

МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
КОЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

На правах рукописи

ГУДИМОВ Александр Владимирович

**Поведенческие реакции мидий в условиях колебаний
факторов среды побережья Восточного Мурмана**

25.00.28 – океанология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск

2004

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом
институте КНЦ РАН (ММБИ)

Научный руководитель: академик РАН **А.Ф. Алимов**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
В.М. Муравейко;
кандидат биологических наук
Е.Н. Луппова

Ведущая организация:

Биологический факультет Московского государственного
университета им М.В. Ломоносова

Защита состоится « 1 » июня 2004 г. в 15:00
на заседании Диссертационного совета Д. 002.140.01 при
Мурманском морском биологическом институте КНЦ РАН
по адресу: 183010, Мурманск, Владимирская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ.

Автореферат разослан « 29 » апреля 2004 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета,

кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Устойчивое функционирование прибрежных экосистем базируется на адаптации видов к комплексу колебаний факторов среды (солености, температуры, концентрации пищи и др.) их природных местообитаний.

Двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* L. -типичный представитель донной фауны литоральных и сублиторальных сообществ Баренцева и Белого морей. Выбор объекта исследования был определен как его адаптационными способностями, так и его экологической и прикладной значимостью.

Несмотря на то, что мидии обитают в условиях флуктуирующей среды, многочисленные работы по экологической физиологии и поведению двустворчатых моллюсков выполнены, как правило, в постоянных или контролируемых условиях, задаваемых экспериментатором.

Предполагается, что приспособление донных животных к условиям приливных и суточных колебаний факторов среды должно преимущественно проявляться в виде функциональных адаптаций поведенческого характера, связанных с быстрым реагированием (Хлебович, 1981). Однако, общие закономерности поведения морских двустворчатых моллюсков во многих аспектах совершенно не изучены. Не определены элементарные поведенческие акты и основные количественные параметры поведения (движений створок раковин) двустворчатых моллюсков, ^{как} и методология их измерения. Не установлены количественные зависимости поведения моллюсков от основных экологических факторов и их природных колебаний. Поведенческие реакции мидий субарктического региона, в частности, баренцевоморских и беломорских, ранее практически не исследовались.

Цель и задачи исследования. Основной целью данной работы было изучение поведения мидий, регистрируемого по движениям их створок, в условиях естественных колебаний факторов водной среды (температуры, солености, концентрации фитопланктона и/или взвеси).

Для достижения этой цели предполагалось выполнить следующие задачи: определить основные элементарные поведенческие реакции мидий; установить количественные параметры двигательной активности мидий и принципы их измерения; исследовать наличие

периодических составляющих двигательной активности мидий при их содержании в условиях естественных флуктуаций факторов среды; провести анализ возможностей математических методов обработки временных рядов в обнаружении и объективном анализе периодических составляющих поведения мидий; изучить зависимость поведенческих реакций мидий от относительно слабых непрерывных колебаний основных экологических факторов; оценить возможности использования поведенческих реакций мидий в биотестировании.

Научная новизна. Представлена первая классификация элементарных поведенческих реакций двустворчатых моллюсков, выполненная на примере мидий. Определены основные количественные параметры поведения моллюсков, регистрируемого по движениям их створок. Впервые проведены непрерывная регистрация и анализ поведенческих реакций моллюсков за период более одного года. Впервые показана зависимость уровня раскрытия створок двустворчатых моллюсков (УРС) от слабых естественных колебаний факторов водной среды. Разработана оригинальная методология изучения факторной обусловленности поведения животных в условиях комплексного изменения нескольких факторов природной среды. Впервые установлено, что в нормальных условиях водной среды мидии обычно не держат створки полностью закрытыми или полностью открытыми (исключая аддукцию), - это поведение не типично для них. Обнаружено, что в течение года наблюдается ^{СМРКА} ~~переменное~~ доминирование экологических факторов (температура, соленость, концентрация sestona), определяющих поведение мидий.

Методика измерения количественных параметров поведения мидий (УРС, аддукция, амплитуда), как и анализа периодических составляющих УРС описаны впервые. Впервые произведен спектральный анализ периодических составляющих «медленных ритмов» УРС и доказано существование комплекса устойчивых колебаний УРС с периодами кратными околоприливному циклу: 12, 24, ...60, 72 ч. Биотестирование комплексного загрязнения (буровых растворов) на основе нескольких количественных параметров поведения мидий выполнено впервые.

