

УДК: 574.587:591.524(26)

*В. М. Хайтов, А. В. Артемьева, А. Е. Горных, О. Г. Жижина, Е. Л. Яковис*

## **РОЛЬ МИДИЕВЫХ ДРУЗ В СТРУКТУРИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ ИЛИСТО-ПЕСЧАНЫХ ПЛЯЖЕЙ.**

### **II. ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА В ЭКСПЕРИМЕНТЕ**

**Введение.** Один из ключевых вопросов любого экологического исследования: почему те или иные организмы, формирующие сообщество, обитают совместно или, напротив, избегают друг друга. При изучении больших территорий (в масштабах многих километров) при ответе на этот вопрос необходимо учитывать абиотические параметры среды. В то же время, отмечено что, чем детальнее масштаб описания биоценотического покрова, тем ярче проявляется роль биотических внутри- и межвидовых отношений [49].

При микропространственных исследованиях иногда удается сразу понять, что привело к совместному поселению те или иные организмы. Это происходит в тех случаях, когда межвидовые взаимодействия непосредственно доступны для регистрации. Примером могут служить топические взаимоотношения в системах базибионт-седвазионт [1, 2]. Обычно же объяснение результатов наблюдений за распределением организмов имеет форму гипотезы, для тестирования которой необходимы экспериментальные исследования.

К числу хорошо изученных систем, на примере которых исследователи могут объяснить причины совместного поселения организмов, несомненно относятся сообщества, связанные с плотными поселениями мидий (см. первую часть настоящей работы в этом же номере журнала). Большую роль в экспериментальном изучении биотических взаимоотношений в сообществах, связанных с поселениями мидий, сыграл анализ влияния искусственно созданных поселений мидий — плантаций марикультуры. В настоящий момент хорошо известно, что происходит с биотой при организации плантации [8, 29] и, наоборот, при изъятии моллюсков [21]. Однако результаты наблюдений за плантациями не могут быть в полной мере перенесены на естественные поселения мидий.

Эксперименты, моделирующие формирование сообществ, связанных с естественными агрегациями мидий, значительно менее многочисленны [13, 37]. Чаще экспериментальному анализу подвергаются конкретные взаимоотношения, предположительно существующие в сообществах мидий. Так, например, была исследована роль мидий в формировании поселений олигохет [16], усоногих раков [11] и морских трав [9, 35, 36]. В ряде работ с помощью экспериментов были изучены связи между видами, заселяющими мидиевые банки, например, между брюхоногими моллюсками и фукоидами [6], подвижными хищниками и усоногими раками [10, 12]. Кроме того, выявлены биотические факторы, способствующие формированию естественных поселений мидий [34] и, напротив, угнетающие их [20, 21, 45].

Несмотря на то, что все экспериментальные работы и наблюдения свидетельствуют об исключительной роли биотических отношений в формировании сообществ,

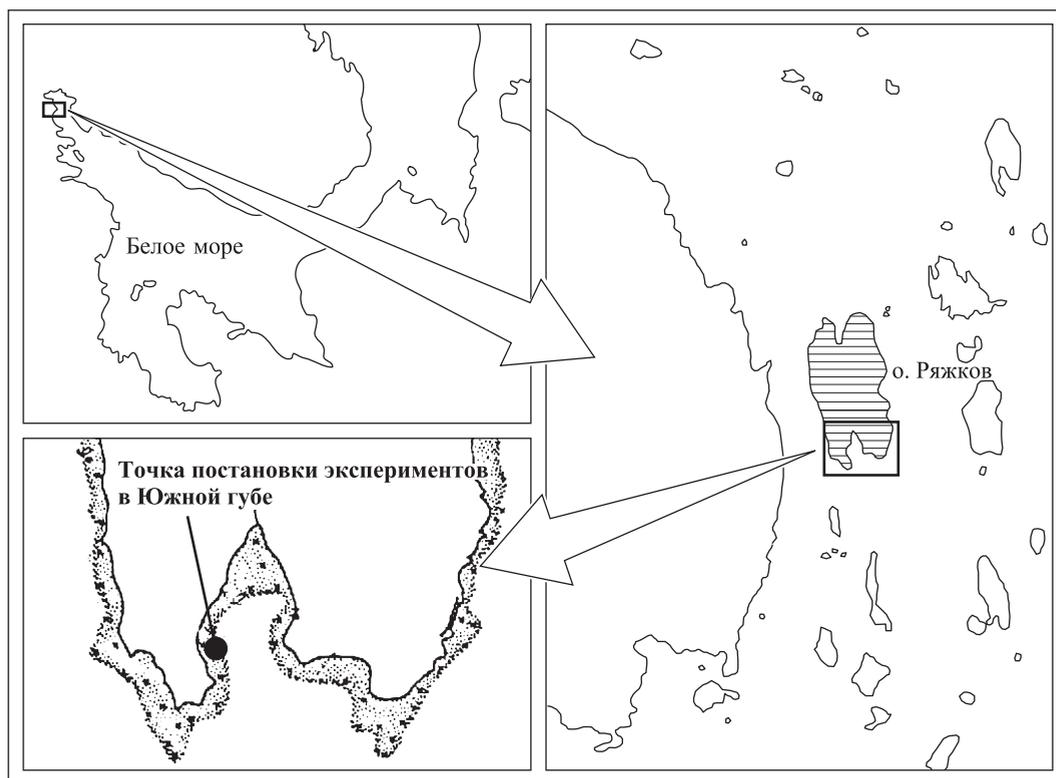


Рис. 1. Расположение точки проведения полевых экспериментов.

связанных с плотными поселениями мидий, есть вопросы, решенные далеко не полностью. Например, неизвестно, сколько времени необходимо для формирования такого сообщества. Кроме того, лишь немногие работы дают ответ на вопрос: совпадают ли видовые композиции, представленные в естественных и экспериментально созданных сообществах [37]. Наконец, только частично освещена проблема конкретных причин формирования сообщества — влияние ли это раковин мидий как твердых тел, создающих неоднородность в илесто-песчаном грунте, или физиологическая активность этих моллюсков [18].

В данной работе мы попытались дать ответы на следующие вопросы:

1. Способны ли мидии в течение нескольких месяцев изменить структуру сообщества беломорского илесто-песчаного пляжа?
2. Насколько схож количественный и качественный состав фауны, привлекаемой экспериментально созданными агрегациями мидий, с населением естественных друз?
3. В какой степени распределение зависимых от мидий видов связано с жизнедеятельностью этого эдификатора, а в какой — с физической структурой местообитания, которую создают мидии в плотных поселениях?

