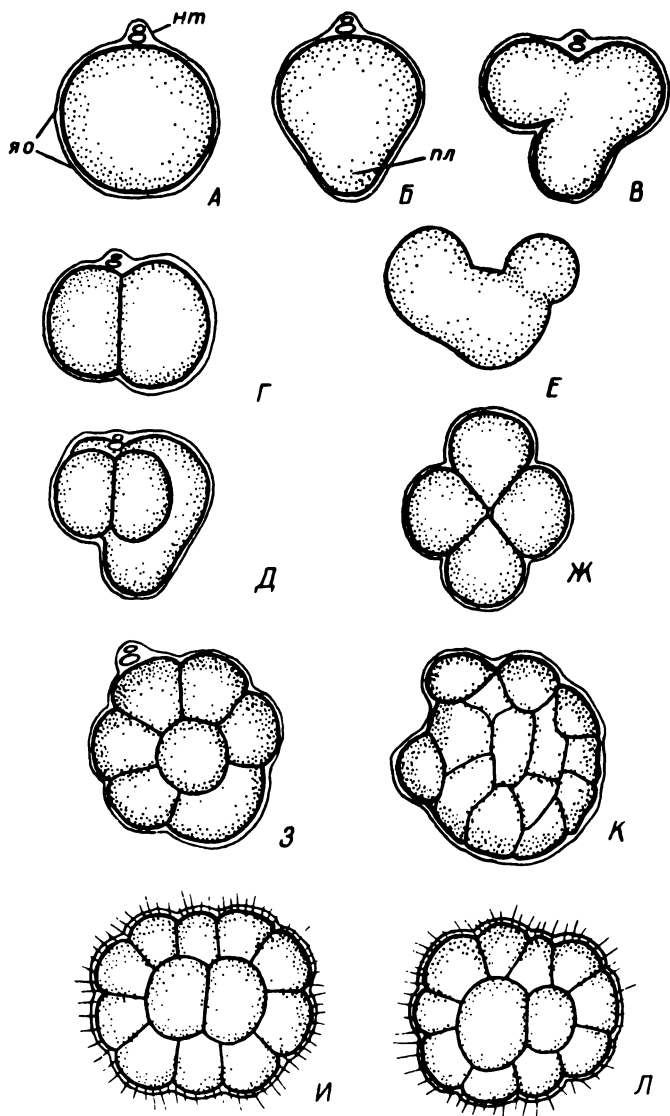


Рис. 1. Ранние этапы эмбрионального развития *Mytilus edulis* L. Норма и патология (схема):

А — норма, появление направительных телец, 1 ч после оплодотворения; Б — норма, образование 1 полярной лопасти, 1.5–2 ч после оплодотворения; В — норма, образование 1 борозды дробления, стадия «трилистника», 2 ч после оплодотворения; Г — норма, стадия 2 бластомеров, 3 ч после оплодотворения; Д — норма, стадия 4 бластомеров, 4 ч после оплодотворения; Е, Ж — отклонения в развитии, встречающиеся через 4 ч после оплодотворения; З — норма, стадия 8 бластомеров, бластула, 5 ч после оплодотворения; И — норма, стадия 16 бластомеров, бластула, 6–8 ч после оплодотворения; К, Л — отклонения в развитии, встречающиеся через 6–8 ч после оплодотворения

впячиваний — архентерона и раковинной железы. У аномальных личинок на данной стадии апикальный пучок ресничек, характерный для конхостомы, не образуется. Все тело покрывается ресничками одинаковой длины. Характер движения и таксисы у ненормальных особей, однако, не отличаются от нормы. Изучение личинок на полутонких срезах показало отсутствие у части из них раковинной железы (рис. 2, В; рис. 6, *вклейка*). Вероятно, это явилось следствием аномального развития макромеров — предшественников раковинной железы.

Трохофора (18—30 ч после оплодотворения, рис. 2, Г, Г') представляет собой активно плавающую личинку, имеющую архентерон, зачаток раковины, ресничный пояс в апикальной части личинки и апикальный султанчик. На стадии трохофоры впервые обнаруживается и ацетилхолинэстеразная активность. На вегетативном полюсе личинки появляются две клетки, проявляющие ацетилхолинэстеразную активность, которые немного позднее смещаются на брюшную сторону. Эти структуры, вероятно, соответствуют зачатку висцеропариетального ганглия (рис. 3, А, А'; рис. 7, *вклейка*).

Следует отметить, что локализацию ацетилхолинэстеразной активности относительно определенных клеток можно установить используемой методикой только в самый ранний момент проявления реакции. В дальнейшем изложении будет идти речь о зонах ацетилхолинэстеразной активности, так как выявить отдельные клетки в пределах этих зон пока не представляется возможным.

У аномальных животных на этой стадии нельзя обнаружить ни одного из перечисленных выше признаков. Вся личинка равномерно покрыта ресничками (рис. 2, Е, Д; рис. 5, *вклейка*). Однако картины ацетилхолинэстеразной активности у таких животных очень схожи с нормальными. Аномальные животные активно двигаются и обладают фото- и гравитационными таксисами.

На стадии поздней трохофоры к началу формирования велигера (30—34 ч после оплодотворения) зона ацетилхолинэстеразной активности возникает и на анимальном полюсе личинки (рис. 3, Б, Б'; рис. 8, *вклейка*). Эта зона, вероятно, соответствует формированию церебральных ганглиев. В пределах зоны отчетливо видна кольцообразная структура, расположенная в основании паруса. У аномальных личинок также появляется подобная зона, однако рассмотреть внутри нее кольцообразную структуру, как правило, не удается. В таком состоянии эти аномальные личинки, по временным параметрам соответствующие стадии велигера, в норме (рис. 2, Ж; рис. 9, *вклейка*) существуют 10—15 дней без изменения морфологии (рис. 2, 3, 4; рис. 10, *вклейка*). В силу того, что пищеварительная система у аномальных личинок не формируется, они не способны активно питаться, вероятно, поэтому их увеличение в размерах оказывается, даже по истечении довольно длительного времени, очень незначительным по сравнению с исходным (с 60 мкм до 90—100 мкм) и происходит, по-видимому,

только за счет находящихся в воде органических веществ. За это время их нормальные ровесники, активно питаясь, достигают размера 250 мкм.

На стадии велигера (50—56 ч после оплодотворения) появляются еще две зоны ацетилхолинэстеразной активности, по всей видимости, означающие формирование педалных ганглиев (рис. 3, *B, B'*; рис. 11, *вклейка*). Немного позднее зачатки церебрального, педалного и висцеропариетального ганглиев начинают соединяться коннективами (рис. 12, *вклейка*). Затем образуется комиссура между зачатками висцеропариетальных ганглиев. На 5—8 сутки развития происходят следующие изменения. Единая (судя по окрашиванию) церебральная ганглионарная масса начинает подразделяться на два церебральных ганглия, соединенных комиссурой. Педалные ганглии начинают сближаться, и между ними также появляется комиссура (рис. 3, *Г, Г'*).

В таком состоянии выявленные структуры сохраняются до появления ноги.

Биогенные моноамины впервые выявляются через 46—48 ч после оплодотворения, на стадии хорошо развитого велигера. Вначале можно наблюдать ярко-зеленое свечение в основании паруса, благодаря локализации здесь крупной клетки с отростками. При дальнейшем развитии отростки удлиняются и кольцом охватывают парус. Позднее в районе глотки можно наблюдать еще две клетки, соединенные отростками с клетками в основании паруса (рис. 3, *B, B'*). Дальнейшее развитие моноаминовых элементов в нервной системе личинки при помощи использованной методики нам проследить не удалось, в основном из-за раковины, препятствующей проведению реакции.

Интересны изменения нервной системы, выявленные после обработки глиоксиловой кислотой аномальных личинок. Нервное кольцо в основании паруса оказывается как бы «втиснутым» в уродливую личинку, не будучи «привязанным» к каким-либо морфологическим структурам.

