

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ, РОСТА И ПРОДУКЦИИ **MYTILUS EDULIS L.** В РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПАХ НА ПРИМЕРЕ ПОСЕЛЕНИЙ У СОНОСТРОВА (БЕЛОЕ МОРЕ)

А. Н. Голиков, Н. В. Максимович, Б. И. Сиренко

On distribution, growth and production of *Mytilus edulis* L. with reference to settlement off the Sonostrov Island (the White Sea). A. N. Golikov, N. W. Maximovich, B. I. Sirenko

В настоящее время *Mytilus edulis* можно считать модельным видом исследований в связи с тем, что он стал одним из наиболее популярных объектов промысла и искусственного разведения. За последнее десятилетие появилось множество исследований популяционных характеристик *Mytilus edulis*, выводы которых, даже если они получены в одной акватории, далеко не всегда согласуются между собой. Так, например, в Белом море максимальная продолжительность жизни мидий в разных поселениях оценивается одними авторами (Сивилов, 1953 и др.) в 20—26 лет, а другими (Максимович, 1978; Чемоданов, Максимович, 1983 и др.) в 7—8 лет. Относительно мало работ по сравнительному изучению распределения, темпа роста и продукции мидий в биотопически различных условиях. Рассмотрению этих вопросов и посвящена настоящая работа.

Материал собран водолазным количественным методом в районе Соностровского архипелага Кандалакшского залива Белого моря в июле—августе 1985 г. Всего изучено более 30 поселений *M. edulis*, расположенных в биотопически неодинаковых участках. Распределение основных поселений мидий в исследованном районе приведено на рис. 1.

На каждом участке брали по 3 пробы площадью 0,1 м², а характерные черты распределения мидий в поселениях определяли визуально с учетом неоднородности биотопа на площадях до 100 м². При оценке количественного распределения мидий принимали во внимание все участки, где были встречены поселения моллюсков, таким образом, чтобы усредненные плотности отдельных поселений оказывались близкими к реальным на площадь биотопа.

Все пробы (около 100 проб, 7000 экз) были подвергнуты подробному анализу с определением размерно-частотной и репродуктивной структуры. Для определения возраста были проанализированы около 1000 особей. Возраст моллюсков определяли по внешней морфологии их раковины и по результатам анализа размерно-частотной структуры поселения. Известно, что оценка возраста первым способом часто оказывается субъективной. В данной работе за метки на раковине, отражающие сезонную периодичность роста, принимали линии с полной цикличностью, представляющие



Рис. 1. Схема расположения поселений мидий в исследованных акваториях:
1 — кут, глубина 1.5—2.0 м; 2 — кут, лitorаль доминирование мидий; 3 — другие участки
литорали, где мидии не доминируют; 4 — пролив глубина 9—14 м; 5 — открытый участок,
глубина 2—3 м, заросли кораллины

собой ступенчатую зону раздела соседних ростовых колец. Результаты анализа раковин сопоставляли с проявлениями генеративной дискретности в размерной структуре поселения. Полученные данные аппроксимировали линейной модификацией уравнения Л. Берталанфи, предложенной Л. Уолфордом (Walford, 1946):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-kt}), \quad (1)$$

где L_∞ — теоретически максимальный линейный параметр, L_t — размер в возрасте t , k — константа роста. При этом принимали во внимание, что до начала созревания гонад рост имеет экспоненциальный характер, а после наступления половозрелости переходит к параболическому (Голиков, 1976). Однако общую картину роста в целях получения сравнительных данных удобно отразить по приведенному выше уравнению. Траты поселений мидий на обмен (R) определяли по соотношению

$$R = a \cdot \bar{W}^b \cdot N, \quad (2)$$

где \bar{W} — средний вес особей в поселениях, N — плотность поселения, a и b — коэффициенты, вычисленные как средние на основании многочисленных литературных данных. В конкретном виде при пересчете трат на обмен на год при постоянном Q_{10} около 2, 3, уравнение приобретает вид