**Материал и методика исследования.** Материалом для работы послужили полевые эксперименты, проведенные на литоральном илесто-песчаном пляже Южной губы острова Рязкова (Кандалакшский залив Белого моря, территория Кандалакшского государственного природного заповедника, рис. 1).

Мы изготовили 20 квадратных отрезков рыболовной дели со стороной 30 см (размер ячеи 10 мм, диаметр нитей 1 мм), армированных по периметру полиэфирным шнуром диаметром 5 мм. В центре каждого квадрата тем же шнуром армировалась меньшая квадратная площадка со стороной 10 см, которая в дальнейшем служила для ограничения учетной площади при взятии проб. Далее подобным образом оформленные отрезки дели будем именовать «сетками».

В районе предполагаемой закладки экспериментальных площадок с ближайших фукоидов были собраны мидии размером 17–51 мм (в среднем  $26,1 \pm 0,26$  мм). Моллюсков сварили, и из их створок, очищенных от мягких тканей, изготовили муляжи мидий. Для этого парные створки скрепляли раствором цемента, в массу которого закреплялась капроновая нить. С помощью этой нити муляжи привязывали к дели на центральных площадках пяти сеток. При этом количество муляжей было таково, что они, плотно соприкасаясь друг с другом, равномерно заполняли всю учетную площадку (на одну площадку приходилось от 46 до 60 муляжей, в среднем — 54).

Для установки каждой сетки на литорали были вбиты по четыре деревянных колышка, между которыми растягивали сетку, которая также фиксировалась по углам армированного шнура периметра гвоздями. Под учетную площадку сетки подкладывали пять небольших галек (четыре по углам и одну в центре), по размерам сопоставимых с размерами мидий. Галька, с одной стороны, препятствовала погружению сетки в грунт, а с другой — выступала в роли субстрата для прикрепления живых мидий (см. ниже).

Подобным образом мы заложили пять серий, в каждой из которых было представлено по одной сетке, не содержащей ничего (далее «площадки с пустыми сетками»), по одной сетке, содержащей муляжи (далее «площадки с муляжами»), и по две сетки, на учетную площадь которых были высажены живые мидии, собранные с тех же фукоидов и имевшие те же размеры, что и использованные для изготовления муляжей мидии (далее «площадки с живыми мидиями»). Все площадки в серии размещались вдоль уреза воды с интервалом 1 м чуть ниже пояса фукоидов. Серии были размещены случайным образом приблизительно на одном уровне осушки. Расстояние между ближайшими площадками разных серий было не менее 10 м.

Кроме описанных выше площадок в районе каждой серии было помещено по три естественные мидиевые друзы, которые были собраны на том же литоральном пляже. Эти друзы имели площади, сопоставимые с учетными площадями на сетках (100 см<sup>2</sup>). Каждая друза была аккуратно отделена от грунта и перемещена вместе с субстратом, к которому прикреплялись мидии, в район экспериментальных серий. Установка экспериментальных серий была осуществлена в течение нескольких отливов с 29 мая по 7 июня.

Для описания структуры сообщества в точке постановки эксперимента 6 июня того же года пробоотборником площадью 1/245 м<sup>2</sup> было взято 15 проб грунта. Этот же пробоотборник был использован для взятия всех остальных проб.

Период экспозиции экспериментальных серий длился около полутора месяцев. После его окончания (с 4 по 11 августа 2006 г.) были взяты пробы по следующей схеме. Учетная площадка каждой сетки была отделена с помощью ножниц от остальной сетки по внешнему периметру шнура, армирующего учетную площадку. Далее она была разобрана как отдельная проба, взятая с площади 100 см<sup>2</sup>. Под отделенной от сетки площадкой была взята проба описанным выше пробоотборником. Она также разбиралась отдельно. Для описания структуры сообщества в окружающем грунте в конце эксперимента использовали пробы, взятые пробоотборником той же площади вблизи каждой из пяти серий.

Те естественные друзы, которые не изменили своего положения с момента начала эксперимента (таких оказалось 7 экз.), были сфотографированы (это позволило приблизительно определить их площадь). После этого друза отделялась от субстрата. Все, что выходило за пределы границы расположения крупных мидий, формирующих друзу (нитчатые водоросли, отдельные мелкие мидии) было отделено и далее не учитывалось. Под друзой бралась проба указанным пробоотборником.

Пробы были промыты через сито с размером ячеи 0,5 мм и разобраны. Обнаруженные представители макробентоса определялись до минимально возможного таксономического уровня. Детального определения нитчатых водорослей не проводилось (главным образом они были представлены *Cladophora fracta*). Животные были подсчитаны, а у водорослей определяли воздушно-сырой вес. Обилие пересчитали на площадь 1/245 м<sup>2</sup>, и материал проб на учетных площадках (или друзах) был объединен с материалом проб, взятых под ними.

Средняя плотность поселения животных (экз./(1/245 м<sup>2</sup>) и биомасса нитчатых водорослей (г/(1/245 м<sup>2</sup>)) в пробах разного типа (Результаты полевого эксперимента)