На стадии педивелигера (20—30 дней после оплодотворения) в нервной системе личинки происходят следующие изменения. Педалные ганглии настолько сближаются, что выглядят как единая двулостная структура. Формируются образования, видимо, соответствующие церебропедовисцеральным коннективам взрослой мидии. Таким образом, на этой стадии у личинки уже присутствуют основные компоненты нервной системы взрослого животного (рис. 3, *Д, Д'*; рис. 13, *вклейка*). Непосредственно перед оседанием формируется циркумпаллиальный нерв, иннервирующий края мантии.

После оседания личинки происходит лишь изменение пропорций нервной системы, не затрагивающее структурных ее компонентов.

Приведенные нами данные несколько отличаются от предыдущих, полученных для беломорских мидий (Евдонин, 1986; Оспо-

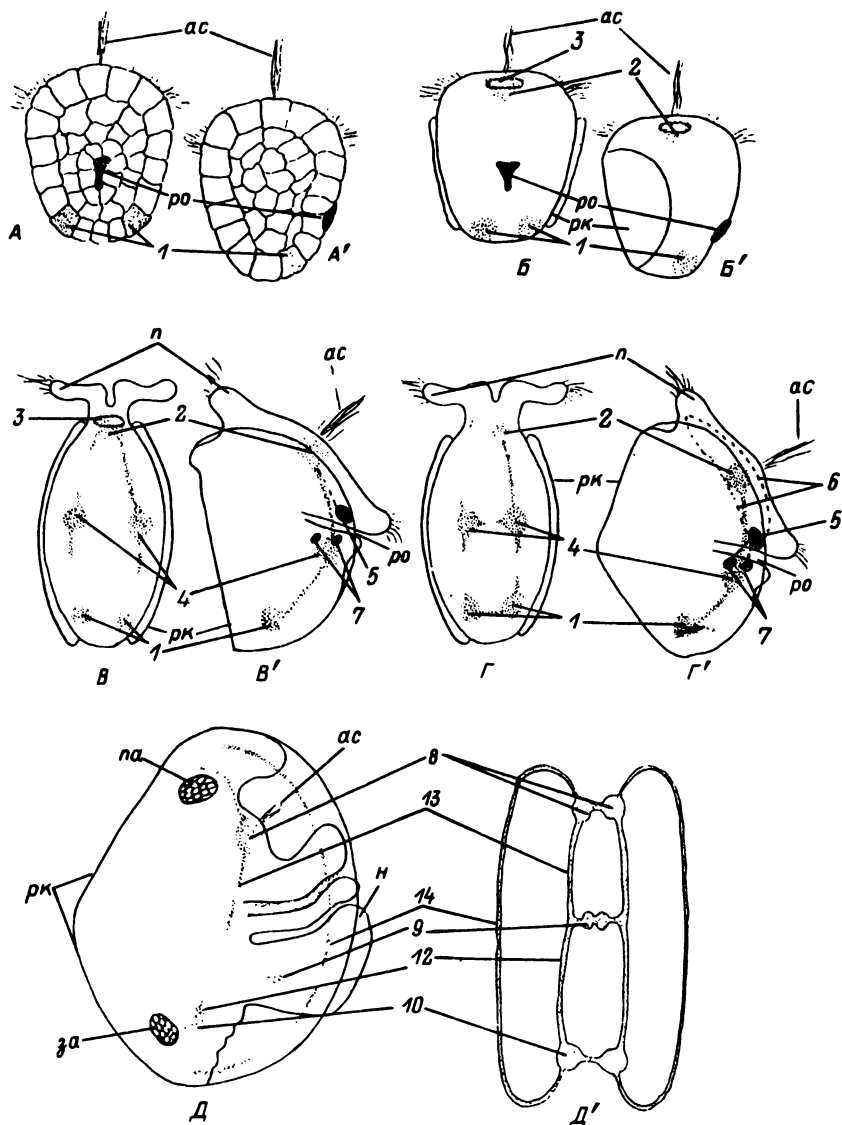


Рис. 3. Закладка и формирование холинэргических (заштрихованы) и моноаминэргических элементов нервной системы *Mytilus edulis* L. (схема):

А — поздняя конхостома — ранняя трохофора, 20—25 ч после оплодотворения, вид спереди; А' — вид сбоку; Б — трохофора, 30—34 ч после оплодотворения, вид спереди; Б' — вид сбоку; В — велигер, 50—56 ч после оплодотворения, вид спереди; В' — вид сбоку; Г — велигер, 3 суток после оплодотворения, вид спереди; Г' — вид сбоку; Д — педивелигер, вид сбоку; Д' — нервная система педивелигера, вид спереди

ват, Кулаковский, 1985; Осповат и др., 1989). Так, в этих работах отмечалось, что холинэстеразная активность впервые проявляется у личинок со стадии бластулы, и она соотносится с формированием нервной системы. Использование полутонких срезов личинок известного возраста, что выполнено в настоящем исследовании, позволило уточнить, что дифференциация элементов нервной системы начинается позднее, со стадии поздней конхостомы. Первые зоны холинэстеразной активности появляются на вегетативном полюсе личинок. Церебральный ганглий, по нашему мнению, первоначально закладывается в виде единого образования (ганглионарная масса) на анимальном полюсе личинок на стадии трохофоры. На стадии велигера нервная система личинки мидии состоит из пары висцеропариетальных, пары педальных и пары цереброплевральных ганглиев. Биогенные моноамины нами выявлены, начиная со стадии раннего велигера, у которого появляется зеленое свечение в виде кольца, охватывающего парус, и нескольких клеток в районе паруса и глотки. Представляется вполне естественным, что элементы нервной системы, присущие только личинкам, связаны прежде всего с иннервацией личиночных локомоторных структур. Несмотря на то, что нервная система мидий закладывается очень рано и сразу по ганглионарному типу (Осповат, Кулаковский, 1985), тем не менее можно говорить, что у личинок имеется и специализированная нервная система. Эта система представлена, как уже упоминалось, кольцом в основании паруса, а также несколькими моноаминовыми клетками в районе глотки и паруса.

Результаты настоящего исследования позволяют в общих чертах определить основные этапы становления регуляторных элементов (систем) в связи со стадиями развития личинок мидий (Флячинская, Кулаковский, 1991) и в дальнейшем перейти к анализу структурных компонентов и выяснению их взаимосвязей.

Представленные данные, на наш взгляд, интересны по крайней мере в двух отношениях. Во-первых, имеющиеся аномалии в развитии личинок, приводящие к их гибели, могут быть на различных стадиях и обуславливаются или разными причинами, или их совокупным действием. Одной из причин наблюдаемых нами аномалий на ранних стадиях развития в условиях лабораторного культивирования может быть величина плотности личинок. Замечено, что при высокой плотности имеется и высокая численность «уродливых» личинок. Подобное явление отмечено и в литературе (Loosanoff, 1963). В природных условиях личинки чрезвычайно чувствительны к воздействию загрязняющего фактора как химической, так и механической природы (Малахов и др., 1992). В нашем случае массовая гибель личинок на стадии педивелигер в акватории опытно-промышленного мидиевого хозяйства была замечена во время работ в этой акватории судна типа «РС». Визуально было заметно сильное помутнение воды из-за работы винта судна. По всей вероятности, мельчайшие частицы грунта

и явились причиной массовой гибели личинок. Подобное явление может быть и при сильных ветрах, особенно в прибрежных районах моря. Именно в этих районах и сосредоточено большинство личинок мидий (Кулаковский и др., 1988). После сильного ветра нами неоднократно отмечались случаи нахождения в планктоне погибших личинок мидий. Во-вторых, на развитие личинок, включая и процессы оседания, существенное влияние могут оказывать биологически активные вещества, присутствующие в морской воде, благодаря жизнедеятельности организмов. Известно, что в акваториях, занятых крупными мидиевыми хозяйствами на Белом море, имеется повышенное содержание растворенных органических веществ, среди которых имеются и биологически активные соединения (Галкина и др., 1982). Спектр их действия может быть чрезвычайно разнообразный (Hashimoto, 1979; Colwell, 1984), что вытекает из принципов общеорганизменной регуляторной химической коммуникации (Кулаковский, 1988). Показано, что функционирующие хозяйства оказывают существенное влияние на оседание и рост молоди мидий вблизи них (Кулаковский, Шамарин, 1989).

