

В. М. Хайтов, А. В. Артемьева

**О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ  
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *MYTILUS EDULIS*  
И ГАСТРОПОД *HYDROBIA ULVAE*  
НА ЛИТОРАЛИ ДОЛГОЙ ГУБЫ О-ВА БОЛЬШОГО СОЛОВЕЦКОГО  
(Онежский залив Белого моря)**

**Введение.** Структура сообщества обычно отражается в виде списков видов с их показателями обилия или производных от них индексов. Однако отражение структуры в таком виде – формально и малоинформативно без знания реальных взаимоотношений между видами, формирующими сообщество. Поэтому неизбежным шагом в синэкологических исследованиях становится изучение внутрисообщественных отношений и построение их классификации [1, 3].

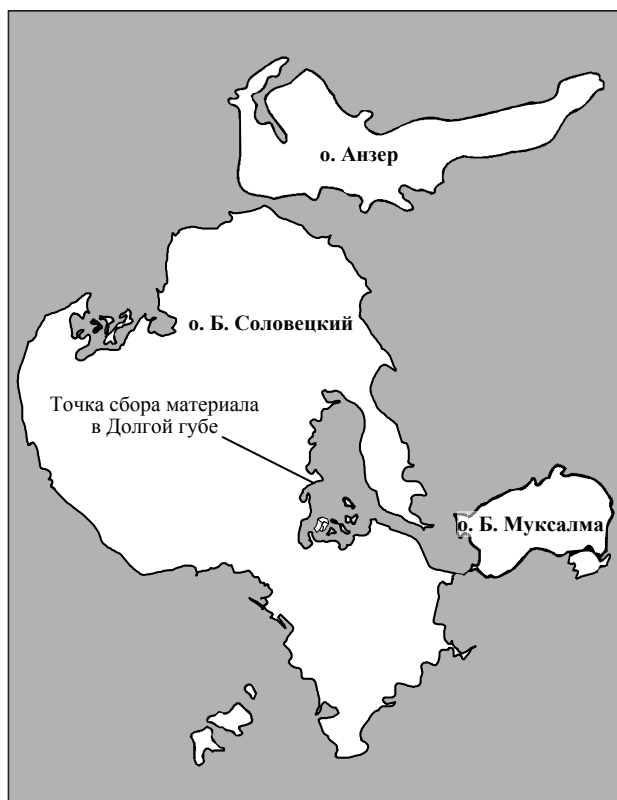


Рис. 1. Карта-схема Соловецких островов.

мидиевая щетка отделялась от грунта, и под ней бралась проба грунта с помощью пробоотборника с площадью захвата  $1/182 \text{ м}^2$  ( $55 \text{ см}^2$ ). Ежегодно бралось по 9–10 проб. Этим же пробоотборником брались пробы в грунте, свободном от мидий (10–15 проб ежегодно).

У каждой мидиевой друзы были измерены ее максимальная длина и ширина, что позволило оценить пло-

Целью данной работы было описание некоторых аспектов взаимоотношений между двумя видами литоральных моллюсков: мидией (*Mytilus edulis* L.) и гидробией (*Hydrobia ulvae* (Pennant)). Организмы этих видов являются наиболее многочисленными членами консорция мидиевых друз и мидиевых банок на илисто-песчаной литорали Белого моря [4, 6]. Мидии в данной системе являются организмами-детерминантами, создающими биогенную среду консорция, а гидробии – организмами-ассектаторами (консортиями), заселяющими эту среду.

**Материал и методика.** В основе работы лежат сборы, проведенные экспедициями Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) ГОУ СПбГДТЮ и кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ, на илисто-песчаном литоральном пляже на побережье губы Долгой о-ва Б. Соловецкого (рис. 1). Взятие проб производилось в июле 1994–2003 гг. На данном пляже, расположенном приблизительно в 200 м от мощной мидиевой банки, были обнаружены многочисленные мидиевые щетки. В среднем на  $1 \text{ м}^2$  приходится  $10,6 \pm 0,71$  друз [6].