Особенностью данной работы является ее океанологическая направленность: отход от традиционного подхода к постановке экспериментов в контролируемых условиях в пользу использования методологии пассивного эксперимента/наблюдения и подходов к обработке и анализу материала, более характерных для полевых, океанологических исследований.

Практическая значимость. Обнаруженная чувствительность мидий к колебаниям факторов среды создает основу для разработки методологии измерения истинного уровня активности моллюсков в условиях приближенных к природным или, непосредственно, *in situ*. Применение данной методологии позволяет без привлечения дополнительных средств существенно повысить точность и качество экспериментальных исследований. Возможности непрерывного мониторинга поведения моллюсков применимы как в практике марикультуры, так и в оценке состояния среды и биотестирования загрязнения. Перспектива применения данного метода заключается в проведении контроля качества вод и биотестирования загрязнения в реальных природных условиях. Разработанный подход может быть использован в экологической экспертизе (ОВОС) проектов, связанных с загрязнением на шельфе.

Апобация работы и публикации. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на лабораторных семинарах и отчетных сессиях Мурманского морского биологического института (1986-2003), на научных семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института РАН (1990-1993), на II-ой областной конференции молодых ученых «Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов» (Апатиты, 1988), на II-ой Всесоюзной конференции «Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря» (Мурманск, 1988), III-ей Всесоюзной конференции «Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы» (Мурманск, 1990), Международной конференции морских наук Скандинавии «1st Nordic marine science meeting» (Гетеборг, Швеция, 1995), II-ой Международной конференции «Освоение шельфа арктических морей России» (Санкт-Петербург, 1995), Международном совещании «First international workshop on adaptation capacity in marine invertebrates» (Гданьск – Собисчево, Польша, 1998), Международной конференции «Проблемы гидрoэкологии на рубеже веков» (Санкт-Петербург, 2000), Первой школе морских биологов (Ростов, 2001), Международной конференции «Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах» (Москва, 2002), Второй школе морских биологов (Мурманск, 2003). По теме диссертации опубликовано 14 работ.

Объем и структура диссертации. Работа изложена на 206 страницах и состоит из введения, шести глав, выводов и списка

литературы, включающего 218 наименований. Рукопись содержит 16 таблиц и 52 рисунка. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные исследования, представленные в данной работе, выполнены в 1986-1987 гг. в проточной морской аквариальной ММБИ КНЦ РАН (пос. Дальние Зеленцы Мурманской области). Измерения параметров окружающей среды производились в аквариальном протоке и непосредственно в губе Дальняя Зеленецкая, на берегу которой находилось здание института с аквариальными помещениями.

Взрослые мидии одного размерного класса 40-50 мм были собраны на литорали и в сублиторали преимущественно двух губ Восточного Мурмана, Ярнышной и Дальней Зеленецкой и помещались в проточные 4-5 л сосуды (расход воды от 700 до 1200 мл/мин), находившиеся в 40 литровых аквариумах.

Возможности проточной аквариальной ММБИ позволили максимально приблизить условия экспериментов и наблюдений к природным. Регистрация движения створок мидий проводилась в условиях невмешательства в спонтанно протекающий процесс природных изменений факторов среды, что соответствует методологии океанологических исследований или/т.е. пассивного наблюдения/эксперимента, «когда эксперимент ведет природа» (Налимов, 1971; с. 87).

Постоянно протекавшая через аквариумы морская вода, закачивалась из придонного слоя (0.5 м от дна) верхней сублиторали губы Дальняя Зеленецкая в аквариальную ММБИ мощным насосом с интервалом 15-30 мин. Соответственно, в период отлива в аквариальную поступала вода поверхностного слоя, а в полную воду - вода придонного слоя. Условия в проточных аквариумах были, во многих отношениях, близки к условиям верхней сублиторали, т.е. горизонту, откуда закачивалась вода. Результаты специального исследования соответствия аквариальных условий природным (представлены в главе 5) показали,

что по основным характеристикам морской воды (температура, соленость, фитопланктон) разница между аквариальными условиями и природными была незначительной, их колебания были скоррелированы.

Акклимацию свежесобранных мидий к условиям аквариальной проводили поэтапно при постоянном контроле поведения моллюсков.

Движения створок мидий регистрировались при помощи механического актографа, по методу, впервые примененному Доджсоном (Dodgson, 1928) и модифицированному Слатиной (1989).

Суточные и недельные записи движений створок мидий (актограммы) являлись исходным материалом для анализа поведения и периодической активности моллюсков (рис. 1).

