

ISSN 0206—0477. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО МАРИКУЛЬТУРЕ МИДИЙ  
БЕЛОГО МОРЯ  
СПб., 1993 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т. 253)

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 производителей (Житный 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 натуральных 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

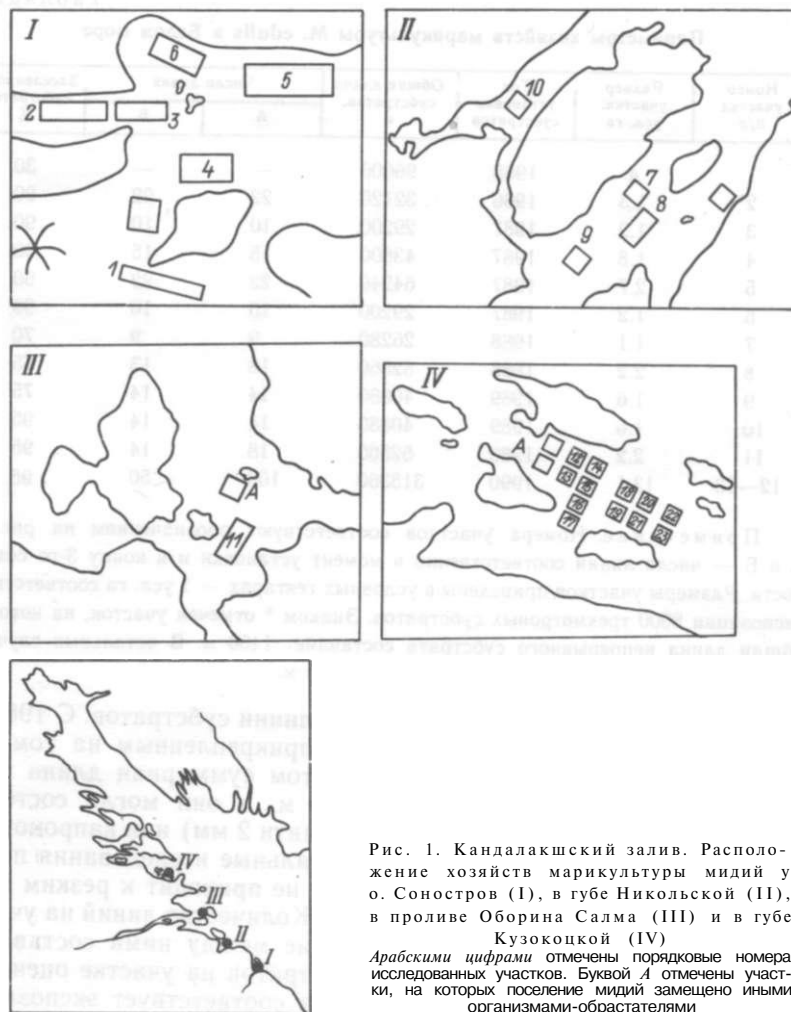


Рис. 1. Кандалакшский залив. Расположение хозяйств марикультуры мидий у о. Соностров (I), в губе Никольской (II), в проливе Оборина Салма (III) и в губе Кузокоцкой (IV).  
 Арабскими цифрами отмечены порядковые номера исследованных участков. Буквой А отмечены участки, на которых поселение мидий замещено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

Т а б л и ц а 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 деля с ячейей 40 мм (диаметр нити 2 мм) или капронового каната диаметром около 15 мм. Специальные исследования показали, что смена материала субстратов не приводит к резким сдвигам 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 градациям 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 (экскреция, 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  $N$  — средняя плотность особей за данный период времени,  $W^1$  и  $W^2$  — их средние размеры в начале и конце анализируемого отрезка времени. Изменения численности оценивали по среднегодовым величинам коэффициента естественной смертности  $\mu = (\ln N^1 - \ln N^2)$  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-нибудь 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 молоди 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 участка п/п	Н. м	Показатель	Параметры генерации к концу сезонов роста (п/п)									
			1		2		3		4		5	
			А	Б	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	—	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

5\*

67

Окончание табл. 2

Номер участка п/п	и, м	Показатель	Параметры генерации к концу сезонов роста (п/п)									
			1		2		3		4		5	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
	2.5	L	1.5	16	15	32	29	45	43	55	54	
		N	16000	2160	1010	1180	1050	530	750	410	410	
12—23	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; *H* — 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,