Выбранная случайным образом

щадь, занимаемую мидиями (площадь друзы рассчитывалась, как площадь эллипса). Обилие организмов, найденных в друзах, было пересчитано на площадь 55 см<sup>2</sup>. При этом обилие организмов, найденных в друзах и в пробе под ними, суммировалось.

Пробы были промыты через сито с диаметром ячеек 0,5 мм. При разборке учитывались все организмы, как живые, так и останки мертвых (главным образом раковины моллюсков). В дальнейшем мы будем обсуждать лишь показатели обилия мидий и гидробий.

На раковинах всех гидробий (живых и мертвых), обнаруженных в друзах и пробах под ними, учитывалось наличие следов прикрепления биссусных нитей мидий.

У всех мидий была измерена длина раковины с точностью до 1 мм. Для описания размерной структуры каждой отдельной щетки было подсчитано количество моллюсков, попадающих в ту или иную размерную группу. Далее была вычислена доля численности моллюсков каждой размерной группы в общем количестве мидий, формирующих друзу. Полученная доля подвергалась  $\varphi$ -преобразованию Фишера. Далее вычислялось среднее значение  $\varphi$  для каждой размерной группы по всей выборке в данном году. Полученные вектора рассматривались, как отражение усредненной характеристики размерных структур всех друз, собранных в тот или иной год.

Для описания многолетних изменений размерной структуры мидий была рассмотрена динамика средних значений главных компонент. Для вычисления значений главных компонент была использована матрица долей (подвергшихся  $\varphi$ -преобразованию) моллюсков разных размерных групп в каждой отдельной друзе.

Для описания соотношения численностей живых и мертвых гидробий в каждой пробе была введена величина, отражающая долю мертвых моллюсков. Вычисление проводилось по следующей формуле:

$$D = \varphi\left(\frac{Nd}{Na + Nd}\right),$$

где  $\varphi$  – преобразование Фишера;  $Nd$  – численность мертвых гидробий;  $Na$  – численность живых гидробий. Для вычисления  $D$  в щетках использовалась только численность живых и мертвых гидробий со следами прикрепления биссуса.

Оценка интенсивности прикрепления биссусных нитей мидий к раковинам живых гидробий производилась с помощью величины, названной «риском прикрепления». Эта величина вычислялась по следующей формуле:

$$RA = \varphi\left(\frac{Naw}{Naw + Na}\right),$$

где  $\varphi$  – преобразование Фишера;  $Naw$  – численность живых гидробий со следами прикрепления биссуса;  $Na$  – численность живых гидробий без следов прикрепления биссуса.

#### **Результаты исследований. Многолетние изменения структуры поселения мидий.**

На рис. 2 приведены гистограммы, отражающие размерную структуру друз на изученном участке в период с 1994 по 2003 г. Можно заметить, что структура друз год от года изменяется. При переходе от 1995 к 1996 г. наблюдалось массовое отмирание старых крупных мидий и формирование новых друз, состоящих из более молодых особей. Эта группа молодых моллюсков сформировала четко выделяемую совокупность в частотном распределении, которая прослеживается до 2002 г. В 2003 г., вероятно, начался процесс отмирания мидий этой генерации. Результаты компонентного анализа (рис. 3) позволяют прогнозировать наличие циклического процесса изменения размерной структуры мидиевых друз. Этот цикл в 2003 г. еще не замкнулся.

**Обилие *Hydrobia ulvae* и его многолетняя динамика.** Рис. 4 отражает соотношение средних плотностей поселения живых гидробий и средних обилий мертвых моллюсков в мидиевых друзах и грунте, не занятом мидиями. Эти данные были получены на основе всех проб, собранных за 10 лет. Средняя плотность поселения живых гидробий в мидиевых друзах заметно меньше плотности поселения в грунте, не занятом мидиями. Обратная картина наблюдается при сравнении обилия мертвых моллюсков.