В специальных экспериментах (голодание, дефицит кислорода, кормление) использовалось параллельно 2-3 моллюска. Во избежание влияния индивидуальных вариаций оценка результатов производилась по традиционной методике (Barnes, 1956; Salanki, 1965; Fujii et al., 1982), т.е. для каждого животного отдельно.

Измерялись следующие параметры поведения моллюсков: уровень раскрытия створок (УРС), частота схлопываний (аддукция, АДД) и амплитуда (АМП) раскрытия створок. Основным параметром поведения был определен УРС (в % максимального раскрытия), который первоначально основывался на измерении уровня закрытия створок (УЗС) в условных единицах (делениях шкалы актограммы или мм):

$$УРС = \frac{\max АМП - УЗС}{\max АМП} 100 \%,$$

где максимальная амплитуда ($\max АМП$), - наибольшая амплитуда, зарегистрированная за весь период исследования (за год).

УЗС использовался наравне с УРС при изучении периодичности поведения мидий, но только для анализа коротких временных рядов (до 3-4 сут), в отличие от УРС, определяемого для любого временного интервала. Подробнее принципы определения и методика измерения количественных параметров а также особенности элементарных актов поведения мидий рассмотрены в главе 3.

Данные по индивидуальным актограммам усреднялись за тот или иной период времени для группы мидий, как правило, из 2-3 моллюсков, находившихся в относительно равных условиях и взятых из одного биотопа. Всего таким образом было обработано не менее 260 актограмм за 2 года регистрации, и произведено около 5000 измерений УРС, АДД

и АМП у 18 мидий, взятых из разных биотопов (табл. 1).

В периоды регистрации движения створок мидий измерение факторов среды (табл. 1) проводилось стандартными методами (например, Руководство, 1980).

Таблица 1

Общий объем измерений в 1986-1987 гг.

Тип регистрации/ анализа* или параметра	Количество Актограмм/ или периодограмм*, не менее:	Кол-во измерений не менее:
Суточные актограммы	220	2900
Недельные актограммы	38	1800
Спектральный анализ*	85*	2500
Содержание кислорода в воде		30
Соленость		50
Температура воды		600
Высота и фаза прилива		50
Концентрация и состав фитопланктона		20
Взвесь		40
Температура воздуха		220
Скорость протока		300

В исследовании зависимости УРС от факторов среды ■ использовались методы одномерного статистического анализа, главным образом, корреляционный и регрессионный анализ.

Определение периодических составляющих колебаний УРС было основано на статистических оценках распределения среднего. На коротких интервалах (2-3 сут) о величине периода колебаний УРС можно было судить по расположению максимумов и минимумов функции (Браун, 1964; Карп, Катинас, 1989). Для анализа более длинных временных рядов УРС был использован метод спектрального (гармонического) анализа (Фихтенгольц, 1963; Мерсер, 1964; Wiener, 1930), широко применяемый в океанологии (Коняев, 1973).

Первоначально материал для гармонического анализа обрабатывался на ЭВМ «Искра» по оригинальной программе (Гудимов, Гайденок, 1988), а затем на компьютерах IBM PC различной конфигурации по программе Statgraph 2.1. Особенности обработки временных рядов в процессе гармонического анализа рассмотрены в главе 4.

Глава 2. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Изучение регуляции поведения двустворчатых моллюсков началось с работы И.П. Павлова (1885: «Как беззубка раскрывает свои створки»). Последующие исследования влияния факторов среды на двигательную активность *Bivalvia* носили, в основном, качественный характер. Было установлено, что любые существенные изменения в среде (Хлебович, 1974; Сабуров, 1976; Арефьева, 1983; Карпенко и др., 1983; 1987; Слатина, 1989; Salanki, 1965; Davenport, 1977; 1979; 1981; Akberali, gueman, 1985 и др.) вызывают укорочение периодов активности, изменение частоты смены периодов активности и покоя, и увеличение продолжительности изоляции раковин.

Редкие количественные исследования показали, в частности, что увеличение среднесуточной продолжительности периода активности морских моллюсков *Venus mercenaria* с 0 % (зимой) до 90 % (летом) наблюдалось параллельно с сезонным ростом температуры воды (Loosanoff, 1939).

Практически все (за исключением 2-3 работ) исследования поведения моллюсков были проведены в лабораторных условиях. Было обнаружено, что околосуточный ритм открытия раковин морских моллюсков может в значительной мере определяться 24 часовой периодичностью их кормления (Higgins, 1980). Однако, результаты большинства факторных экспериментов противоречивы и неоднозначны. Небольшие по амплитуде колебания факторов рассматривались как постоянные условия экспериментов.