Группа	Таксоны	Окружающий грунт в начале эксперимента (B1)	Окружающий грунт в конце эксперимента (B2)	Пустые сетки (Z)	Муляжи (D)	Живые мидии (M)	B1-B2	B2-Z	B2-D	B2-M	Z-D	Z-M	D-M
1	Turbellaria	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	-	-	-	** (MW)	-	-	-
1	<i>Hydrobia ulvae</i>	126,60	76,67	107,04	94,88	145,94	-	-	-	*	-	-	-
1	<i>Jaera</i> spp.	0,00	0,00	0,00	0,45	1,25	-	-	-	** (MW)	-	**	-
1	<i>Gammarus</i> spp.	0,00	0,00	0,00	0,25	0,45	-	-	-	** (MW)	-	*	-
2	<i>Cricotopus vitripennis</i>	0,47	0,08	1,48	2,95	4,20	-	**	**	**	-	**	-
2	<i>Littorina saxatilis</i>	0,00	0,08	0,74	14,06	18,11	-	**	**	**	**	**	-
2	<i>Oligochaeta</i>	0,07	0,08	0,00	0,25	0,12	-	-	*	-	*	-	-
3	Nemertini	0,53	0,67	0,88	2,09	5,31	-	-	-	**	-	**	*(MW)
3	<i>Tubificoides benedeni</i>	1,73	3,67	2,69	12,25	24,57	-	-	*	**	*	**	*
3	<i>Macoma balthica</i>	11,87	11,92	13,53	15,87	26,13	-	-	-	**	-	**	*
3	Нитчатые водоросли	0,00	0,001	0,177	0,422	1,067	-	**	** (MW)	** (MW)	-	**	*
4	<i>Microspio theeli</i>	3,93	2,42	0,20	0,00	0,00	-	*	*(MW)	** (MW)	-	-	-
4	<i>Pygospio elegans</i>	3,67	9,50	7,01	5,01	3,28	**	-	-	**	-	-	-
4	<i>Eteone longa</i>	1,80	1,50	0,20	0,88	0,04	-	*	-	**	-	-	-
4	<i>Monoculodes</i> sp.	0,20	0,42	0,00	0,00	0,00	-	-	-	*	-	-	-
5	<i>Fabricia sabella</i>	28,40	73,08	34,54	70,65	31,96	*(MW)	-	-	*(MW)	-	-	*
	<i>Halicryptus spinulosus</i>	0,13	0,08	0,00	0,20	0,18	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Capitella capitata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Polydora quadrilob ata</i>	0,53	0,17	0,00	0,00	0,21	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Scoloplos armiger</i>	1,40	1,75	1,20	0,76	0,82	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Onoba aculeus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Littorina obtusata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Mya arenaria</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,12	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Corophium bonelli</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. Приводятся результаты парных сравнений выборков. Виды разбиты на группы в соответствии с характером различия средних (см. текст). MW — тестирование проводилось с помощью критерия Манна-Уитни, в остальных случаях — критерий Стьюдента; \* — различия достоверны при  $p < 0,05$ ; \*\* — различия достоверны при  $p < 0,01$ .

**Сравнение населения, найденного в пробах разного типа, с помощью процедуры ANOSIM  
(Результаты полевого эксперимента)**

Сравниваемые выборки		<i>R</i>	<i>p</i>
Грунт до начала эксперимента	Грунт в конце эксперимента	0,160	0,015
	Пустые сетки	0,646	<0,01
	Площадки с муляжами	0,924	<0,01
	Площадки с мидиями	0,985	<0,01
	Друзы	0,994	<0,01
Грунт в конце эксперимента	Пустые сетки	0,328	0,023
	Площадки с муляжами	0,669	<0,01
	Площадки с мидиями	0,911	<0,01
	Друзы	0,924	<0,01
Друзы	Пустые сетки	0,819	<0,01
	Площадки с муляжами	0,502	<0,01
	Площадки с мидиями	0,178	0,043
Площадки с мидиями	Пустые сетки	0,737	<0,01
	Площадки с муляжами	0,221	0,049
Площадки с муляжами	Площадки сетки	0,188	0,016

Для попарного сравнения обилия организмов в разных типах проб был использован *t*-критерий<sup>1</sup>. Перед его применением все данные были преобразованы с помощью извлечения корня четвертой степени. Для проверки выборок на гетерогенность дисперсий был использован тест Брауна–Форсайта [43]. При выявлении достоверных различий дисперсий сравнение осуществлялось с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни [43]. Эти анализы были осуществлены с помощью пакета Statistica for Windows 7.0.

Ординация проб осуществлялась с помощью многомерного шкалирования (nMDS), основанного на матрице коэффициентов различия Брея–Кетиса (перед вычислением индексов исходные данные преобразовывались путем извлечения корня четвертой степени и исключения из анализа мидий). Сравнение совокупностей проб осуществлялось с помощью однофакторной процедуры ANOSIM [14]. ANOSIM и nMDS рассчитывали с помощью пакета программ PRIMER 5.0.

**Результаты исследования.** *Изменения в окружающем грунте.* Сравнение обилия отдельных видов (табл. 1) показало, что за время проведения эксперимента в окружающем грунте достоверно возросла численность только *Pygospio elegans* и *Fabricia sabella*. Обилие же остальных видов значимых изменений не претерпели. Многомерное сравнение (табл. 2) показало, что структура населения изменилась хоть и достоверно, но незначительно, о чем свидетельствует низкое значение показателя *R*.

*Реакция населения на экспериментальные воздействия.* Здесь и далее будут обсуждаться сравнения выборок, полученных в конце эксперимента. После полутора месяцев экспозиции, население, сформировавшееся на экспериментальных площадках,

<sup>1</sup> Особо следует отметить, что в парных сравнениях не был использован материал проб, взятых на естественных друзах, перенесенных в район экспериментальных серий. Это было связано с тем, что оценка площади естественных друз производилась лишь приблизительно, сами друзы были перенесены на новое место, и у нас отсутствовала информация о населении этих друз до начала эксперимента. Поэтому пробы, взятые нами на естественных друзах, не могут быть строго использованы в качестве характеристики населения естественных друз. В дальнейшем мы используем эти пробы только как некий приблизительный маркер, характеризующий население естественных агрегаций мидий. Данные таких проб были включены лишь в многомерный анализ.