Многолетнюю динамику плотности поселения живых гидробий в друзах и в свободном от мидий грунте демонстрирует рис. 5, А. В период формирования молодых друз (1996 г.) численность живых гидробий в друзах резко возросла. Такого всплеска в окружающем грунте зарегистрировано не было. В следующий год численность гидробий в друзах сократилась и далее оставалась на более или менее стабильном уровне. В грунте, окружающем мидиевые друзы, напротив, явно прослеживается тенденция к росту численности в период с 1996 по 2003 г.

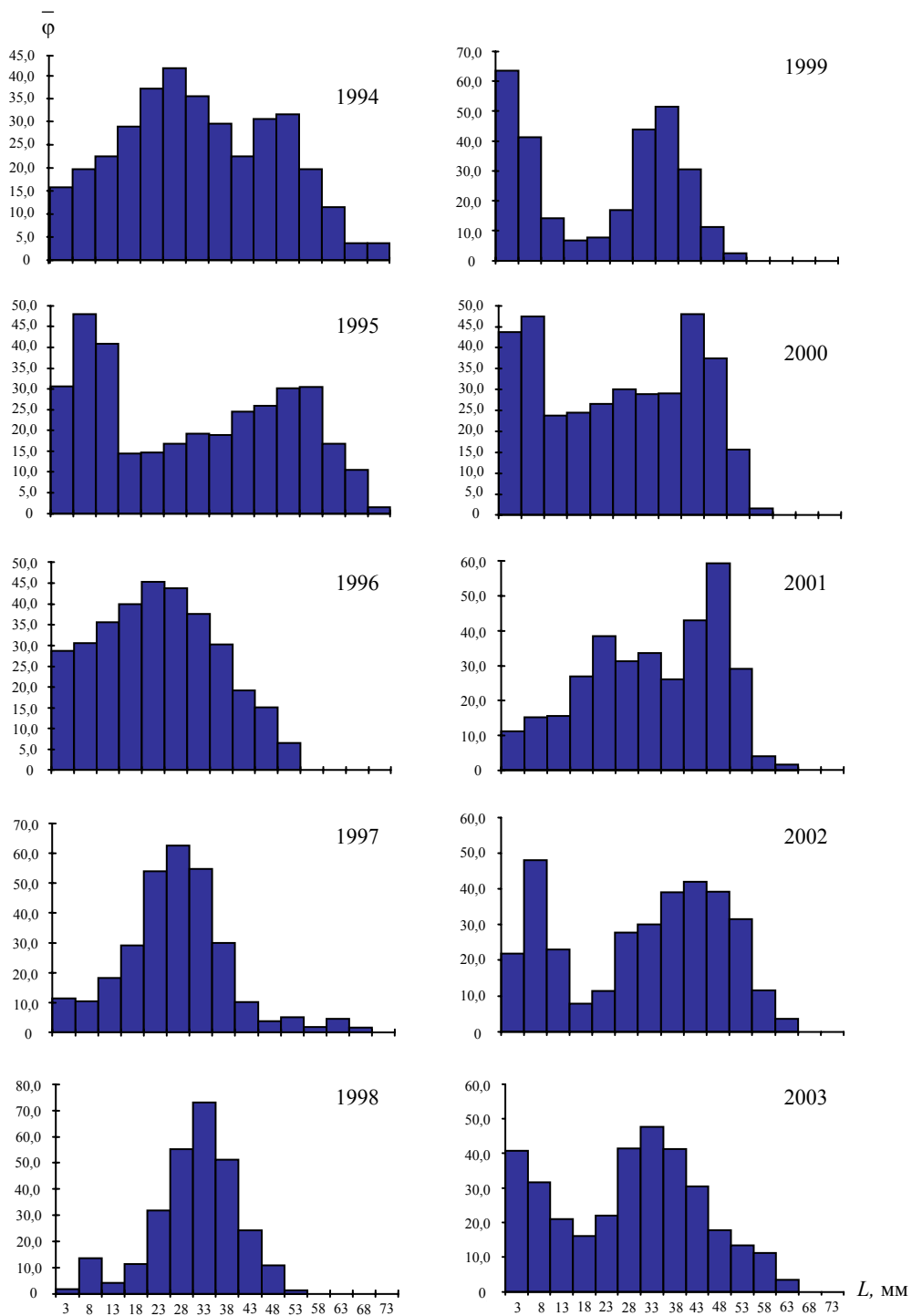


Рис. 2. Размерная структура мидий, формирующих друзы.