До настоящего времени неизвестно как изменения в уровне раскрытия створок двустворчатых моллюсков, и мидий, в частности, связаны с такими экологическими факторами, как температура, соленость, взвесь, движение воды и их природными колебаниями. Количественных зависимостей параметров движения створок от природных градиентов факторов среды до настоящего времени получено не было.

Исследования периодичности раскрытия створок раковин мидий (Слатина, 1989; Ameyaw-Akumfi, Naylor 1987; Fujii *et al.*, 1982. Newell *et al.*, 1998) и других морских двустворчатых моллюсков (Fujii, 1977; Higgins, 1980) донныне немногочисленны. До настоящего времени наличие периодичности в движении створок мидий еще не считается доказанной (Ameyaw-Akumfi, Naylor 1987).

Исследования элементарных поведенческих актов моллюсков, особенно сессильных видов, крайне редки. Экологические исследования поведения (двигательной или периодической активности) морских двустворчатых моллюсков, начатые в начале века (Nelson, 1921; Dodson, 1928 и др.), представлены в России единичными работами (Даутов, Карпенко, 1975; Слатина, 1989).

Глава 3. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ МИДИЙ

Поведенческие акты и количественные параметры

Анализ актограмм баренцевоморских мидий показал, что применение наиболее простых, элементарных поведенческих актов, таких, например, как «аддукция, схлопывание, фаза покоя/активности» по отношению к движению створок мидий, нуждалось в уточнении и расширении их исходного (традиционного) понимания.

Количественный анализ степени раскрытия створок показал, что как при отдельных схлопываниях створок, так и в периоды аддукции закрытие раковин мидий было, как правило, или неполным (створки закрыты более чем наполовину), или частичным (закрытие менее чем наполовину). Число таких актов неполного закрытия составляло не менее 50 % (обычно, 70–80 %) от их общего числа. При нормальных условиях содержания мидий (на протоке) таким же неполным было закрытие створок в периоды покоя. Фактически, впервые было обнаружено, что в нормальных условиях постоянного протока мидии никогда (кроме отдельных схлопываний) не держат створки полностью закрытыми или открытыми, в их поведении не наблюдается четкого разделения фаз активности и покоя.

Данные особенности движения створок мидий, нашли отражение в классификации их элементарных поведенческих актов, основанной на традиционной терминологии.

Были определены основные количественные параметры движения створок мидий и разработана методика измерения следующих параметров поведения моллюсков: уровень раскрытия створок (УРС), частота схлопываний (аддукция, АДД) и амплитуда (АМП) раскрытия створок.

Согласованность и индивидуальность

В процессе акклимации к условиям аквариального содержания постепенно возникала согласованность и синхронизация в движениях

створок акклимируемых и *аквариальных* (т.е. давно акклимированных) мидий. Совпадение кривых двигательной активности иногда могло быть почти абсолютным (рис. 1), как по колебаниям УРС, так и по аддукции, и амплитуде. Количественный показатель согласованности по УРС - величина коэффициента корреляции зависела не только от времени акклимации, но от локальных условий (в аквариуме) и от индивидуальных особенностей поведения моллюсков, варьируя от 0.61 до 0.96 ($P < 0.01 \div 0.05$; $n = 20-30$). Функция взаимокорреляции показала, что согласование и синхронизация по УРС у мидий, находящихся в одном сосуде/аквариуме, часто бывает выше, чем между моллюсками, живущими в соседних аквариумах. В условиях дополнительного кормления одноклеточными водорослями акклимация проходила быстрее и согласование движения створок было наилучшим (рис.1). В период недостаточного поступления пищи, например, ранней весной, синхронизация двигательной активности была наименьшей.

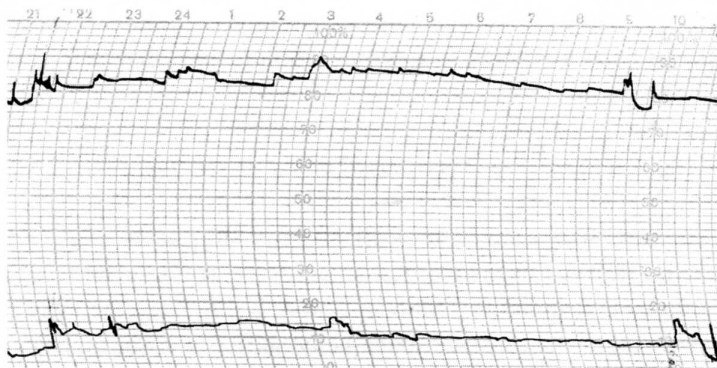


Рис. 1. Согласование движений створок сублиторальной (верхняя актограмма) и аквариальной (внизу) мидий в условиях кормления

Наибольшие отличия в характере движения створок были обнаружены у мидий, живущих на разных горизонтах литорали.