Таким образом, исследование становления и развития регуляторных систем в ходе личиночного развития мидий позволяет не только констатировать те или иные отклонения от нормы и выявить их причины, но также являются необходимыми при искусственном культивировании личинок с последующими селекционными задачами.

ЛИТЕРАТУРА

- Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кукин Б. Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология, 1982. Т. XXII, № 2. С. 321—324.
- Евдониц Л. А. Нервная система ранних личиночных стадий *Mytilus edulis* // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря: Матер. конфер. (Мурманск, 1986 г.).— Мурманск, 1986. С. 230—231.
- Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. (Проект «Белое море»). С. 64—67.
- Кулаковский Э. Е., Кукин Б. Л., Миничев Ю. С., Максимович Н. В. Распределение личинок мидий (*Mytilus edulis*) в губе Чупа Канда拉克шского залива в связи с развитием мидиевой марикультуры на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 39(47). С. 83—88.
- Кулаковский Э. Е. Эволюционные аспекты явления нейросекреции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 183. С. 15—23.
- Кулаковский Э. Е., Шамарин А. Ю. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования на Белом море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 203. С. 63—75.
- Малахов В. В., Медведева Л. А., Гореева З. В. Токсическое действие грунтов из района антропогенного загрязнения Канда拉克шского залива Белого моря на эмбриональное развитие мидии съедобной // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конфер. (Петрозаводск, 1992).— Петрозаводск, 1992. С. 264—265.

- Осват М. Ф., Кулаковский Э. Е. Изучение личиночного развития беломорской мидии // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Матер. конф. (Архангельск, 1985).— Архангельск, 1985. С. 153—154.
- Осват М. Ф., Кулаковский Э. Е., Флячинская Л. П. Некоторые аспекты выявления медиаторных систем в раннем онтогенезе мидии (*Mytilus edulis*) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 203. С. 76—83.
- Флячинская Л. П., Кулаковский Э. Е. Личиночное развитие двусторчатого моллюска *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae) // Зоол. журн., 1991. Т. 70. № 11. С. 23—29.
- Bayne B. L. Some effects of stress in the adult on the larval development of *Mytilus edulis* // Nature, 1972. Vol. 237. P. 459.
- Colwell R. R. The industrial potential of Marine Biotechnology // Oceanus, 1984. Vol. 27. N 1. P. 321—324.
- Hashimoto Y. Marine toxins and other bioactive marine metabolites // Tokyo: Japan scientific societies press, 1979. 369 p.
- Koelle G. B., Fridenvald J. S. A histochemical method for localizing of cholinesterase activity // Proc. Soc. Biol. and Med., 1949. Vol. 7. P. 617—622.
- Loosanoff V. L., Davis H. C. Rearing of bivalve mollusks // Adv. Mar. Biol., 1963. N 1. P. 1—136.
- Morse D. E. Recent progress in larval settlement and metamorphosis: closing the gaps between molecular biology and ecology // Bull. Mar. Sci., 1990. Vol. 46. N 2. P. 465—483.
- De la Torre J. C., Surgeon J. W. Histochemical fluorescens of tissue and brain monoamines result in 18 minutes using SPG method // Neuroscience, 1976. Vol. 1. P. 451—453.

Summary

E. E. Kulakowski, L. P. Fliatchinskaya

THE PECULIARITIES OF THE LARVAL DEVELOPMENT THE WHITE SEA'S MUSSELS (*MYTILUS EDULIS* L.). THE FORMING OF THE REGULATORY SYSTEMS ELEMENTS

The forming of the regulatory system in the mussels larval development was studied. The abnormal features in the process of larval development are shown. The questions of the mussel's larval regulation in connection with the mariculture tasks are discussed.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE,
ST. PETERSBURG, 1993, VOL. 253

УДК 639.4

**Э. Е. Кулаковский, Ю. А. Байков, М. А. Бичурина,
Ю. С. Миничев, А. В. Тимофеев**

**Зоологический институт РАН,
МХО «Экос», НИИЭМ им. Пастера
БиНИИ СПб университета, Санкт-Петербург**

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОДУКЦИИ ПРОМЫШЛЕННЫХ МИДИЕВЫХ ХОЗЯЙСТВ БЕЛОГО МОРЯ

Важным звеном промышленной мидиевой марикультуры Белого моря является переработка и реализация сырья. Рассматриваются некоторые направления использования продукции и на основании этого предлагается (в ряде случаев) сокращение срока выращивания моллюсков, что положительно отразится на эффективности марикультуры мидий в Белом море.

Результаты многолетних разносторонних исследований, осуществленных по проекту «Белое море» силами многих (прежде всего ЗИН РАН) научных подразделений, явились научным обоснованием постановки вопроса о принципиальной возможности промышленной мидиевой марикультуры в этом своеобразном арктическом водоеме (Кулаковский, 1987). Совместно с представителями рыбной промышленности на практике, уже непосредственно в промышленных масштабах, были отработаны основные звенья промышленного культивирования — от постановки хозяйств до сбора и переработки продукции (Скарлато и др., 1984). Всю работу по постановке и обслуживанию промышленных мидиевых хозяйств взяла на себя Беломорская база Гослова (ББГЛ) Карелии (г. Беломорск), которая в тесном контакте с научно-исследовательскими коллективами впервые в мировой практике осуществила эти крупномасштабные мероприятия в акватории Кандалакшского залива (Житний и др., 1984). В настоящее время под мидиевые хозяйства освоено около 20 га водной поверхности в различных местах акватории залива. Одним из важных аспектов марикультуры является использование получаемой продукции. Следует подчеркнуть, что решение этого вопроса во многом определяет перспективу самой промышленной марикультуры, так как все ее составляющие направления теснейшим образом взаимосвязаны (Скарлато, Кулаковский, 1990).

Как мы уже отмечали, первым коммерческим продуктом, полученным из беломорской мидии, выращенной в условиях марикультуры, были пищевые консервы. Естественно, что предварительно была проделана большая работа по получению необходимых данных для оценки пригодности использования мидий в пищевых целях. Гигиеническая оценка, выполненная специалистами НИИ гигиены питания РНГЦ Минздрава СССР, свидетельствует о том, что культивируемая беломорская мидия является ценным пищевым сырьем. Это подтверждено результатами исследований их аминокислотного и жирокислотного состава, минерального спектра, витаминной обеспеченности. Биологическое тестирование свидетельствует о благоприятном воздействии данных моллюсков на показатели белкового и липидного обменов в организме теплокровных животных, показатели функционального состояния ЦНС, печени, почек (Левинтон, 1990; Левинтон и др., 1992). Таким образом, в настоящее время полностью отработана технология получения высококачественного пищевого продукта из беломорской мидии. Следует отметить, что сырьем для этого пищевого продукта (разнообразные консервы) являются моллюски размером от 50 мм и более (длина створок раковин). Время достижения мидиями такого размера в условиях марикультуры на Белом море составляет 3—4 года (Кулаковский, 1992), однако можно существенно сократить сроки выращивания (что очень важно для Севера, имея в виду прежде всего экономическую эффективность новой, «нетрадиционной» отрасли рыбной промышленности), если использовать продукцию в медико-биологических целях.