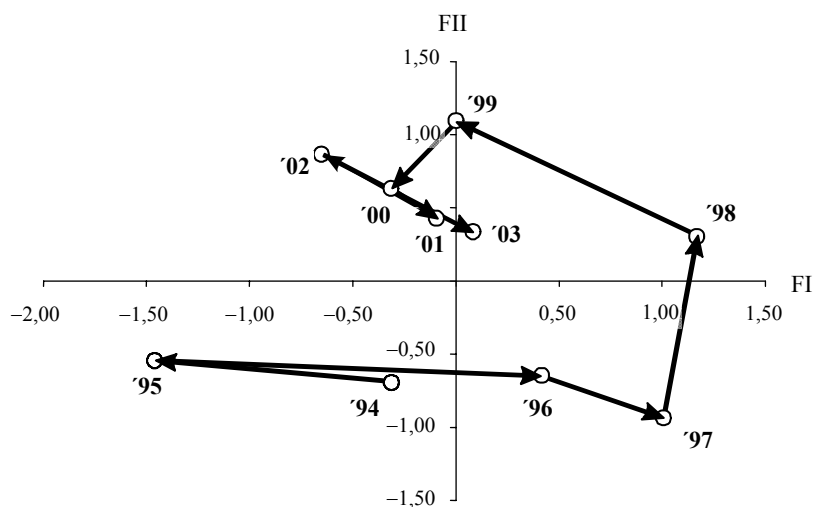


Рис. 3. Многолетние изменения средних значений первой и второй главных компонент, вычисленных по данным размерной структуры мидиевых друз.

Соотношение численностей живых и мертвых особей в друзах и в пространстве между ними (рис. 5, Б) имело разную динамику. Если в пространстве между щетками этот показатель практически не изменялся, то в друзах отмечались заметные изменения. В 1996 г. было отмечено резкое уменьшение доли мертвых моллюсков, т. е. большинство гидробий, отмеченных в

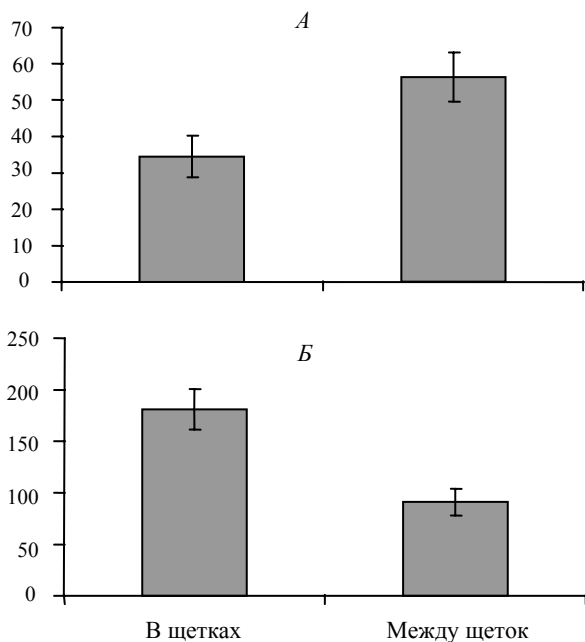


Рис. 4. Обилие живых (А) и мертвых (Б) *Hydrobia ulvae* в друзах и в пространстве между ними. Здесь и далее приведены доверительные интервалы для  $p = 0,05$ .

друзах, были живы. Однако в следующий год доля мертвых особей резко возросла. После этого было отмечено небольшое падение этого показателя в 2001 г., после чего началось новое его увеличение.