Согласованность, скоррелированность поведения мидий, обнаруженная в процессе исследования, является доказательством общности, однообразности поведенческих реакций моллюсков, находящихся в одинаковых условиях, например, одного местообитания.

Глава 4. МЕДЛЕННЫЕ РИТМЫ

Периодичность колебаний УРС и ее обнаружение

В коротких сериях измерений о величине периода колебаний УРС можно было судить по расположению максимумов или минимумов средневзвешенного значения функции. Однако, в отношении комплексных функций, к которым относятся и актограммы, использование обычных методов статистической оценки выборочного среднего является довольно субъективным (Халберг, 1964; Карп, Катинас 1989). Для доказательства периодичности процесса сложной иерархии и определения периодов его основных ритмических компонент применяют автокорреляционный метод, спектральный (гармонический или Фурье) анализ и иные приемы (Мерсер, 1964; Коняев, 1973; Карп, Катинас 1989).

Спектральный анализ колебаний УРС

Спектральный анализ, основанный на преобразовании Фурье, позволяет представить процесс $x(t)$ в виде временного ряда образованного суммой синусоидальных и косинусоидальных колебаний (гармоник), частоты которых меняются дискретно с шагом f_i (Бендат, Пирсол, 1983):

$$x(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{k=1}^{\infty} (a_k \cos 2\pi f_k t + b_k \sin 2\pi f_k t)$$

Доказано, что классический анализ Фурье и стандартные статистические методы оказываются удовлетворительными только для чисто периодических функций (Мерсер, 1964; Карп, Катинас 1989). Если же периодический сигнал замаскирован случайными компонентами, как это часто бывает в биологических процессах, то эффективность этих методов недостаточна (ограничена).

Колебания УРС мидий не представляют собой чисто периодическую функцию, а содержат различные тренды (до 300-310 ч), включающие случайную и/или релаксационную компоненту. Другими словами, динамика УРС, как и любая другая временная серия данных $f(N)$: $f(N) = (f_1, \dots, f_n)$, может быть представлена в общем виде как периодическая функция $f(x)$, с учетом отмеченных ограничений (Гудимов, Гайденок, 1988):

$$f(x) = A_0 + A_1x + A_2x^2 + \left(B_0 e^{\alpha_0 + \alpha_1 + \alpha_2 x^2} \right) \sum_{j=1}^{\infty} a_j \sin(\omega_j x + \varphi_j)$$

где A_0, A_1, A_2 - параметры тренда, т.е. коэффициенты простой или полиномиальной регрессии, отражающие характер изменений среднего значения; B_0 - максимальная амплитуда. Устранение отмеченных ограничений достигается выделением и последующим вычитанием тренда (A_0, A_1, A_2), которое производится с помощью метода наименьших квадратов, а построение функции автокорреляции минимизирует изменения амплитуды. Для получения спектральной плотности автокорреляционную функцию подвергают преобразованию Фурье.

Представленная последовательность операций (ФАТ): преобразование Фурье (Ф) после автокорреляции (А) и удаления трендов (Т), - возможность выделения по автограммам мидий периодического сигнала замаскированного случайными компонентами и трендами (табл. 2).

После ФАТ периоды достаточно ясно группировались вокруг 3-4 средних значений, которые соответствовали околосуточному (24-25 ч) и околоривновому (10-12 ч) ритмам или кратных им (6, 48, 60, 72, 96...180 ч), или представляли собой комбинацию (18, 36-40 ч) этих двух основных периодов (табл. 2).