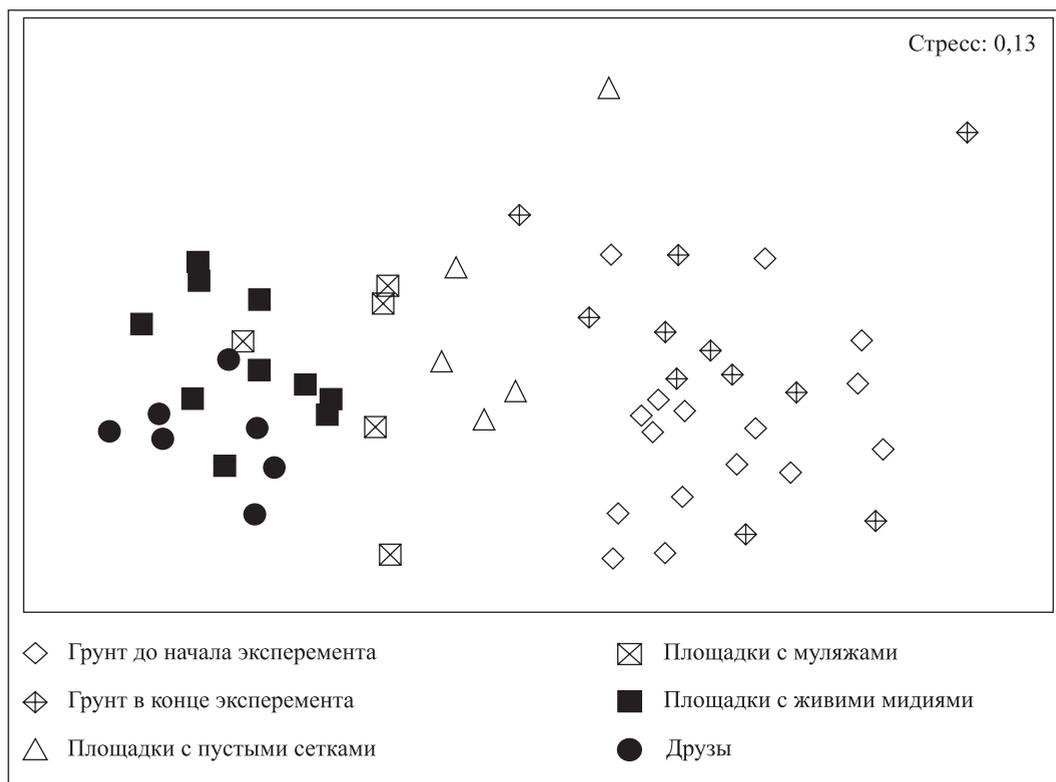


Рис. 2. Результаты полевого эксперимента.  
 Ординация проб методом многомерного шкалирования.

резко отличается от населения окружающего грунта (рис. 2; см. табл. 2). Сообщества, сформировавшиеся под влиянием живых мидий, оказались достаточно близки к сообществам друз. Население, описанное на площадках с муляжами, было ближе к сообществам, сформированным под влиянием мидий. Пробы же на площадках с пустыми сетками занимали промежуточное положение между пробами, взятыми на друзьях, площадках с живыми моллюсками и площадках с муляжами, с одной стороны, и пробами, взятыми на окружающем грунте, — с другой.

*Сравнение сообщества окружающего грунта и экспериментальных площадок.* На площадках с пустыми сетками по сравнению с окружающим грунтом достоверно упала численность *Microspio theeli* и *Eteone longa*, но возросло обилие *Cricotopus vitripennis* и *Littorina saxatilis*.

На присутствие муляжей падением численности отреагировали только *M. theeli*. У *Tubificoides benedeni*, *Oligochaeta*, *C. vitripennis* и *Littorina saxatilis* на площадках с муляжами численность возросла.

Больше всего видов отреагировало на присутствие живых мидий. Так, по сравнению с окружающим грунтом, обилие *Turbellaria*, *Nemertini*, *T. benedeni*, *C. vitripennis*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Jaera* spp. и *Gammarus* spp. достоверно возросло, а обилие *M. theeli*, *Pygospio elegans* и *Monoculodes* sp. — упало.

Биомасса нитчатых водорослей в пробах на окружающем грунте была невелика и была достоверно выше на всех экспериментальных площадках.

Сравнение обилия видов на разных типах экспериментальных площадок. При сравнении площадок с пустыми сетками с площадками, содержащими муляжи, только у трех таксонов отмечены достоверные отличия. На площадках с муляжами было достоверно выше обилие *T. benedeni*, *Oligochaeta* и *L. saxatilis*.

По сравнению с пустыми сетками, на площадках с живыми мидиями были достоверно более многочисленны *Nemertini*, *T. benedeni*, *C. vitripennis*, *L. saxatilis*, *Macoma balthica*, *Jaera* spp. и *Gammarus* spp. Биомасса нитчатых водорослей также была выше на площадках с живыми мидиями, чем на площадках с пустыми сетками.

Сравнение площадок с муляжами и площадок с живыми мидиями выявило достоверные различия только у пяти форм. Численность *F. sabella* была выше на площадках с муляжами. Обилие же *Nemertini*, *T. benedeni*, *M. balthica* и биомасса нитчатых водорослей была выше в присутствии живых мидий, нежели в присутствии муляжей.

**Обсуждение результатов исследования.** Судя по результатам количественных наблюдений, агрегации мидий на литоральных илисто-песчаных пляжах играют большую роль в процессе преобразования бентосных сообществ. Скоплениям этих моллюсков соответствуют сильные локальные изменения структуры сообществ (см. первую часть работы в этом же номере).

Одна из разновидностей таких скоплений — обширные мидиевые банки, которые могут существовать на одном и том же месте многие десятилетия [3]. Сообщество организмов, сосуществующих с мидиями в таких скоплениях, формируется в течение многих лет и их структура, как правило, подчиняется механизмам, предсказанным теорией взросло-личиночных отношений [15, 19, 46].

Возникающие же на илисто-песчаном грунте небольшие мидиевые друзы, скорее всего, эфемерны, и часто существуют не более нескольких месяцев (по неопубликованным данным Е. Л. Яковиса через год удалось найти преемственность только у 1 из 12 агрегаций, картированных на нижней литорали). Формируются друзы, по-видимому, вследствие сползания одиночных мидий [5] или как результат отрыва талломов фукоидов с сидящими на них моллюсками (неопубликованные наблюдения В. М. Хайтова). Несмотря на свою эфемерность, сообщество, связанное с друзами, значительно отличается от такового в окружающем грунте (см. первую часть работы в том же номере журнала). Вопрос о скорости и механизмах преобразования сообществ под влиянием таких временных скоплений до сих пор не исследовался.

Приведенные выше данные позволяют разделить таксоны, отмеченные в пробах, на несколько групп согласно изменениям их обилия в следующем ряду микробиотопов: «неструктурированный грунт» — «площадки с пустыми сетками» — «площадки с муляжами» — «площадки с живыми мидиями» (см. табл. 1).

Первая группа объединяет *Turbellaria*, *Hydrobia ulvae*, spp. и *Gammarus* spp. Обилие этих организмов достигает максимума в площадках с живыми мидиями. Однако оценить их реакцию на другие типы экспериментальных влияний в настоящий момент нельзя.

Обилие организмов второй группы (*Cricotopus vitripennis*, *Littorina saxatilis*, *Oligochaeta*) максимально на площадках с муляжами и живыми мидиями. Однако значимых различий между их обилиями в присутствии живых мидий и муляжей не наблюдается.

Третья группа (*Nemertini*, *Tubificoides benedeni*, *Macoma balthica* и нитчатые водоросли) объединяет организмы, обилие которых, как и в предыдущем случае, велико на площадках с муляжами и живыми мидиями. Однако они достоверно более обильны в присутствии живых мидий, нежели муляжей.

Четвертая группа включает организмы (*Microspio theeli*, *Pygospio elegans*, *Eteone longa*, *Monoculodes* sp.), обилие которых резко убывает во всех экспериментальных площадках по сравнению с окружающим грунтом. Возможно, в эту группу следует поместить и *Scoloplos armiger*, обилие которого достаточно высоко в окружающем грунте, но заметно меньше в присутствии как муляжей, так и живых мидий. Однако достоверных отличий в этом случае выявить не удалось.