Величина «риска прикрепления» (рис. 6) демонстрировала резкое увеличение в 1996 г. и последующее падение в 1997–1998 гг. После этого величина риска прикрепления оставалась на более или менее стабильном уровне.

**Обсуждение результатов.** Давно известно, что плотные поселения мидий нестабильны и демонстрируют автоциклические изменения [2, 5]. Эти изменения характеризуются чередованием периодов вымирания старых мидий и периодов формирования поселений молодых особей.

Приведенные в настоящей работе данные вполне согласуются с теорией автоциклических изме-

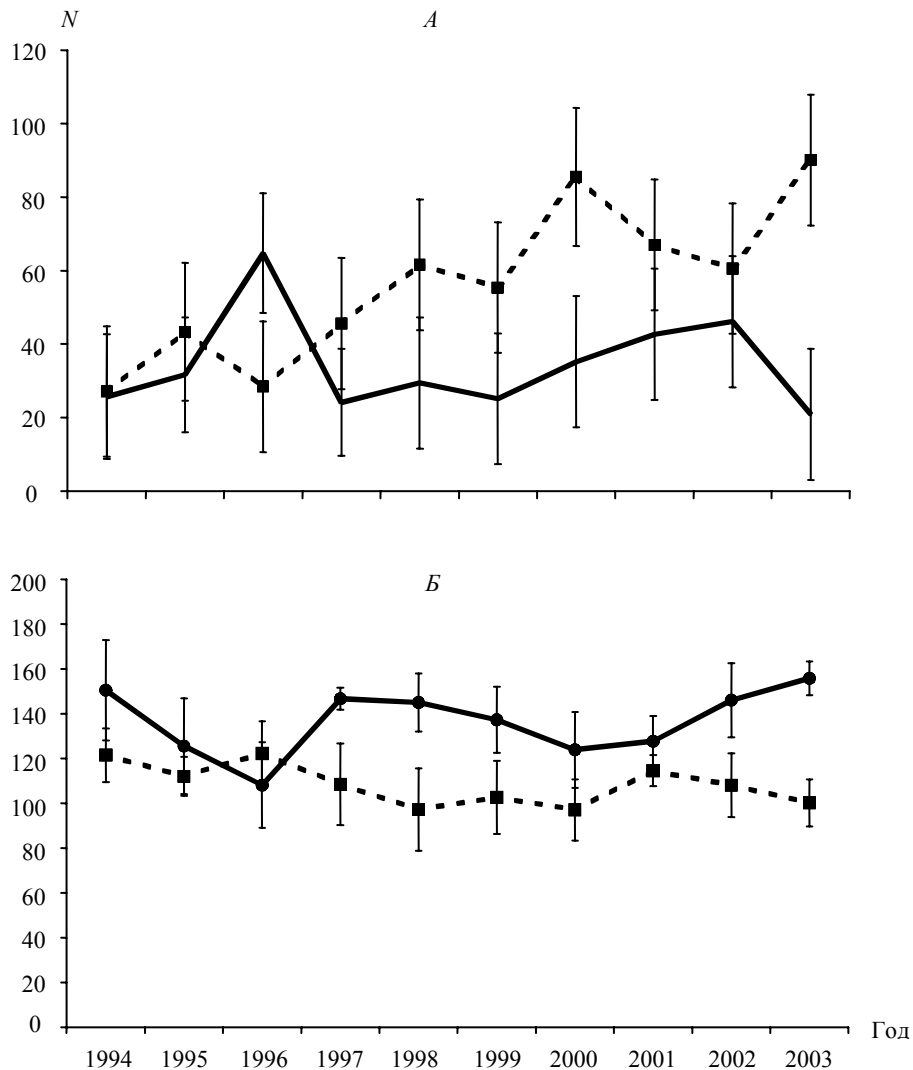


Рис. 5. Динамика плотности поселения ( $N$ ) живых *Hydrobia ulvae* в щетках (сплошная линия) и в грунте, не занятом мидиями (пунктирная линия). (Описание в тексте.)