Таблица 2

Периоды колебаний УРС после полной обработки временных рядов (ФАТ)

Сезон	Основной период, ч	Другие периоды	Аклимация
лето	24	48, 34, 16, 8	3 сут - 3 мес
лето	24	12, 6, 3 (18, 36)	14 сут
лето-осень	24	70, 36, 12, 6	7 сут
зима	10, 36	72, 24, 6, 18 (48, 62, 116, 192)	1 сут
зима	36, 70	18, 60, 40, 24 (120-140)	18 мес
зима -весна	60	30, 48, 72, 12, 25, 18 (92, 112, 140)	1сут (из сублит.)
зима -весна	60	48, 72 (18-20, 30, 120, 240)	18 мес
весна	24	16, 8, 12 (6-7)	10 сут
весна	30	70, 48, 30, 18, 12 (8, 40, 60)	20 мес

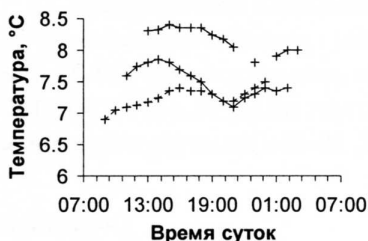
Обнаруженные у мидий Восточного Мурмана ритмы раскрытия створок являются, несомненно, поведенческой адаптацией моллюсков к колебаниям условий водной среды.

Глава 5. ПОВЕДЕНИЕ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ КОЛЕБАНИЙ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Колебания факторов

В условиях естественного протока, как и в самой губе Дальняя Зеленецкая, суточные и даже недельные колебания температуры воды обычно не превышали 1-2 °С, а солености - 1-2 промилле. Однако, несмотря на относительную неизменность условий содержания, средний уровень двигательной активности мидий всегда был непостоянен, изменяясь в широких пределах

Прямые измерения параметров среды показали наличие периодических колебаний температуры и солености воды (рис. 2-3), а также концентрации сестона в аквариальном протоке. Эти колебания были близки к околуприливным и околосуточным.



а)



б)

Рис. 2-3. Суточные и приливные колебания температуры воды аквариального протока: а) - август (3 сут), б) - февраль (1 сут) 1986-1987 гг.

Проведенное сопоставление динамики гидрологических параметров в протоке и поверхностном слое воды губы Дальняя Зеленецкая показало: несмотря на то, что абсолютные величины гидрологических параметров морской воды аквариального протока несколько отличались от природных, изменение их градиента во времени всегда соответствовало ходу естественных флуктуаций факторов, наблюдаемых на акватории губы (рис. 4).

Корреляция между морем и аквариальным протоком составляла от 0.88 до 0.92 ($P < 0.01$) для недельных колебаний температуры или солености воды.

Таким образом, определенные приливные колебания факторов водной среды ^{могли быть} ~~оказались~~ градиентными для мидий, т.е. вызывали адекватные периодические изменения в их поведении.

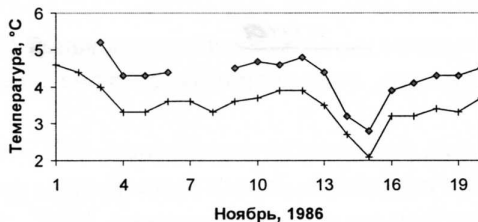


Рис. 4. Изменения температуры воды в аквариуме (ромбы) и температуры воды в море (данные ГМС); $r = 0.97$ ($P < 0.01$).

Причем, в отличие от обычного, квазистационарного градиента, при котором вектор изменения каждого фактора (его увеличения или уменьшения) одинаправлен, данный временной градиент является переменным: направление вектора и величина инкремента/декремента каждого фактора периодически изменяются. Очевидно, *переменным градиентом* могут быть названы только такие периодические колебания одного или нескольких факторов среды, которые являются экологически значимыми, т.е. вызывают соответствующие устойчивые колебания функциональных параметров организма.

Зависимость поведения от факторов среды

Использование методологии пассивного эксперимента в данном исследовании помогло обнаружить, что в разные сезоны сочетание факторов переменного градиента и экологическая роль каждого из них регуляции поведения мидий различны. В определенной природной ситуации влияние факторов разделялось, т.е. самостоятельный эффект одного или каждого из них мог быть проанализирован отдельно от влияния других (на фоне относительной стабильности других).

В результате исследований было установлено, что приливные колебания температуры, солености и концентрации взвешенных частиц представляют для мидий комплексный переменный градиент, который специфичен для каждого горизонта литорали и к которому они адаптированы.

УРС мидий изменяется вслед за колебаниями доминирующего в данное время фактора. Доминирование фактора ~~близостью его~~ определяется близостью его значений к нижней границе диапазона толерантности вида. Мидии реагировали на приливные колебания доминирующего фактора водной среды: минимальное изменение

температуры на 0.1- 0.05 °С, солености на 0.2 ‰, концентрации взвеси на 0.1 мг/л и фитопланктона на 300 кл/л.

В течение года наблюдается ^{смена} переменное доминирование факторов среды (температуры, солености, концентрации сестона), определяющих поведение мидий.