Последняя, пятая, группа включает единственный вид — *Fabricia sabella*. Эти полихеты оказываются гораздо менее обильны в присутствии живых мидий, чем в окружающем грунте. Однако их обилие в присутствии муляжей не уступает обилию в окружающем грунте.

Можно считать, что условия, возникающие под влиянием мидий, оказываются благоприятными для организмов первых трех групп и неблагоприятными для организмов четвертой и пятой групп. При этом установленные реакции на мидий видов из разных групп почти полностью совпадают с таковыми, описанными в других исследованиях (табл. 3). Так, у восьми таксонов (*Nemertini*, *Tubificoides benedeni*, *Littorina* spp., *Jaera* spp., *Gammarus* spp., *Cricotopus vitripennis*, *Microspio theeli*, *Monoculodes* sp.) реакция на присутствие мидий, описанная нами в первой части работы, полностью совпала с наблюдаемой в эксперименте.

Еще более интересные результаты дают сравнения с данными, полученными при изучении сообществ мидий в других морях Северной Атлантики. Сопоставление литературных и наших данных позволяет утверждать, что, вне зависимости от акваторий, к агрегациям мидий тяготеют *Jaera* spp., *Gammarus* spp., личинки Chironomidae, *Littorina* spp., Oligochaeta, *Asterias rubens*, *Nemertini* и нитчатые водоросли. Несомненно, в эту же группу попадают полихеты *Capitella capitata* и олигохеты *Tubificoides benedeni*, для которых неоднократно была показана положительная корреляция их обилия с присутствием мидий. Лишь в некоторых случаях не была выявлена четкая связь обилия этих видов с присутствием мидий [17, 37].

Аналогично можно утверждать, что в разных акваториях одинаково негативно реагируют на присутствие мидий *Pygospio elegans*, *Monoculodes* sp., *Polydora quadrilobata*, и, возможно, *Scoloplos armiger* и *Eteone longa*.

Таким образом, можно говорить, что в условиях краткосрочного эксперимента в искусственно созданных агрегациях мидий сформировалось сообщество, практически идентичное не только соответствующим естественным сообществам беломорских акваторий, но и сходное с сообществами, ассоциированными с агрегациями мидий в других морях Атлантического бассейна.

Формирование этого сообщества проходит в достаточно короткие сроки. Так, за полтора месяца экспозиции (с конца мая — начала июня до середины августа), значительных изменений в структуре сообщества окружающего илисто-песчаного грунта не произошло. Только у двух видов было зарегистрировано увеличение численности (в 2,6 раза). Столь низкий уровень изменений можно трактовать как результат того, что наши эксперименты проходили до (или после) периода массового пополнения популяций молодью. В любом случае, процессы пополнения, видимо, не играли существенной роли в изменении населения окружающего грунта. Если это так, то механизмы формирования населения искусственно созданных агрегаций мидий не могут сводиться только к механизмам взросло-личиночных отношений, как предсказывает теория, разработанная при изучении крупных мидиевых банок [15, 46].

Возможно, ведущую роль в столь быстром изменении структуры сообщества играют процессы перераспределения взрослых организмов, которые иммигрируют в обра-

Реакция на присутствие мидий массовых видов, населяющих литоральные илисто-песчаные пляжи, по данным I (описательной) и II (экспериментальной) частей настоящего исследования и по литературным данным.

	Литораль Белого моря						Литературные данные		
	Тяготеют к скоплениям мидий		Избегают скоплений мидий		Не демонстрируют связи с мидиями		Тяготеют к скоплениям мидий	Избегают скоплений мидий	Не демонстрируют связи с мидиями
	I	II	I	II	I	II			
<i>Turbellaria</i>		+						19	
<i>Nemertini</i>	+	+					8, 17		
<i>Capitella capitata</i>	+						19, 37		17
<i>Tubificoides benedeni</i>	+	+					8, 15, 16, 17		37
<i>Oligochaeta</i>	+	+					19, 37		
<i>Hydrobia ulvae</i>	+	+				+	4 <sup>1</sup>	4 <sup>1</sup> , 17 <sup>2</sup> , 37	4 <sup>1</sup>
<i>Littorina</i> spp.	+	+					19, 37		
<i>Macoma balthica</i>	+	+				+	8, 19		
<i>Jaera</i> spp.	+	+					17, 19, 37		
<i>Gammarus</i> spp.	+	+					8, 37		
<i>Cricotopus vitripennis</i>	+	+					37 <sup>3</sup>		
<i>Asterias rubens</i>	+						42		
Нигчатые водоросли		+					26		
<i>Microspio theeli</i>			+	+					
<i>Pugospio elegans</i>				+	+			8, 19, 37	
<i>Polydora quadrilobata</i>			+					8 <sup>4</sup> , 17 <sup>5</sup> , 19	
<i>Eteone longa</i>				+	+			37	19
<i>Scoloplos armiger</i>			+		+			19, 37	8
<i>Fabricia sabella</i>				+					
<i>Monoculodes</i> sp.			+	+				37 <sup>6</sup>	

**Примечание.** <sup>1</sup>— в разные годы наблюдалась разная реакция *H. ulvae* на присутствие мидиевых друз; <sup>2</sup>— упоминается *Hydrobia minuta*; <sup>3</sup>— указывается семейство Chironomidae; <sup>4</sup>— упоминается *Pseudopolydora antennata*; <sup>5</sup>— упоминается *Polydora ligni*; <sup>6</sup>— упоминаются бокоплавцы сем. Oediceroiidae, к которому относится *Monoculodes* sp.

зовавшиеся агрегации мидий или эмигрируют из мест их образования (либо гибнут под влиянием мидий). Так, например, было показано, что такие характерные для скоплений мидий организмы, как *Tubificoides benedeni* и *Nemertini*, гораздо активнее мигрируют в свободном от мидий грунте, нежели в пределах агрегаций мидий [17]. Это может свидетельствовать о том, что данные животные в открытом грунте находятся в состоянии поиска некоторых более благоприятных условий.

Впрочем, причины, по которым одни организмы оказываются более обильными в скоплениях мидий, а другие избегают их, в полной мере еще не ясны. Проведенные нами эксперименты, однако, позволяют оценить, какова в этом процессе роль самих мидий.

Организмы выделенной нами второй группы (см. выше) — это формы, которые одинаково многочисленны как в присутствии живых мидий, так и в присутствии муляжей. Поэтому можно предположить, что для данных организмов важны не столько сами мидии, сколько наличие твердых субстратов и порождаемой ими физической структуры.