нений структуры поселения мидий. В изученной нами акватории после отмирания старых моллюсков, которое произошло в промежутке между 1995 и 1996 гг., сформировались новые агрегации. К сожалению, нового периода массового отмирания моллюсков и формирования новых агрегаций нам пока не удалось наблюдать, но характер изменения размерной структуры позволяет ожидать эти события в ближайшие годы.

Известно, что изменения структуры поселения мидий влекут за собой изменения и в структуре всего сообщества, связанного с их агрегациями [4]. В течение этого процесса изменяется и обилие *Hydrobia ulvae* [6]. Закономерно предположить, что изменение обилия консорта каким-то образом связано с влиянием на него эдификатора.

Поскольку численность живых *H. ulvae* в щетках меньше, чем в пространстве между ними, можно предположить, что гидробии испытывают некоторое отрицательное воздейст-

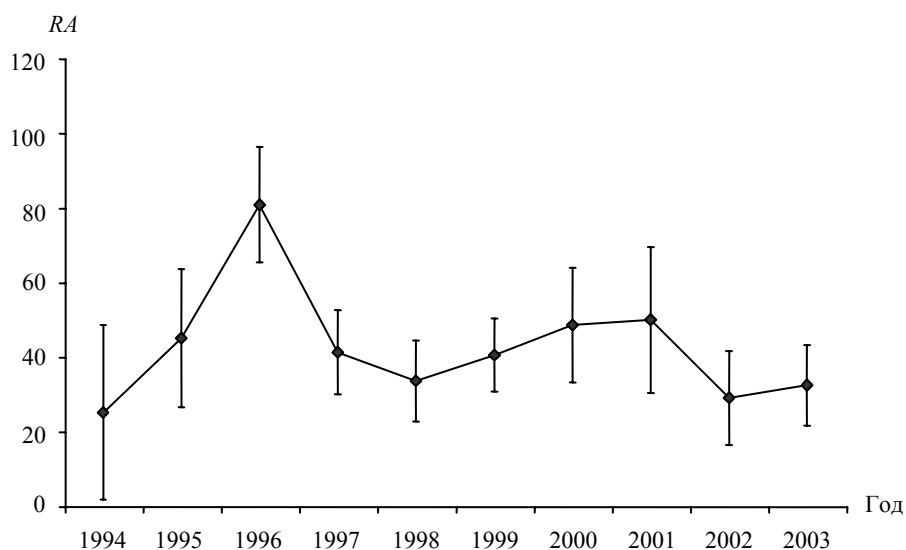


Рис. 6. Динамика величины риска прикрепления биссуса (RA).

вие со стороны мидий. В пользу этого свидетельствует и то, что обилие гастропод в пространстве между друзами демонстрировало явную тенденцию к увеличению после 1996 г., в то время как в друзах численность гидробий не увеличивалась. Это означает, что в микробиоте, подверженном влиянию мидий, существует некоторый фактор, сдерживающий рост численности гидробии.

В то же время количество мертвых гидробий, найденных в щетках, заметно выше, чем в пространстве между ними. Данное соотношение может объясняться тем, что в грунте, не занятом мидиями, раковины мертвых гидробий легче перераспределяются под воздействием прибоа. Однако илисто-песчаный пляж, на котором проводился сбор материала, защищен от волнового воздействия. Даже в ветреную погоду волнение здесь невелико. Да и сама замкнутая акватория Долгой губы не позволяет формироваться мощному прибою. Поэтому более вероятным объяснением тому, что обилие мертвых гидробий выше в друзах, нежели за их пределами, может быть следующее. Возможно, что живые *H. ulvae* постоянно «притекают» в друзу, но, попав туда, подвергаются отрицательному влиянию и гибнут. Привлечение гидробий в друзу может быть вызвано некоторым положительным влиянием со стороны мидий. В качестве положительного влияния можно рассматривать большое количество детрита, накапливающегося в друзах.