Известно, что морские организмы являются ценным сырьем для получения разнообразнейших биологически активных веществ. Особый интерес к морским организмам в этом отношении проявился в конце 60-х годов, когда в морских кораллах обнаружили простагландины в количествах, позволяющих осуществлять их промышленное получение. Еще до обнаружения в кораллах этих веществ, они привлекали к себе всеобщее внимание медицинского мира. Несмотря на то, что простагландины имеются практически во всех тканях млекопитающих, где они выполняют важнейшие физиологические функции медитации и трансформации гормонального ответа клетки на внеклеточную информацию, содержание их в тканях и органах ничтожно и измеряется нанogramмами на грамм массы. Вследствие важности своего действия на организм и отсутствия доступности естественных источников их получения при необычайной сложности синтеза, эти вещества были до недавнего времени самыми дорогими препаратами за всю историю человечества (Применение..., 1980). Когда обнаружилось, что в горгониевых кораллах их содержание в сотни и тысячи раз превышает содержание в репродуктивных тканях позвоночных животных, было налажено их коммерческое получение. К настоящему времени уже получено много биологически активных препаратов из различных морских беспозвоночных животных, и ис-

следования в этой области активно продолжаются (Hashimoto, 1979; Colwell, 1984).

Большое количество ценных в фармакологическом отношении метаболитов синтезируют моллюски и, в частности, мидии. Во ВНИРО МРХ СССР из мидий (в том числе и из *Mytilus edulis* L. Белого моря) на основе кислотного гидролиза получен высокоактивный лечебно-профилактический продукт МИГИ-К (мидийный гидролизат), используемый для снижения тяжести протекания лучевой болезни, однако спектр действия и использования этого препарата много шире.

В комплексе работ по марикультуре мидий на Белом море в Санкт-Петербурге межхозяйственное объединение (МХО) «Экос» разработало технологическую линию для получения мидийного гидролизата. Эта линия уже функционирует, и к настоящему времени выпущено около 20 т продукта. Установка реализует оригинальную технологию, позволяющую практически безотходно и с высокой степенью механизации (не менее 70%) перерабатывать моллюсков любого размера.

Гидролизат беломорской мидии — препарат, полученный из высококачественного, экологически чистого сырья. По химическому составу он близок к широко используемому в ветеринарии гидролизину Л-103, аминокептиду 2 и гидролизату ЦОЛИПК, превосходя последние по сбалансированности аминокислотного и микроэлементного состава. Гидролизат производится путем солянокислого гидролиза мяса мидий с дальнейшей нейтрализацией кислоты щелочью. Это темноокрашенная однородная жидкость с характерным грибным запахом и вкусом, плотностью 1.175—1.190, представляющая собой раствор минеральных солей, аминокислот, микроэлементов, липидов, меланоидов и других биологически активных веществ. Массовая доля сухих веществ составляет 39—40%, рН от 5.0 до 5.8. Содержание аминного азота в пределах 0.85—1.20%.

Химический состав МИГИ-К (%)

Микроэлементы	0.06
Меланоидины	0.06
Липиды	0.07
Аминокислоты, амины	10—15
Поваренная соль	20—25
Вода	65

Аминокислотный состав МИГИ-К (мг%)

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

Жиринокислотный состав МИГИ-К (%)

Полиненасыщенные	53
Мононенасыщенные	13
Насыщенные	20
Неидентифицированные	14

По результатам исследований МХО «Экос» и ВНИИЭМ им. Пастера гидролизат беломорской мидии соответствует ТУ 15-1036—89 на гидролизат из мидии пищевой.

Большое количество исследований посвящено изучению и выделению из мидий веществ, обладающих антивирусной и антибактериальной активностью. Так, выраженным противовирусным действием обладает термостабильная пептидная фракция — паолин. Паолин 2 ингибирует активность вируса герпеса и аденовируса 12 в культуре ткани, а также проявляет свойства протектора при заражении лабораторных животных вирусами гриппа, полиомиелита и полиомы. Углеводобелковый комплекс митилан из мидий усиливает иммунные реакции организма против различных инфекционных заболеваний, а также оказывает стимулирующее влияние на развитие тканей человека и животных. Препарат оказывает защитное действие в отношении псевдотуберкулезной и сальмонеллезной инфекций, повышает резистентность организма к воздействию микобактерий туберкулеза. Гликопротеиновая фракция из мидий, напоминающая по химическому составу мерценин, обладает выраженной противоопухолевой активностью. Содержание жира в мидиях невелико (0.3—2.5%), однако в их составе имеется высокое содержание полиненасыщенных высших жирных кислот, в частности, арахидоновой эйкопентаеновой и докозагексаеновой. Известна их важнейшая роль для нормальной жизнедеятельности организма, поскольку они являются посредниками в обмене простагландинов и оказывают положительное влияние на сердечно-сосудистую систему. Особое место среди биологически активных соединений в мидиях занимает таурин-2-аминоэтансульфоновая кислота. Это вещество в значительных количествах содержится в мясе, мантийной и межстворчатой жидкостях моллюска. Оно нашло широкое применение в клинической практике при лечении целого ряда заболеваний (диэнцефального синдрома, катаракты). Обнаружено сильное защитное действие таурина при развитии сердечной недостаточности. Известна положительная роль этого соединения в раннем постнатальном периоде. За рубежом он широко используется как добавка в детские питательные смеси. Одна из таких смесей импортируется в Россию («Симилак», Дания).

В НИИЭМ им. Пастера было осуществлено изучение специфической антивирусной активности (на модели вируса гриппа) препарата МИГИ-К из мидий разных морей. Основанием к проведению исследований в этом направлении послужили данные по химическому составу препарата, в частности полученные сотруд-

никами Института биохимии РАН. В МИГИ-К выявлено наличие пептидов (от ди- до гекса), которые находятся в комплексе с меланоидинами. Показано присутствие такого дипептида, как картозин, состоящего из гистидина и -аланина. Известно, что этот дипептид обладает антиоксидантным и иммуномодулирующими свойствами. Учитывая изложенное выше, можно предположить, что антивирусное действие препарата обусловлено присутствием в нем коротких пептидов, которые в составе МИГИ-К находятся в комплексе с меланоидами. Испытание партий препарата из черноморских и беломорских мидий показали, что все они обладали *in vitro* антивирусным действием, причем более активным был препарат из беломорской мидии. Аналогичная картина получена и при испытаниях *in vivo*. Эти исследования открывают конкретные перспективы (уже в ближайшее время) использования полученного из мидий антивирусного фармацевтического препарата в медицинской практике.

Таким образом, рассматривая промышленную мидиевую марикультуру на Белом море как начинающую функционировать отрасль народного хозяйства России, следует иметь в виду различные направления использования продукции при (подчеркнем) практически безотходном производстве. Исходя из этого, целесообразна и специализация мидиевых хозяйств, что совпадает и с экономическими соображениями. Наряду с хозяйствами, предназначенными для получения продукции в пищевых целях, необходимо иметь хозяйства для получения сырья медико-биологического назначения. Продукцию с такого рода хозяйств можно получать уже через 1.5—2 года. Значительное сокращение время культивирования (в 2 раза), более низкая себестоимость самих хозяйств при высокой рыночной стоимости продукции обеспечит их высокую экономическую эффективность.

По ряду причин сейчас на Белом море сложилась благоприятная ситуация для развития быстрыми темпами промышленной российской мидиевой марикультуры разноцелевого назначения. Подчеркнем, что практически все основные ее звенья отработаны, и их можно уже сегодня использовать, тем более, что имеются и соответствующие структуры. Для реализации этого направления крайне необходимо принятие правительственного постановления о региональной программе, где четко были бы очерчены права, обязанности и экономические выгоды всех участников такой программы, включая и территориальные органы власти.

ЛИТЕРАТУРА

- Житний Б. Г., Кулаковский Э. Е., Несветов В. А. Проблемы промышленной марикультуры мидий на Белом море // Рыбн. хоз-во, 1984. № 8. С. 37—39.
Кулаковский Э. Е. Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Гидро-

биологические и ихтиологические исследования на Белом море. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. С. 64—76.

Кулаковский Э. Е. Динамика размерно-возрастной структуры поселения мидий на искусственных субстратах в условиях марикультуры на Белом море // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Петрозаводск, 1992. С. 222—224.

Левинтон Ж. Б. Актуальные вопросы медико-биологических исследований перспективных промысловых объектов Белого моря // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Архангельск, 1990. С. 32—34.