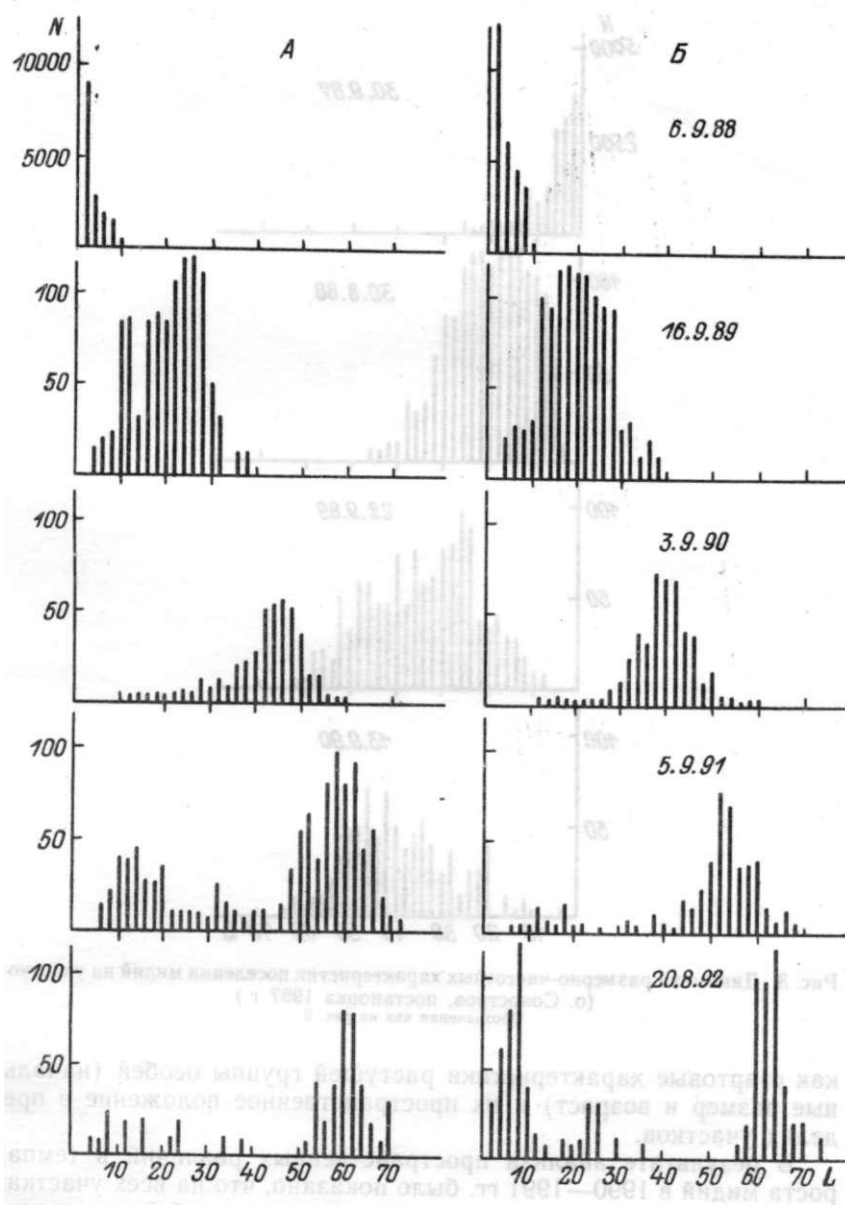


Рис. 2. Динамика размерно-частотных характеристик поселения мидий на участке 8 (губа Никольская, постановка 1988 г.):  
 А — верхняя и Б — нижняя часть субстратов. По оси абсцисс — длина раковины мидий (мм), по оси ординат — плотность особей (экз/м погонный)