Для *Littorina* spp., питающихся бентосными диатомеями [38] или мелкими перифитонными животными [10] на поверхности донных предметов, эта связь очевидна. Увеличение численности гастропод на островках твердого субстрата, размещенных на монотонном илисто-песчаном грунте, была отмечена и для других видов гастропод в экспериментальных исследованиях, проведенных в других морях [18].

Связь личинок хирономид с твердыми субстратами не имеет столь очевидного объяснения, хотя и отмечалась не только в нашем исследовании [18]. В данном случае, вероятно, их высокое обилие на площадках с муляжами вызвано влиянием не самого твердого субстрата, а влиянием нитчатых водорослей, выросших на нем. Известно, что личинки хирономид в разных морях ассоциированы со скоплениями нитчатых водорослей [32, 33, 40, 41]. **Поскольку нитчатые водоросли были обильны как на площадках с муляжами, так и на площадках с живыми мидиями, личинки хирономид оказались обильными и в том, и в другом микробиотопе.**

Различные виды морских олигохет очень по-разному реагируют как на биотические, так и на абиотические факторы [24]. В нашем исследовании олигохеты (не относящиеся к виду *Tubificoides benedeni*) не были определены до вида, поэтому мы не можем выдвинуть обоснованного объяснения предпочтения этими животными твердых субстратов.

Несколько особняком по отношению к влиянию мидий, как твердых субстратов, представленных в мягком грунте, стоят полихеты *Fabricia sabella*. С одной стороны, обилие этих червей было в присутствии живых мидий ниже, чем в окружающем грунте. Однако с другой стороны, они были весьма обильны на площадках с муляжами. Причины образования такого паттерна пока непонятны. Возможно, что для этих червей важно наличие твердого субстрата для прикрепления трубки, но жизнедеятельность мидий их угнетает.

Среди видов четвертой группы есть такие, которые избегают скоплений не только живых мидий, но и муляжей и пустых сеток, т. е. любых предметов, помещенных на поверхность грунта. К их числу относятся *M. theeli*, и *Monoculodes* sp. Менее четко эта закономерность выражена у *E. longa*. У *P. elegans* прослеживается лишь тенденция к уменьшению плотности поселения на площадках, содержащих муляжи (обилие этого вида достигает минимума в присутствии живых мидий). Причина наблюдаемой реакции, вероятно, заключается в том, что полихеты семейства Spionidae строят трубки. Для животных, ведущих такой образ жизни, наличие любых предметов на поверхности грунта или наличие поблизости источников биоседиментации может создавать помеху. Аналогичный паттерн распределения, например, *M. theeli* был отмечен при изучении влияния агрегаций других мощных эдификаторов — усоногих раков и асцидий [47]. Негативную реакцию трубокостроителей (бокоплав *Corophium* spp., спио-

ниды *Pseudopolydora paucibranchiata*) на присутствие мидий (как живых, так и их имитаций) отмечали и в других работах [8, 18].

*E. longa* считается хищником, питающимся мелкими спионидами [48], часто ассоциированным с их поселениями [27, 28]. Малое обилие этих хищных полихет в агрегациях мидий, вероятно, объясняется малым обилием здесь потенциальных жертв.

В настоящий момент мы не можем выдвинуть ни одной обоснованной гипотезы, объясняющей причины отсутствия бокоплавов *Monoculodes* sp. на площадках, занятых мидиями. Однако паттерн реакции этих животных столь устойчив, что позволяет предположить наличие некоторой очень сильной отрицательной связи бокоплавов и мидий.

Среди видов достаточно обильных на литорали слабую реакцию на присутствие как живых мидий, так и муляжей продемонстрировали полихеты *Scoloplos armiger*. Вместе с тем, в первой части нашей работы было показано, что этот вид явно избегает скоплений мидий. Аналогично он реагирует на присутствие мидий и по результатам других исследований [19, 37]. В то же время, в некоторых работах [8] такой четкой реакции на присутствие мидий не выявлено. Возможно, что причиной отсутствия однозначной реакции этого вида на мидий в наших экспериментах был короткий срок экспозиции, не позволивший сформироваться неблагоприятным условиям для данного эврибионтного вида [7].

Положительное влияние собственно жизнедеятельности мидий можно считать выявленным только для организмов третьей группы. Олигохеты *T. benedeni* хорошо известны как типичные обитатели биотопов с интенсивным обогащением органическими веществами [24, 25]. Являясь одних из самых ярко выраженных бентосных оксирегуляторов [25], эти олигохеты способны выносить экстремально низкие концентрации кислорода и высокие концентрации сероводорода. Именно такие условия создаются в присутствии мидий [29]. Однако способность выносить экстремальные воздействия не означает, что они оказываются привлекательными для вида. Возможно, что эти животные интенсивно заселяют скопления мидий потому, что там достаточно много детрита, составляющего для них пищу. Для окончательного ответа на этот вопрос необходимы более детальные исследования. Однако можно обоснованно утверждать, что причиной повышенной концентрации *T. benedeni* в агрегациях мидий является не только предоставление им убежищ от хищников, как это было предложено в некоторых работах [16]. В противном случае обилие этого вида было бы одинаково высоким на площадках с мидиями и на площадках с муляжами.

Возможно, что аналогичные закономерности приводят к высоким показателям обилия в мидиевых друзьях и полихет *Capitella capitata*. Как и *T. benedeni*, *C. capitata* являются характерными пионерными видами биотопов, сильно обогащенных органическими веществами и с очень низким содержанием кислорода [23, 39].

В наших сборах были представлены в основном невооруженные немертины. Известно, что основу рациона этих животных составляют как олигохеты и полихеты, так и мягкие ткани погибших животных [30]. Кроме того, эти черви обладают очень тонкой хеморецепцией [44], что позволяет им быстро находить жертву. В связи с этим кажется очевидным, что немертины будут интенсивно заселять скопления именно живых мидий. Подобная связь именно с живыми моллюсками отмечалась и в других работах [18]. Однако в настоящий момент непонятно, что именно привлекает немертин в агрегации мидий — химические сигналы, исходящие от самих моллюсков или от каких-то их жертв, обильных в агрегациях мидий (возможно, *T. benedeni*).

Связь с мидиевыми друзьями другого хищника — морской звезды *Asterias rubens*, отмеченная в первой части нашего исследования, вполне очевидна. Хорошо известно, что морские звезды питаются мидиями [21, 42].