Левинтон Ж. Б., Роговая А. Б., Флис Л. Н., Ятченко Е. А. Перспективы получения из мидий продуктов питания специального назначения для населения, проживающего в экологически неблагоприятных регионах // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природн. ресурсов Белого моря: Тез. докл.— Петрозаводск, 1992. С. 229—231.

Применение метаболитов морских организмов в народном хозяйстве и медицине.— Кишинев, 1980. 290 с.

Скарлато О. А., Каргин М. И., Киприянов И. С., Несветов В. А., Житний Б. Г. Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Марикультура мидий Белого моря.— Петрозаводск, 1984. 50 с.

Colwell R. R. The industrial potential of marine biotechnology // *Oceanus*, 1984. Vol. 27. N 1. P. 3—12.

Hashimoto J. Marine toxins and other bioactive marine metabolites // *Japan sci. societ. press.*— Tokyo, 1979. 369 p.

S u m m a r y

**E. E. Kulakowski, Yu. A. Baykov, M. A. Bichurina,
Yu. S. Minichev, A. V. Timofeev**

THE UTILIZATION OF PRODUCTION OF INDUSTRIAL MUSSEL CULTURE FARMS FROM THE WHITE SEA

The different ways of utilization of production of industrial mussels culture farms in the White Sea are discussed.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Ляхин Ю. И., Кулаковский Э. Е.</i> Гидрохимическая характеристика акваторий промышленных мидиевых хозяйств на Белом море	3
<i>Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А.</i> Влияние гидрологических условий на развитие поселения культивируемых мидий в Белом море	16
<i>Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Халаман В. В.</i> Формирование поселений беломорских мидий в условиях марикультуры в разных районах губы Чупа (Кандалакшский залив)	24
<i>Сергеевский С. О., Сухотин А. А.</i> Демографическая и фенотипическая структура поселения культивируемых мидий (Кандалакшский залив, Белое море)	42
<i>Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А., Чемоданов А. В.</i> Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвесного выращивания	61
<i>Халаман В. В., Кулаковский Э. Е.</i> Формирование сообщества макрообрастания на искусственных субстратах в условиях мидиевой марикультуры на Белом море	83
<i>Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е.</i> Влияние мидиевых хозяйств на окружающую среду в Белом море. Бактериопланктон	101
<i>Чивилев С. М., Миничев Ю. С.</i> Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос	110
<i>Кулаковский Э. Е., Флячинская Л. П.</i> Особенности личиночного развития беломорских мидий (<i>Mytilus edulis</i> L.). Формирование элементов регуляторных систем	123
<i>Кулаковский Э. Е., Байков Ю. А., Бичурина М. А., Миничев Ю. С., Тимофеев А. В.</i> Использование продукции промышленных мидиевых хозяйств Белого моря	135

CONTENTS

<i>Lyakhin Yu. I., Kulakowski E. E.</i> The hydrochemical description of the waters, occupied with the mussel industrial farms in the White Sea	3
<i>Babkov A. I. Kulakowski E. E., Sukhotin A. A.</i> The influence of hydrological regime on cultured mussel population's development in the White Sea	16
<i>Kulakowski E. E., Sukhotin A. A., Khalaman V. V.</i> The formation of cultured mussel populations in different points of Chupa Inlet (Kandalaksha Bay)	24
<i>Sergievsy S. O., Sukhotin A. A.</i> Demographical and phenotypical structure of cultured mussel population (Kandalaksha Bay, the White Sea)	42
<i>Maximovich N. V., Minichev Yu. S., Kulakowski E. E., Sukhotin A. A., Chemo-danov A. V.</i> The dynamics of structural and functional characteristics of cultured mussel settlements in the White Sea	61
<i>Khalaman V. V., Kulakowski E. E.</i> The formation of the macrofouling community on the artificial substrata in the mussel mariculture conditions in the White Sea	83
<i>Galkina V. N., Kulakowski E. E.</i> Influence of the mussel farm on the environment in the White Sea. Bacterioplankton	101
<i>Chivilev S. M., Minichev Yu. S.</i> Influence of the White Sea blue mussel culture farms on the benthos	110
<i>Kulakowski E. E., Flyachinskaya L. P.</i> The peculiarities of the larval development of the White Sea mussels (<i>Mytilus edulis</i> L.). The forming of the regulatory system elements	123
<i>Kulakowski E. E., Baykov Yu. A., Bichurina M. A., Minichev Yu. S., Timofeev A. V.</i> The utilization of production of industrial mussel culture farms from the White Sea.	135

**ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МАРИКУЛЬТУРЕ МИДИЙ
НА БЕЛОМ МОРЕ**

Труды Зоологического института РАН

Том 253

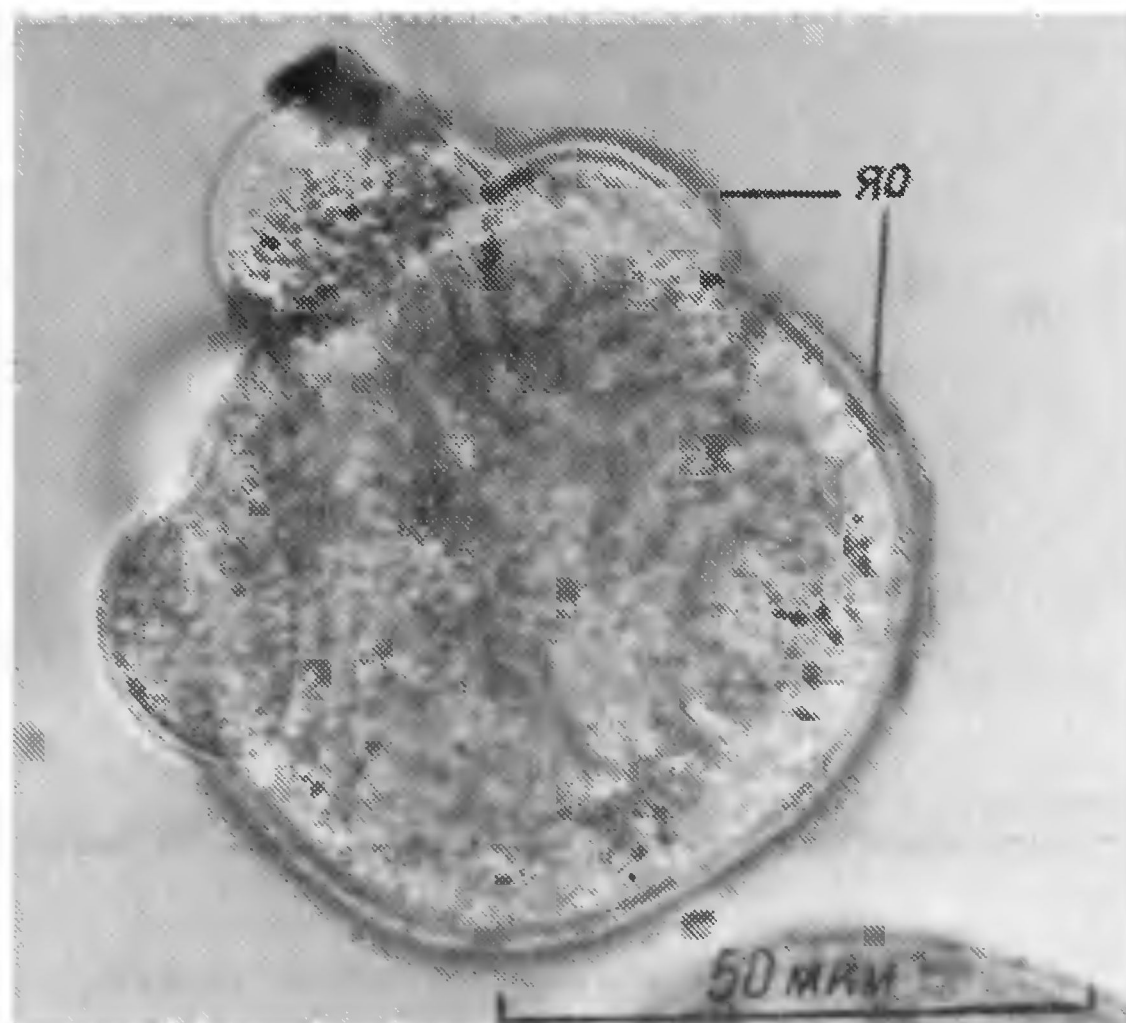
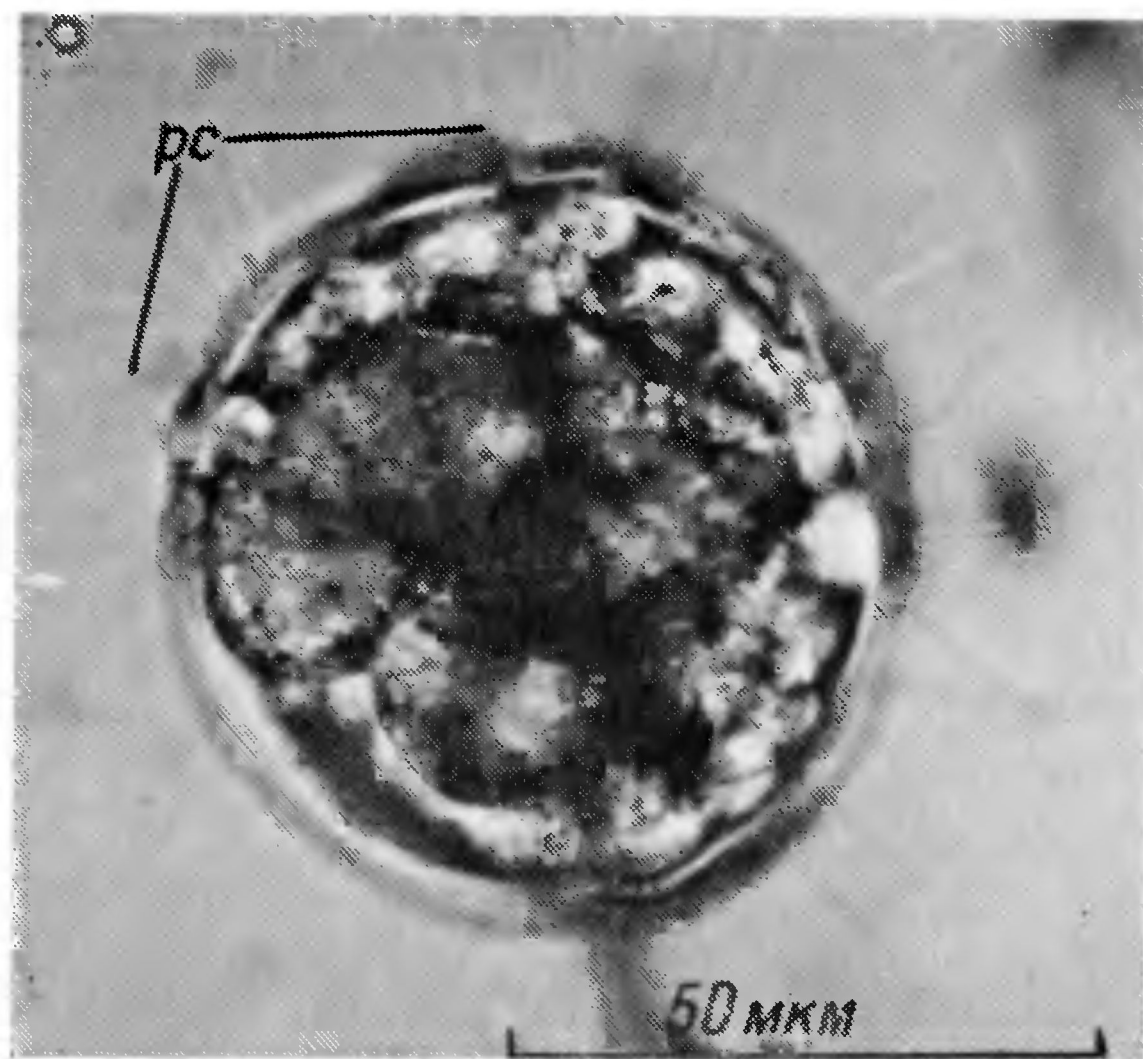
**Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 1993 г.**

**Редактор Т. А. Асанович
Художник О. И. Малова
Технический редактор Г. С. Шаповалова**

Сдано в набор 14.05.93. Подписано к печати 9.11.93. Формат 60×90¹/₁₆. Печать
офсетная. Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 9.0 + вкл. Уч.-изд. л. 9.0 + вкл.
Тираж 600 экз. Заказ № 567. Цена договорная.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1
ПО-3, 191104, СПб., Литейный пр., 55