Летом и весной, (май-июль), зависимость УРС от температуры была парадоксальной: постепенный рост температуры сопровождается плавным, но значительным уменьшением УРС. Это явление определялось доминирующим влиянием пониженной солености воды (корреляция, $r = 0.67 - 0.75$; $P < 0.01$).

Осенью не обнаружено какого-либо влияния приливных колебаний температуры и солености воды на УРС мидий. В этом сезоне колебания УРС в первую очередь определялись изменениями концентрации сестона (взвеси) в воде. Зависимость УРС от приливных колебаний концентрации природной взвеси нелинейна. Линейная корреляция ($r = 0.45-0.88$; $P < 0.05$) наблюдается только при низких средних концентрациях взвеси. Пороговая концентрация взвеси (нижний порог), выше которой раскрытие створок увеличивается до максимального, а ниже - быстро уменьшается, предварительно определена в 0.5-0.6 мг/л.

Зимой наблюдалось доминирующее влияние температуры воды. Зависимость УРС от температуры воды (t) в феврале 1987 была линейной: $УРС (\%) = 11.5 t + 43.7$; $r = 0.92$ ($P < 0.01$).

Околоприливный и циркадианный ритмы колебаний УРС определяются приливными колебаниями доминирующего фактора.

Глава 6. БИОТЕСТИРОВАНИЕ

Несмотря на высокую чувствительность поведенческих реакций двустворчатых моллюсков к изменению состава воды, регистрация их поведения, а именно, уровня раскрытия и движений створок раковин, еще редко применяется в биотестировании и биоиндикации как метод оперативного контроля качества вод (Карпенко и др., 1983; Емельяненко, 1987; Крайнюкова и др., 1988; Salanki, Lukascovich, 1967).

Биотестирование экстракта бурового шлама (1-10 % ЭБШ) и бурового раствора лигносульфонатного типа (0.001 % БР) показало, что низкие сублетальные концентрации загрязняющих веществ могут оказывать на мидий значительное воздействие, уменьшая контакт

моллюсков с окружающей средой. Суммарное время фазы покоя возрастало в ходе эксперимента с 0.001 % БР до 400 % от контрольного уровня, достигая 8 часов в сутки.

БР и ЭБШ оказывали стрессорирующее воздействие на мидий во всех испытанных концентрациях, что выражалось в уменьшении УРС и увеличении амплитуды колебаний параметров поведения.

ВЫВОДЫ

1. В нормальных условиях водной среды, характерных для сублиторали, мидии обычно не держат створки полностью закрытыми или полностью открытыми (кроме аддукции), - это поведение не типично для них. В их поведении не наблюдается четкого чередования, разделения фаз активности и покоя, за исключением условий стресса (опреснение, голодание, дефицит кислорода, действие токсикантов). Фаза активности является доминирующей.
2. Набор классифицированных элементарных поведенческих актов адекватно отражает все характерные особенности движения створок мидий.
3. Основными количественными параметрами поведенческих реакций мидий определены: уровень раскрытия створок (УРС), амплитуда (АМП) и аддукция (АДД). Главным количественным параметром является УРС.
4. При содержании в одинаковых условиях поведение мидий становится согласованным. Вместе с тем, моллюски сохраняют определенную индивидуальность как по особенностям колебаний раскрытия створок (РС), так и по аддукции, и амплитуде.
5. Существуют устойчивые периодические колебания РС мидий, как обитающих на литорали, так и в сублиторали. Основу периодических составляющих медленного ритма РС составляют колебания с периодами кратными околоприливному ритму: 12, 24,....60,72...180 ч. Возможно одновременное существование двух основных ритмов периодической активности: циркаприливногo (экзогенного) и циркадианного (эндогенного).
6. Мидии активно контролируют уровень раскрытия раковин в зависимости от окружающих условий, реагируя на природные изменения температуры (на $\sim 0.1 - 0.05$ °С), солености (на ~ 0.2 ‰), концентрации взвеси (на 0.1 мг/л) и фитопланктона (на 300 кл/л).

Приливные колебания температуры, солености и концентрации взвешенных частиц представляют для мидий комплексный переменный градиент, который специфичен для каждого горизонта литорали и к которому они адаптированы. Естественные колебания освещенности не оказывают достоверного влияния на УРС, по крайней мере, в летнее время.