Несколько противоречивые результаты были получены в отношении двустворок *Macoma balthica*. В первой части данной работы явной взаимосвязи этого вида с присутствием мидий выявлено не было. Однако в экспериментах *M. balthica* демонстрировали четкую приуроченность к агрегациям именно живых мидий. В работах других исследователей было показано, что молодь макомы оседает интенсивнее на участки дна, занятые мидиями [19]. В нашем случае оседания молоди отмечено не было. Стало быть, мы наблюдали перераспределение уже осевших моллюсков. Возможным аттрактантом в скоплениях мидий для *M. balthica* оказывается обилие детрита. В то же время, поскольку многие макомы несут на поверхности раковины следы прикрепления биссуса (неопубликованное наблюдение В. М. Хайтова), **не исключено, что накопление этих моллюсков в агрегациях живых мидий определяется теми же закономерностями, которые были описаны для *H. ulvae* [4].** Эти улитки, по-видимому, могут накапливаться в агрегациях мидий вследствие прикрепления к ним биссусных нитей, которые их обездвигивают. То есть мидиевая друза может функционировать как своеобразная ловушка.

В нашем экспериментальном исследовании было показано, что *H. ulvae* более обильны в агрегациях живых мидий, нежели в окружающем грунте. Однако в других работах установлено, что эти улитки избегают скоплений мидий [17, 19]. Согласно результатам первой части настоящей работы, гидробии в одних акваториях менее обильны в друзах, чем в окружающем грунте, а в других — наоборот. Мы полагаем, что такое распределение связано с тем же эффектом ловушки. Так, было показано [4], что при формировании новых агрегаций, состоящих из молодых мидий, численность живых гидробий становилась выше, чем в окружающем грунте. Однако одновременно увеличивалась и вероятность прикрепления к ним биссусных нитей, так как молодые мидии нуждаются в субстрате для прикрепления. В более старых агрегациях мидий улитки, подвергшиеся прикреплению, вероятно, погибают, и их численность становится меньше, чем в окружающем грунте [4]. Возможно, что созданные нами искусственные агрегации мидий моделируют процесс формирования молодых агрегаций.

Можно предложить альтернативное объяснение высокой численности *H. ulvae* в агрегациях мидий. Известно, что эти улитки являются одними из самых обильных животных в матах нитчатых водорослей [32, 33, 40, 41]. **Нитчатки же в наших экспериментах оказались более обильными в агрегациях живых мидий, нежели во всех остальных биотопах.** Причина обилия нитчаток в скоплениях мидий может быть в том, что мидии обогащают грунт органическими веществами [26]. Микробные процессы, протекающие на этом субстрате, приводят к обогащению придонного слоя воды фосфатами и нитратами [26, 28, 31], что в свою очередь стимулирует рост растений [9, 35, 36], в том числе и водорослей [26]. В пользу того, что именно физиологическая активность мидий способствует росту водорослей, свидетельствует то, что обилие нитчаток было на площадках с живыми мидиями больше не только по сравнению с открытым грунтом и пустыми сетками, но и по сравнению с муляжами. Образование зарослей нитчаток на скоплениях живых мидий, возможно, становится вторичным фактором, влияющим на обилие других организмов, так как сами эти водоросли также хорошо известны как мощные преобразователи среды [32]. Именно присутствием нитчаток можно объяснить повышенное обилие в друзах бокоплавов *Gammarus* spp. и личинок *C. vitripennis*, для которых характерна целенаправленная миграция в скопления водорослей [40, 41].

**Заключение.** Возникающие на илисто-песчаном грунте агрегации мидий могут в течение полутора месяцев существенно изменять локальную структуру сообщества илисто-песчаного пляжа. При этом формируется сообщество, частично воспроизводящееся в очень разных акваториях. Факторы, приводящие к таким изменениям пока

до конца не ясны. Для большинства сопутствующих мидиям видов оказывается важным воздействие мидий именно как живых организмов. Однако для некоторых форм важно то, что мидии как твердые тела создают вкрапления твердого субстрата в неструктурированном илисто-песчаном грунте.

## Summary

*V. M. Khaitov, A. V. Artemieva, A. E. Gornyykh, O. G. Zhizhina, E. L. Yakovis.* The role of mussel patches in structuring soft-bottom intertidal communities II. Community development in the field experiment

We conducted field experiments in the intertidal of the Youzhnaya Bay of the Ryazhkov Island (the Northern archipelago, the Kandalaksha Bay of the White sea). We added patched mussels and their mimics made of shells filled with cement to the unstructured sediment in June 2006. Plots without live mussels and mimics were used as a checkup. In August 2006 quantitative samples were collected. The structure of the assemblage developed in plots with live mussels was similar to that associated with mussels in nature. Most species affected by mussels appear to depend on their biotic effect; however for several taxa the architectural effect of patched mussels is more important.

## Литература

1. Гришанков А. В., Шунатова Н. Н., Ягунова Е. Б. Некоторые черты организации эпидиозов в Белом и Баренцевом морях // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2002. Вып. 4. С. 4–8.
2. Гришанков А. В., Шунатова Н. Н. Фауна и структура сообществ макрообрастания литоральных бурых водорослей из двух районов Белого и Баренцева морей // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2001. Вып. 4. С. 24–28.
3. Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидий в Белом море // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50 (№ 3). С. 366–371.
4. Хайтов В. М., Артемьева А. В. О взаимоотношениях двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и гастропод *Hydrobia ulvae* на литорали Долгой губы о-ва Большого Соловецкого (Онежский залив Белого моря) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2004. Вып. 4. С. 35–41.
5. Халаман В. В., Лезин П. А. Закономерности формирования друз мидий (*Mytilus edulis*) в условиях эксперимента // Зоол. журн. 2004. Т. 83 (№ 4). С. 395–401.
6. Albrecht A. S. Soft Bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 229. P. 85–109.
7. Armonies W., Reise K. Empty habitat in coastal sediments for populations of macrozoobenthos // Helgol Mar Res. 2003. Vol. 56. P. 279–287.
8. Beadman H. A., Kaiser M. J., Galanidi M., Shucksmith R., Willows R. J. Changes in Species Richness With Stocking Density of Marine Bivalves // J. Appl. Ecol. 2004. Vol. 41. P. 464–475.
9. Bertness M. D. Ribbed mussels and the productivity of *Spartina alterniflora* in a New England salt marsh // Ecology. 1984. Vol. 65. P. 1794–1807.
10. Buschbaum C. Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea // Hydrobiologia. 2000. Vol. 440. P. 119–128.
11. Buschbaum C. Selective settlement of the barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) facilitates its growth and reproduction on mussel beds in the Wadden Sea // Helgol. Mar. Res. 2001. Vol. 55. P. 128–134.
12. Buschbaum C. Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea // Helgol. Mar. Res. 2002. Vol. 56. P. 37–43.
13. Callaway R. Long-term effect of imitation polychaete tubes on benthic fauna: they anchor *Mytilus edulis* (L.) banks // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. Vol. 283. P. 115–132.
14. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. 1993. Vol. 18. P. 117–143.
15. Commito J. A. Adult-larval interaction: prediction mussels and cocoons // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1987. Vol. 25(5). P. 599–606.
16. Commito J. A., Boncavage E. M. Suspension-feeders and coexisting infauna: an enhancement counterexample // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1989. Vol. 125. P. 33–42.
17. Commito J. A., Celano E. A., Celico H. J., Como S., Johnson C. P. Mussels matter: postlarval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 316. P. 133–147.
18. Crooks J. A., Khim H. S. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering exotic mussel *Musculista senhousia* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 240. P. 53–75.
19. Dittmann S. Mussel beds amensalism or amelioration for intertidal fauna // Helgolander Meeresuntersuch. 1990. Vol. 44. P. 335–352.
20. Dittman D., Rob-