Таким образом, в данном консорции организм-ассектатор со стороны эдификатора подвергается как положительному, так и отрицательному влиянию. Если природа положительного влияния, вероятно, связана с формированием пищевой базы, то какова природа отрицательных воздействий?

Данные, полученные при изучении количества моллюсков, подвергшихся прикреплению биссуса, позволяют предположить, что именно это воздействие и оказывает негативное влияние на гидробий. Влияние прикрепления биссуса к раковинам моллюсков других видов было впервые изучено на примере влияния мидий на хищных улиток *Nucella lapilis* [7]. Было показано, что биссус обездвигивает гастропод и мешает им питаться мидиями. Это рассматривается, как защитная реакция жертв на присутствие хищников.

В нашем случае хищных улиток нет, однако мидии прикрепляются к раковинам гидробий. При этом наиболее интенсивное прикрепление происходило в период формирования

молодых агрегаций (1996 г.). В пользу этого говорит резкое увеличение «риска прикрепления» в этот год. В том же году было отмечено и увеличение численности живых гидробий в друзах. Доля мертвых особей в этот год была минимальной. Стало быть, в период формирования молодых агрегаций в сообществе друз количество гидробий увеличивается. Эти моллюски живы, но прикреплены биссусом и, вероятно, не способны оторваться от него. На следующий же год (1997) мы наблюдали сокращение численности живых гидробий и увеличение доли мертвых особей, несущих следы биссуса. Это позволяет предположить, что те моллюски, которые приползли в молодые друзы и были обездвижены биссусом, погибли.

По всей видимости, молодые мидии, только что сформировавшие агрегации, испытывают недостаток в твердом субстрате для закрепления на илисто-песчаном грунте. Поэтому мидии прикрепляются к любым твердым частицам, в том числе и к раковинам гидробий. Последние же, привлекаемые обилием детрита, иммигрируют в друзу, но, будучи обездвиженными, уже не могут покинуть ее.

Приведенные данные позволяют заметить, что рост численности ассектатора в данном консорции вызывается не только положительным влиянием эдификатора, но также и отрицательным, проявляющимся на фоне положительного воздействия. Такого рода воздействие мы предлагаем называть эффектом «ловушки».

Все приведенные в работе материалы не могли бы быть получены без огромной работы, проведенной членами Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТУ и кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ.

*Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.*

## Summary

*Khaitov V. M., Artemieva A. V.* Interactions between blue mussels *Mytilus edulis* and snails *Hydrobia ulvae* in the intertidal zone of the Dolgaya bay (Solovetsky island).

It was shown that abundance of alive *Hydrobia ulvae* is higher in sediments not occupied by blue mussels patches but the number of dead shells is higher in mussel patches. It was supposed that snails are attracted into the patch but perish inside immovable because of byssus threads' attachment.

## Литература

1. Беклемиев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП, отд. биологии. 1951. Т. 56, № 5. С. 23–59.
2. Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* в Белом море // Докл. АН СССР. 1986. Т. 287, № 5. С. 78–84.
3. Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2.
4. Хайтов В. М., Николаева А. М. Структура сообществ мидиевых банок на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1999. Вып. 1 (№ 3). С. 9–28.
5. Хайтов В. М., Артемьева А. В., Фокин М. В., Яковис Е. Л. Структурно-динамическая организация консорциев друз *Mytilus edulis* на литорали губы Долгой острова Большого Соловецкого. Ч. I. Структура и динамика поселений мидий // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2002. Вып. 4 (№ 27). С. 9–17.
6. Хайтов В. М., Артемьева А. В., Фокин М. В., Яковис Е. Л. Структурно-динамическая организация консорциев друз *Mytilus edulis* на литорали губы Долгой острова Большого Соловецкого. Ч. II. Структура и динамика сообщества, связанного с друзами // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2002. Вып. 4 (№ 27). С. 18–29.
7. Petraitis P. S. Immobilization of the predatory gastropod, *Nuccella lapillus*, by its prey *Mytilus edulis* // Biol. Bull. 1987. N 172. P. 307–314.

Статья поступила в редакцию 17 июня 2004 г.