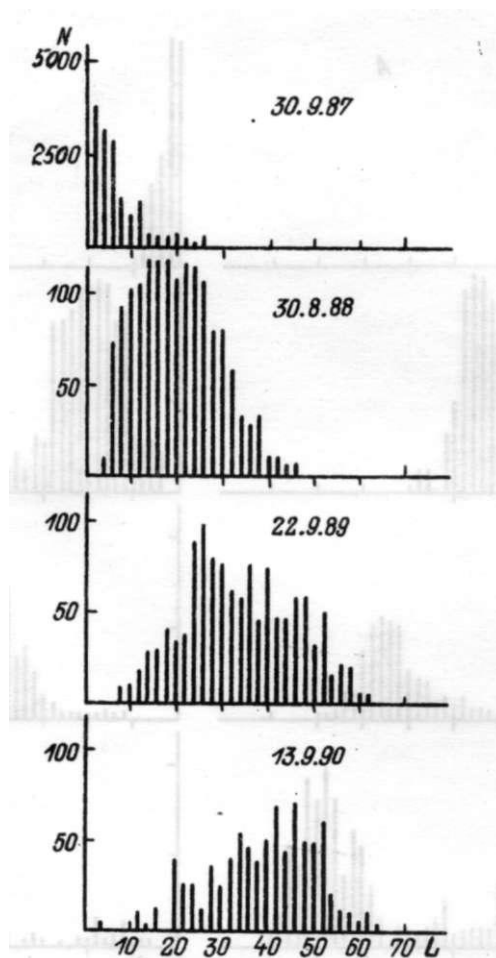


Рис. 3. Динамика размерно-частотных характеристик поселения мидий на участке 2 (о. Соностров, постановка 1987 г.)  
Обозначения как на рис. 2

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 аппробированных предикторов в модели роста были учтены только начальный размер ( $L^H$ ), 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 ( $N^H$ ). Соответствующая регрессионная модель, построенная по данным табл. 2 с учетом линейности связи выбранных аргументов с величиной годового прироста мидий ( $L$ ), 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 ( $\mu$ ), 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  $\mu$ , характеризующая темп снижения численности доминирующей группы в течение года, в среднем для изученных поселений имеет прямую связь с начальной плотностью ( $N^H$ ) и обратную с величиной начального размера ( $L^H$ ), составляющих

Таблица 3

Параметры зависимостей, связывающих величины среднегодовых приростов (1) и  $\mu$  (2) с начальными размерами ( $L_n$ ) и плотностью ( $N_n$ ) растущих мидий и положением их на субстрате (Я)

Уравнение	Показатели					
	Св. член	$L_n$	$N_n$	$H$	$R^2$	$F$
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):

$$\Delta L = 18.3 - 0.17L_n - 0.00002N_n - 0.65H_n \quad (2)$$

$$\mu = 0.69 - 0.011L_n + 0.00009N_n \quad (3)$$

где  $L_n$  — средняя длина раковины мидий, мм;  $N_n$  — их плотность, экз/м погонный субстрата;  $H_n$  — 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:  $\ln(N) = \ln(N_n) + \mu$ .

Полученные 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 Кузкоцкой. 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 Кузкоцкой. 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:

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

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, А). 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, А) 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

Таблица 4

**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, X 10 <sup>6</sup> , м	F, X 10 <sup>6</sup> , ккал	P, X 10 <sup>6</sup> , ккал	R, X 10 <sup>6</sup> , ккал	A, X 10 <sup>6</sup> , ккал	C, X 10 <sup>6</sup> , ккал	G, X 10 <sup>11</sup> , 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:

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

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	
Z	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
V	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
P	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
R	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
F	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
C	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
C/V	A	2.1	2.8	3.9	4.5	2.7	3.7	5.0	5.3
	A	0.58	0.46	0.38	0.33	0.72	0.44	0.33	0.20
U	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);

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

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

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

где  $R$  — скорость потребления кислорода (мг  $O_2$ /л) особи, живая масса которой равна  $W$  (г). В итоговых показателях было учтено, что энергетический эквивалент 1 мг  $O_2$  равен 3.4 кал (Винберг, 1976);

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

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  $\mu$  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 мари-хозяйств, 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 Чула —  $10^{14}$  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 годовым 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  $1 \text{ м}^3$ . Примем, что калорийность сухой массы фитопланктона равна 3270 кал/г (Cummins, al., 1971). Тогда, судя по ожидаемой энергоемкости доступной мидиям в  $1 \text{ м}^3$  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., средне-суточный объем отфильтровываемый ими воды равен 160 тыс м<sup>3</sup>. Общая площадь участка примерно 3.5 га, и его объемные параметры соответствуют 105 тыс м<sup>3</sup>. 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 относятся 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 немислимы 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 пойкило-термных 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.— Гидро-биологические 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 Чула.— Исследование мидии Белого моря.— Л., 1985. С. 22—35.
- Максимович Н. В., Лысенко В. Н.* Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma inconspua* в зарослях зостеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря, 1986. № 1. С. 25—30.
- Маслов Ю. И., Апаньева 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-Луканина 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.* Estude 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 regression equations. The possibilities of the model in prediction structural and functional parameters in cultured settlements are discussed.