lers C. Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus* // Ecology. 1991. Vol. 72(1). P. 286–296. **21.** Dolmer P. The interactions between bed structure of *Mytilus edulis* L. and the predator *Asterias rubens* L. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 228. P. 137–150. **22.** Dolmer R., Kristensen T., Christiansen M.L., Petersen M.F., Kristensen P.S., Hoffmann E. Short-term impact of blue mussel dredging (*Mytilus edulis* L.) on a benthic community // Hydrobiologia. 2001. Vol. 465. P. 115–127. **23.** Dubilier N. H<sub>2</sub>S—a settlement cue or a toxic substance for *Capitella* sp. I larvae? // Biol. Bull. 1988. Vol. 174(1). P. 30–38. **24.** Giere O. Ecology and biology of marine oligochaeta—an inventory rather than another review // Hydrobiologia. 2006. 564. P. 103–116. **25.** Giere O., Preusse J.-H., Dubilier N. *Tubificoides benedii* (Tubificidae, Oligochaeta)—a pioneer in hypoxic and sulfidic environments. An overview of adaptive pathways // Hydrobiologia. 1999. Vol. 406. P. 235–241. **26.** Kautsky N., Wallentinus I. Nutrient release from a baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic and pelagic productivity // Ophelia. 1980. Vol. 1. P. 17–30. **27.** Khaitov V.M., Fokin M.V., Nikolaeva A.M. Structure of communities associated with dense assemblages of the tubedwelling polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea // Hydrobiologia. 1999. Vol. 393. P. 221–226. **28.** Lomstein B.A., Gulberg L.B., Hansen J. Decomposition of *Mytilus edulis*: The effect on sediment nitrogen and carbon cycling // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. Vol. 329(2). P. 251–264. **29.** Mattson J., Linden O. Benthic macrofauna succession under mussels *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) cultured on hanging long lines // Sarsia. 1983. Vol. 68. P. 97–102. **30.** McDermott J.J., Roe P. Food, Feeding Behavior and Feeding Ecology of Nematodes // Amer. Zool. 1985. Vol. 25. P. 113–125. **31.** Nizzoli D., Welsh D.T., Fano E.A., Viaroli P. Impact of clam and mussel farming on benthic metabolism and nitrogen cycling, with emphasis on nitrate reduction pathways // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2006. Vol. 315. P. 151–165. **32.** Norkko J., Bonsdorff E., Norkko A. Drifting algal mats as an alternative habitat for benthic invertebrates: Species specific responses to a transient resource // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. Vol. 248. P. 79–104. **33.** Osterling M., Pihl L. Effects of filamentous green algal mats on benthic macrofaunal functional feeding groups // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001. Vol. 263. P. 159–183. **34.** Petersen J.H. Establishment of mussel beds: attachment behaviour and distribution of recently settled mussels (*Mytilus californianus*) // The Veliger. 1984. Vol. 27(1). P. 7–13. **35.** Peterson B.J., Heck K.L. The potential for suspension feeding bivalves to increase seagrass productivity // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 240. P. 37–52. **36.** Peterson B.J., Heck K.L. An experimental test of the mechanism by which suspension feeding bivalves elevate seagrass productivity // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2001. Vol. 218. P. 115–125. **37.** Ragnarsson S.A., Raffaelli D. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 241. P. 31–43. **38.** Riera P., Stal L., Nieuwenhuize J. Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands):  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  study // J. Mar. Biol. Ass. UK. 2004. Vol. 84. P. 323–326. **39.** Rosenberg R. Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulfite pulp mill // Oikos. 1972. Vol. 23(1). P. 13–20. **40.** Salovius S., Kraufvelin P. Filamentous green alga *Cladophora glomerata* as a habitat for littoral macrofauna in the Northern Baltic Sea // Ophelia. 2004. Vol. 58(2). P. 1–14. **41.** Salovius S., Nyqvist M., Bonsdorff E. Life in the fast lane: macrobenthos use temporary drifting algal habitats // J. Sea Research. 2005. Vol. 53. P. 169–180. **42.** Saier B. Direct and indirect effect of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea // J. of Sea Research. 2001. Vol. 46. P. 29–42. **43.** Statsoft STATISTICA for Windows (Computer program manual). 1995. Statsoft, Inc., Tulsa, OK. **44.** Thiel M. Nematodes as predators on tidal flats—High noon at low tide // Hydrobiologia. 1988. Vol. 365. P. 241–250. **45.** Witman J.D., Suchanek T.H. Mussels in flow: drag and dislodgements by epizoans // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. Vol. 16. P. 259–268. **46.** Woodin S.A. Adult-larval interactions in dense faunal assemblages: patterns and abundance // J. Mar. Res. 1976. Vol. 34. P. 25–41. **47.** Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V. Spatial pattern indicates an influence of barnacle and ascidian aggregations on the surrounding benthic assemblage // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2004. Vol. 309. P. 155–172. **48.** Zajac R.N. Sublethal predation on *Polydora cornuta* (Polychaeta: Spionidae): patterns of tissue loss in a field population, predator functional response and potential demographic impacts // Mar. Biol. 1995. Vol. 123(3). P. 531–541. **49.** Zajac R.N., Whitlatch R.B., Thrush S.F. Recolonisation and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factors // Hydrobiologia. 1998. Vol. 375/376. P. 227–240.