К статье Э. Е. Кулаковского и Л. П. Флячинской, с. 123—134



4. Отклонения в развитии, встречающиеся через 6—8
дотворения

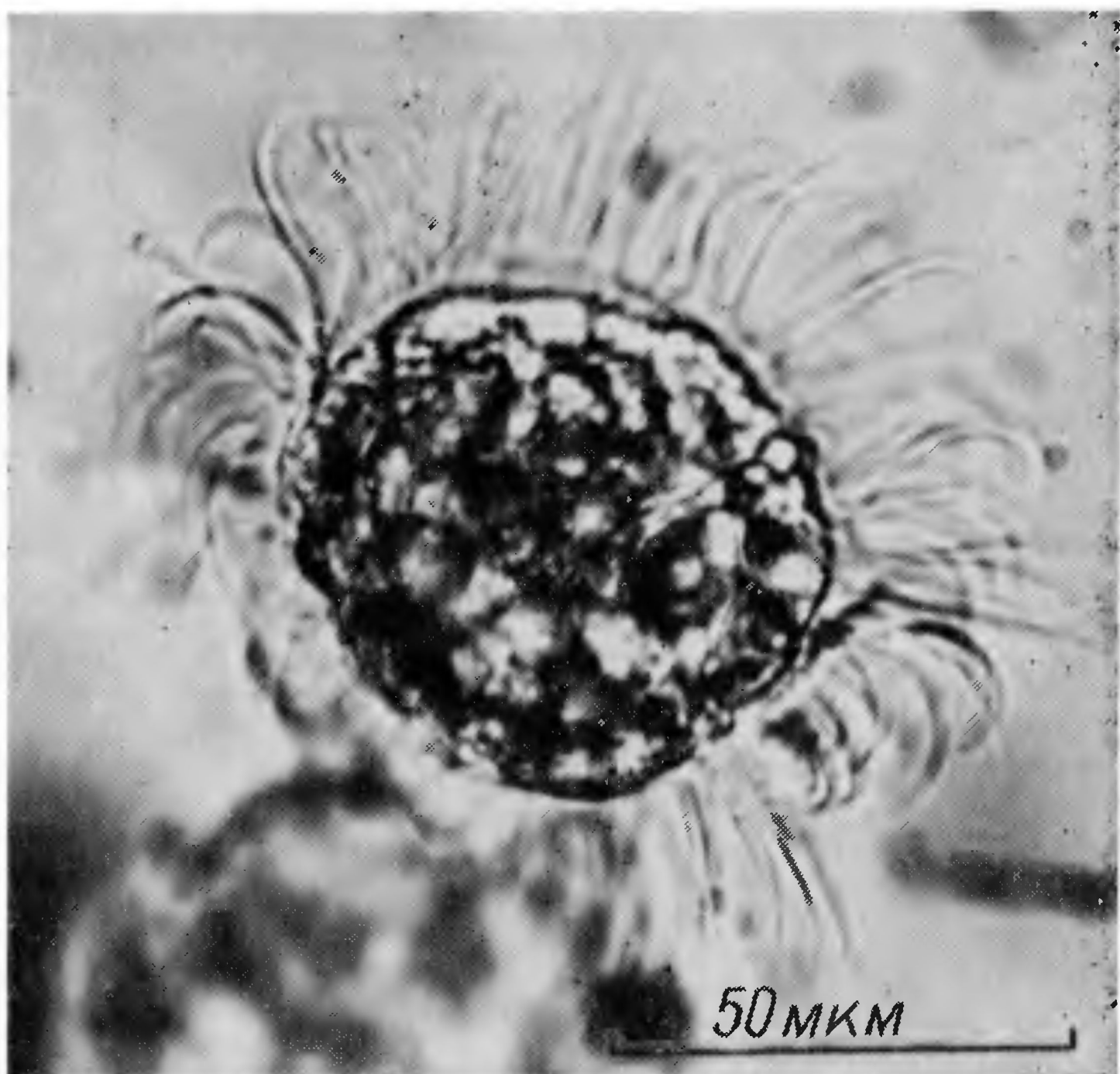


Рис. 5. Отклонения в развитии, встречающиеся через 18—30 ч после оплодотворения

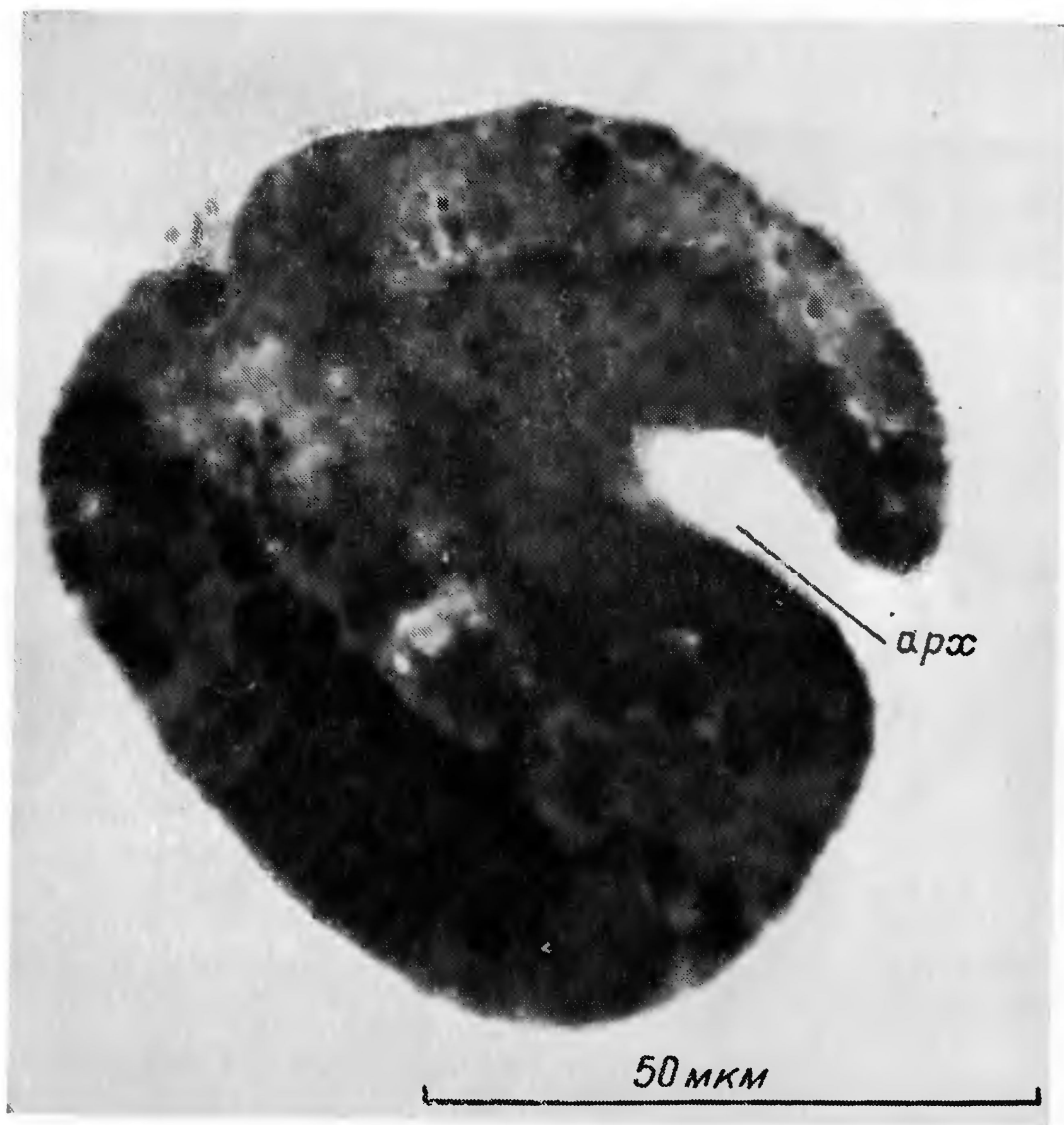


Рис. 6. Отклонение в развитии, встречающееся на стадии конхостомы, сагиттальный срез

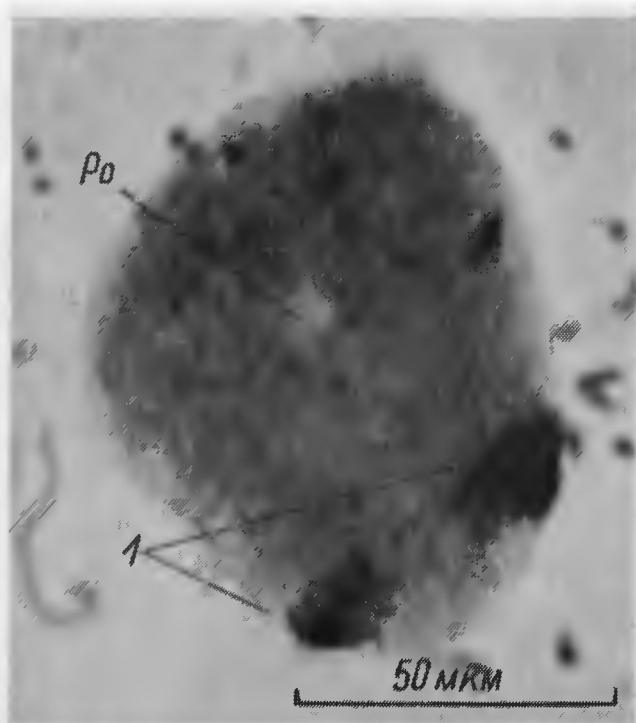


Рис. 7. Поздняя конхостома — ранняя трохофора перед выворачиванием раковинной железы, 20—25 ч после оплодотворения. Реакция на ацетилхолинэстеразу. Вид спереди

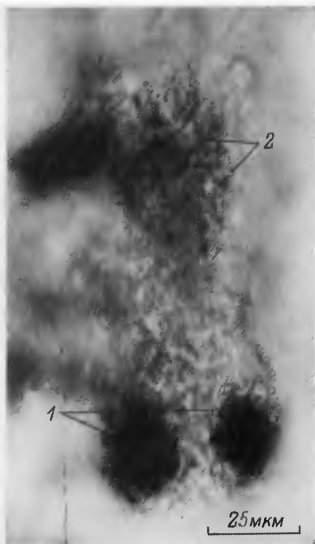


Рис. 8. Поздняя трохофора — ранний велигер, 30—34 ч после оплодотворения, реакция на ацетилхолинэстеразу, вид спереди