$$R = 2 \cdot \bar{W}^{0.7} \cdot N. \quad (2')$$

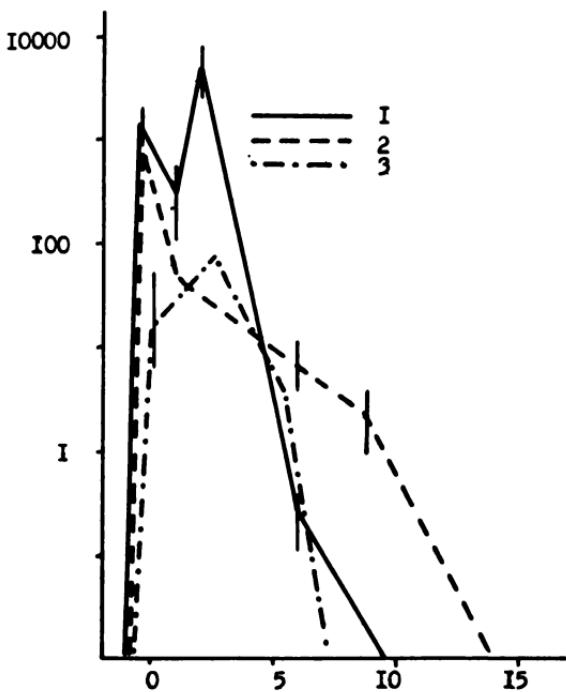


Рис. 2. Зависимость биомассы поселений мидий от глубины:

По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — биомасса, г/м². 1 — кут, 2 — пролив, 3 — открытый участок

Калорийность сырого веса с раковиной принимали в среднем равной 0.45 ккал/гр.

Соотношения между размером и весом выравнивали по формуле $W=0.00009 L^{3.04}$ (Максимович, 1978) (3). Продукция поселений оценивалась интегрально за год (Голиков, 1970, 1976).

Оказалось, что в исследованном районе, типичном для Кандалакшского залива Белого моря, мидии образуют поселения от верхнего горизонта литорали до глубины 14 м (рис. 2). При этом в биономически различных участках мидии достигают неодинаковых плотности поселений и биомассы и отличаются по продукционным характеристикам. Наибольшие плотности и биомассы отмечены в поселениях мидий, расположенных в защищенных участках. Здесь, даже в условиях осушной зоны, мидии образуют плотные скопления с биомассой до 2.5 кг. В районах с аккумулятивными формами рельефа, где преобладают смешанные и мягкие грунты, на глубинах от 0 до 1 м, биомасса мидий снижается. Это происходит, по-видимому, в результате повышенной подвижности субстрата при значительной изменчивости физико-химических факторов и возможности проникновения сюда хищников (морских звезд). В открытом участке, где грунт представлен скалистой плитой и валунами, биомасса мидий в этом диапазоне глубин имеет тенденцию к возрастанию.

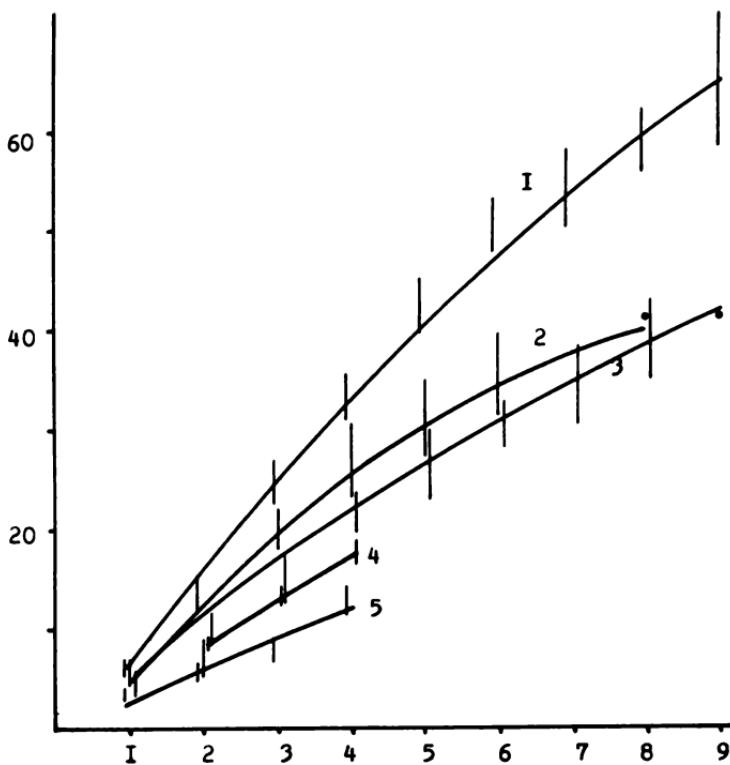


Рис. 3. Рост мидий в биономически различных участках:

По оси абсцисс — возраст, годы; по оси ординат — высота раковины, мм. 1 — глубина 1.5—1.7 м, кут; 2 — нижний горизонт литорали у материка и в проливе; 3 — средний горизонт литорали, пролив; 4 — глубина 9—10 м, пролив; 5 — 2.0—3.0 м, открытый участок у северного побережья Сноострова. Вертикальные линии ограничивают доверительные интервалы модальных размеров особей в генерациях

Интересно отметить, что на фоне общего снижения биомассы в диапазоне глубин от 0 до 1 м плотность поселений мидий резко возрастила за счет молоди и в конце августа достигала почти 12000 ± 8000 экз./м². Максимальные биомассы до 15 кг/м² мидий отмечены в кутовом участке на глубинах 1.5—1.7 м. Глубже происходит быстрое снижение биомассы до полного исчезновения мидий на глубине около 9 м.