7. В течение года наблюдается ^{смена} переменное доминирование факторов среды, определяющих поведение мидий. Весной и летом (май-июль) - доминирует соленость, субдоминирование - взвесь; с конца лета и осенью - взвесь, субдоминант- соленость; зимой - температура и взвесь. Чувствительность моллюсков к изменению фактора определяется близостью его значений к нижней границе диапазона толерантности вида.
8. Зависимость УРС от приливных колебаний концентрации природной взвеси нелинейна, хотя увеличение УРС наблюдается в период роста концентрации взвеси, максимум раскрытия створок мидий приходится на фазу начального уменьшения концентрации взвеси. Пороговая концентрация взвеси (нижний порог), при которой наблюдается максимум раскрытия створок, а ниже - уменьшение УРС, определена (для осеннего сезона) в 0.5-0.6 мг/л.
9. Поведенческие реакции мидий являются чувствительным и надежным показателем жизнедеятельности организма при проведении биотестирования.

Основные публикации по теме диссертации:

1. Гудимов А.В., Гайденок Н.Д. Ритмическая двигательная активность мидий и ее исследование методом спектрального анализа // Экология, биологическая продуктивность и проблемы марикультуры Баренцева моря: Тез. докл. III Всесоюз. конф., Мурманск, 1988. С. 93-94.
2. Гудимов А. В. Действие бурового раствора лигносульфонатного типа на двигательную активность мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы: Тез. докл. III Всесоюз. Конф., Мурманск, 25-29 июня 1990, Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1990. С. 116-118.
3. Гудимов А.В. Эколого-физиологическое биотестирование буровых жудкостей по их влиянию на донных беспозвоночных //

Арктические моря: биоиндикация состояния среды, биотестирование и технология деструкции загрязнений. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. С. 36-44.

4. Гудимов А.В. Некоторые физиологические аспекты акклиматизации мидий к условиям переменных температур побережья Восточного Мурмана // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. междунар. конф., Мурманск, 10-15 окт. 1995, Мурманск, 1995. С. 25-26.
Gudimov, A.V., Gudimova, E.N., Petrov, V.S. and V.G. Averincev. Effects of drilling solution on the bottom invertebrates of the Barents Sea. Abs. 1st Nordic Marine Sciences Meeting. Goteborg, 23-26 Mars, 1995. Goteborg, 1995. P. 30.
6. Gudimov, A.V. Ecophysiological investigations of the blue mussel at the East Murman. Abs. 1st Nordic Marine Sciences Meeting. Goteborg, 23-26 Mars, 1995. Goteborg, 1995. P. 31.
7. Гудимов А.В., Петров В.С., Гудимова Е.Н. Биотестирование на донных беспозвоночных как средство предупреждения и минимизации загрязнения акваторий в районе разработки месторождений нефти и газа на шельфе Арктики // Морские и арктические нефтегазовые месторождения и экология. М.: ВНИИГАЗ, 1996. С. 39-43.
8. Gudimov A.V. Adaptation of blue mussels to the periodic fluctuations of the environmental conditions // Abs. First International Workshop on Adaptation Capacity of Marine Invertebrates (Gdansk-Sobieszewo, Poland, 4-11 July, 1998). No. 6.
Гудимов А.В. Потребление кислорода и двигательная активность мидий в условиях переменного градиента факторов среды // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. докл. междунар. конф., Санкт-Петербург, 23-30 октября 2000, СПб. С. 43-44.
10. Гудимов А.В. Биотестирование и экологические исследования поведения двустворчатых моллюсков, на примере мидий (*Mytilus edulis* L.) Восточного Мурмана // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах: Тез. докл. междунар. конф. Москва, 2002. С. 204.
11. Gudimov A.V. Behaviour-based bioassay as an advanced approach to era continuous biomonitoring // New technologies in protecting biodiversity in aquatic ecosystems: Abs. Inter. Conf. Moscow, 2002. P. 205.

12. Гудимов А.В., Гудимова Е.Н. Биотестирование и мониторинг загрязнения на основе физиологических реакций донных беспозвоночных // Современные проблемы океанологии шельфовых морей России: Тез. докл. междунар. конф., Ростов-на-Дону, 13-15 июня 2002. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2002. С. 46-47.
13. Гудимов А.В. Поведенческие реакции донных беспозвоночных и их адаптивная значимость // Современные проблемы биологии и экологии морей, (Первая Всерос. шк. по мор. биол., Ростов-на-Дону, 16-18 октября 2001 г.). Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2001. С. 11-18.
14. Гудимов А.В. Элементарные поведенческие акты движения створок мидий (*Mytilus edulis*). ДАН, 2003, т. 391, № 3, с.422-425.