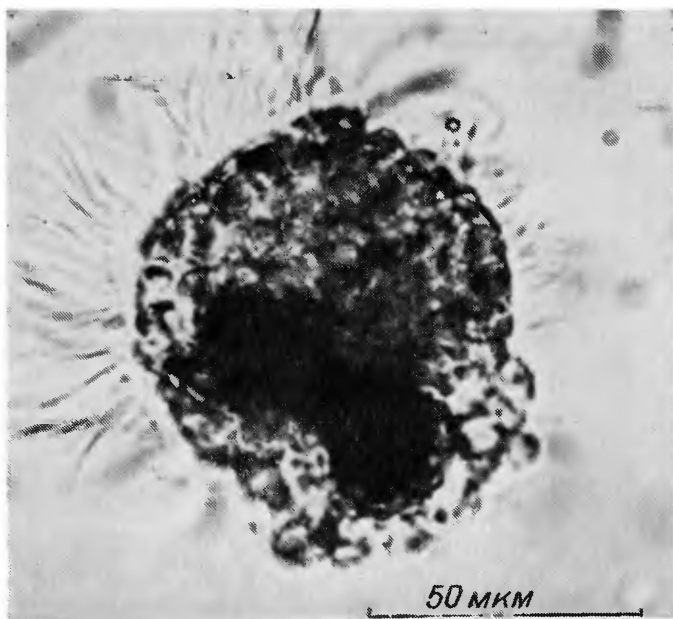


Рис. 9. Велигер, цорма

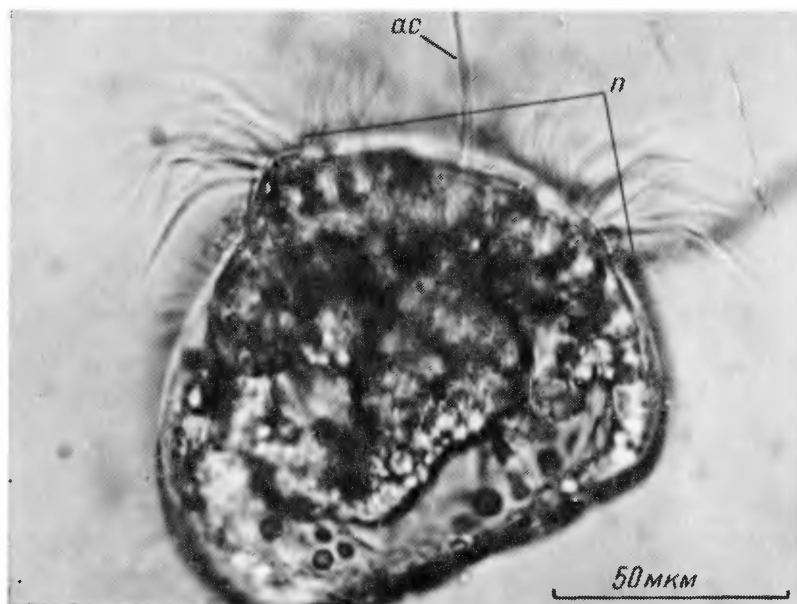


Рис. 10. Отклонения в развитии, встречающиеся на стадии велигера

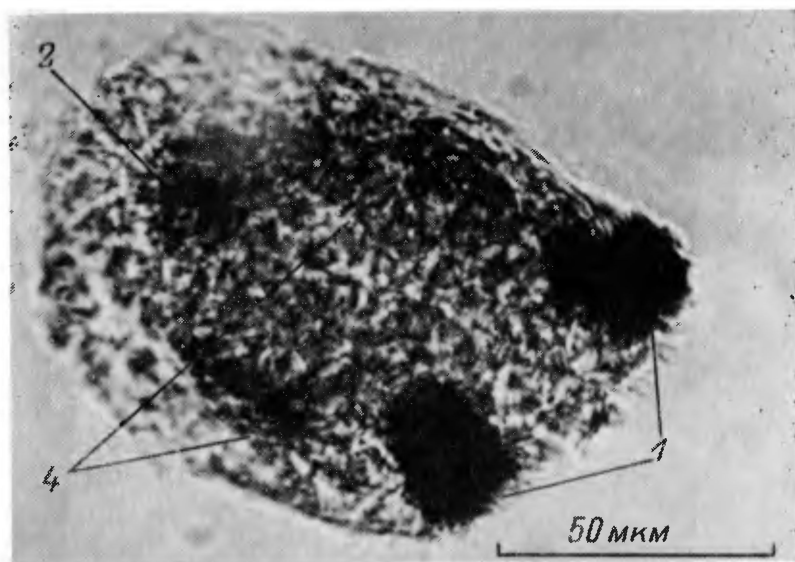


Рис. 11. Велигер, 50—56 ч после оплодотворения, реакция на ацетилхолинэстеразу.

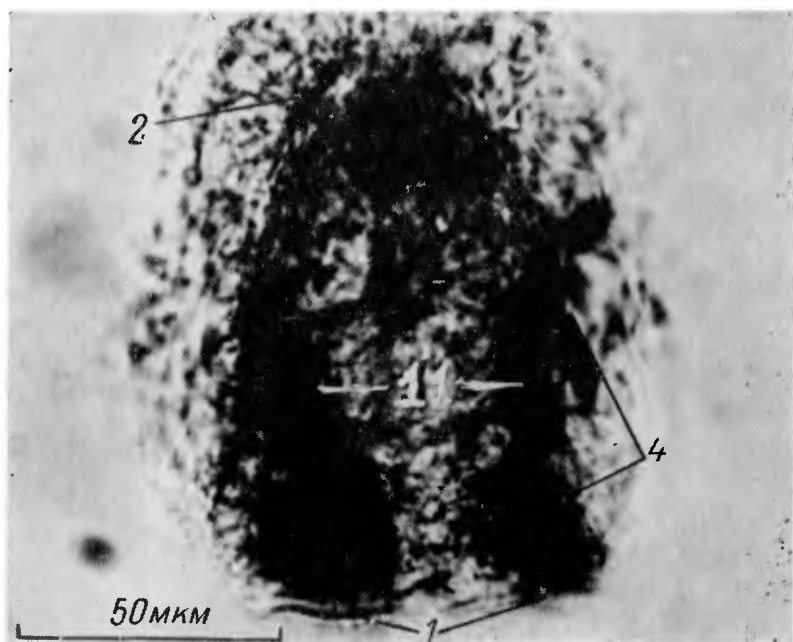


Рис. 12. Велигер, 3 сутки после оплодотворения, реакция на ацетилхолинэстеразу, вид спереди

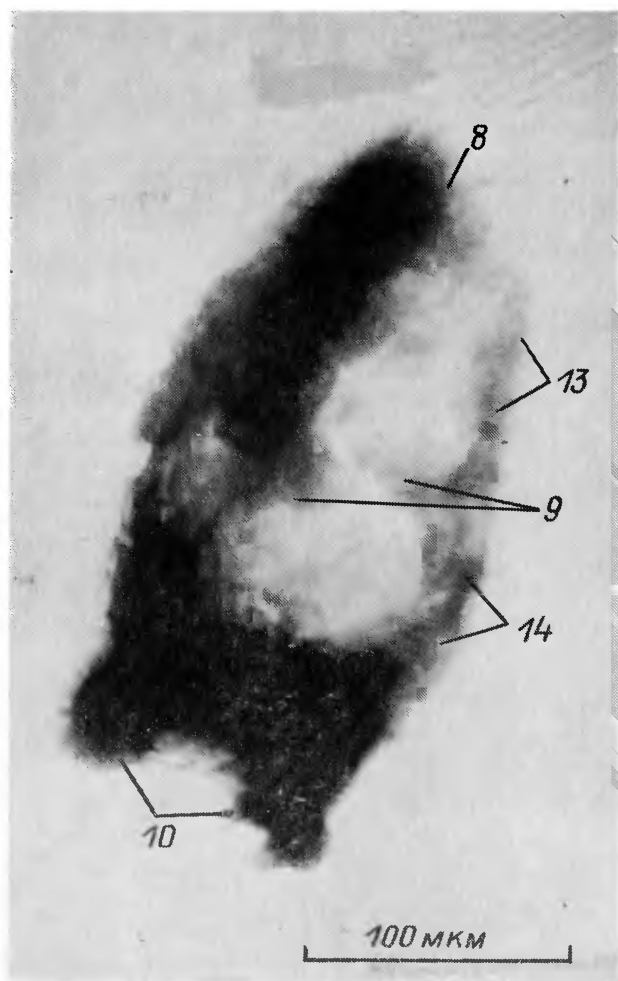


Рис. 13. Нервная система педивелигера, 23 сутки после оплодотворения