В проливе наблюдается снижение биомассы и плотности поселений моллюсков от литорали до глубины 14 м (глубже мидии не обнаружены).

В открытом участке максимальные биомассы (до 120 мг/м²) обнаружены среди зарослей кораллины на глубине 2.5 м, а глубже 7 м мидий не найдено (рис. 3). В исследованной акватории средние биомассы поселений мидий изменяются от 6760 ± 2500 г/м² в куту до 500 ± 170 г/м² у материка напротив Сноострова, 475 ± 340 г/м² в проливе у Сноострова и 48 ± 30 г/м² в открытом участке.

При анализе поселений мидий в различных участках оказалось, что их структура и характер распределения различны в защищен-

Ростовые и структурные характеристики поселений *M. edulis*

Показатели	Участки				
	1	2	3	4	5
<i>k</i>	$0,08 \pm 0,012$	$0,16 \pm 0,050$	$0,08 \pm 0,017$	—	$0,23 \pm 0,002$
L_{∞}	82 ± 16	$58,7 \pm 35$	$128,5 \pm 43$	—	$31,4 \pm 2,4$
τ_{max}	8+	9+	10+	4+	4+
<i>L</i>	37,5	44	75	18,6	20,7
$\bar{\tau}$	1+ — 3+	1+ — 2+	2+ — 3+	1+	1+ — 2+
L_{min}	9—14	9—14	16—25	8	14
% п.п.	38	54	40	12	14

Примечание. L_{∞} , *k* — параметры уравнения Берталанфи; τ_{max} — наибольший отмеченный возраст мидий в поселениях, годы; *L* — наибольший отмеченный размер мидий в поселениях, мм; $\bar{\tau}$ — возраст моллюсков, преобладающих в поселениях, годы; L_{min} — минимальные размеры половозрелых мидий, мм; % п. п. — доля половозрелых мидий в поселениях, %. Остальные обозначения как на рис. 3.

ном кутовом участке, в проливе между материком и Сноостровом, отличающимся относительно высокой динамикой вод, и у открытого побережья Сноострова с мористой стороны. В защищенном участке и проливе средние массы особей мидий сопоставимы: $0,68 \pm 0,292$ и $0,7 \pm 0,3$ г соответственно, в то время как в открытом участке, где поселения мидий расположены на скалистом грунте среди кораллины, средняя масса особей мидий составляла всего $0,05 \pm 0,016$ г. Это свидетельствует о том, что условия существования поселений мидий в этих участках существенно различны. В связи с этим и вследствие биономической неоднородности исследованной акватории нами отдельно рассмотрены поселения мидий в защищенном кутовом участке у материка, в проливе со значительными скоростями течений и в открытой мористой части, где влияние динамики вод на поселения мидий определяется в основном волновым перемешиванием.

Анализ структуры поселений и морфологических характеристик роста составляющих их особей показал, что темп роста и максимальные размеры мидий в разных поселениях неодинаковы (см. табл., рис. 3). Наиболее высокий темп роста и крупные размеры наблюдаются в кутовой части обследованной акватории, где мидии доминируют не только на глубинах от 0,5 м до 1,7 м, но и на литорали. Существенно ниже эти показатели у мидий, обитающих на литорали у материка, на участках, удаленных от кута, и в проливах. Можно отметить, что в нижнем горизонте литорали темп роста несколько выше, чем в среднем горизонте литорали, однако эти различия не существенны. В проливе на глубинах 9—14 м, обычно не свойственных для мидий, темп роста оказался сниженным, а особи в возрасте старше 4 лет здесь вообще не обнаружены. Это, по-видимому, объясняется пониженными здесь летними температурами и другими неблагоприятными для мидий условиями существования.

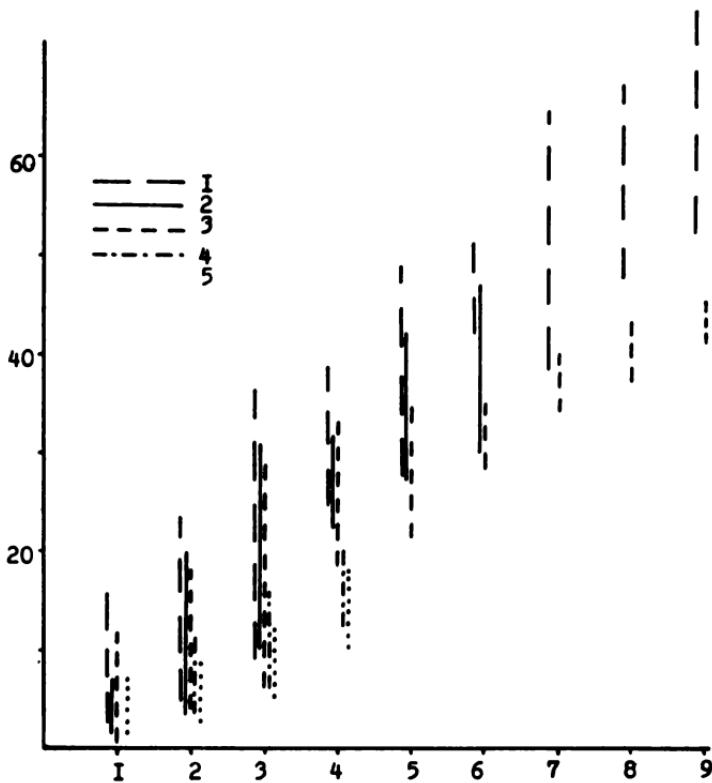


Рис. 4. Зависимость размаха вариации высоты раковины особей мидий в генерациях от их возраста в разных условиях:

По оси абсцисс — возраст, годы; по оси ординат — высота раковины особей в каждой генерации.
Остальные обозначения как на рис. 3

Особый интерес представляет поселение мидий среди кораллины на глубине 2.0—3.0 м у открытого побережья Сонострова с его северной стороны. Здесь темп роста мидий минимален, а продолжительность жизни обнаруженных особей также не превышает 4 лет.

Представляет интерес рассмотреть те особенности в структуре исследованных поселений, которые связаны с неодинаковым темпом роста составляющих их особей (рис. 4). Оказалось, что размах изменчивости размеров раковин в пределах генераций максимальен у отличающихся в среднем наибольшей скоростью роста особей поселения в куту. На литорали эта изменчивость заметно меньше и минимальна у особей поселений, обнаруженных на глубинах 9—14 м в проливе и на глубине 2—3 м среди кораллины в открытой части.

Наибольшая изменчивость скорости роста особей сублиторального поселения в куту связана с тем, что здесь при максимальных биомассах пополнение молодью происходит более длительное время, а также с тем, что мидии, обитающие в верхней сублиторали,

имеют минимальные ограничения в реализации своих ростовых потенций. В среднем горизонте литорали возможности пополнения молодью значительно меньше, и имеются очевидные ограничения в реализации ростовых потенций. Поселение мидий на глубине 9—14 м, по-видимому, является выселением, откуда следуют их слабое пополнение молодью, имеющей низкий темп роста. Что касается поселения среди кораллины с мористой стороны Сноострова, то причины небольшой изменчивости в среднем низкой скорости роста особей в пределах генераций требуют особого обсуждения.

Интересно рассмотреть продукционные характеристики исследуемых поселений мидий. Максимальная продукция наблюдается, как и следовало ожидать, в кутовой части и достигает 5200 ± 900 ккал/м² в год на глубине 1.5—1.7 м и 750 ± 300 ккал/м² в год напротив Сноострова. У материка, где мидии не являются руково-дящей формой, их продукция в среднем составляет 180 ± 60 ккал/м² в год. В проливе средняя продукция мидий не превышает 170 ± 120 ккал/м² в год, а на глубине 9—14 м — 1.0 ± 0.3 ккал/м² в год. В открытом участке у северного побережья Сноострова на глубине 2—3 м продукция мидий достигает всего около 40 ± 10 ккал/м² в год. Отношение продукции к биомассе оказывается наибольшим в поселениях на глубине от 0.5 до 3.0 м и составляет в среднем 0.90—1.0, тогда как на литорали это соотношение не превышает 0.84, а в поселениях на глубине 9—10 м и севернее Сноострова — 0.7—0.74.

Для характеристики исследованных поселений представляет интерес рассмотреть соотношение между расходуемой и накопленной энергией. Это отношение (R/B) минимально в кутовой части, где темп роста моллюсков особенно высок, и составляет в среднем 2.6 ± 0.3 , в проливе оно повышается до 4.7 ± 1.0 , а в открытом участке на глубине 2.5 м среди кораллины возрастает до 5.5 ± 0.6 . Отношение продукции к энергетическим расходам на дыхание максимально в кутовом, наиболее богатом поселении, где составляет 0.36 ± 0.14 , вследствие пониженной интенсивности метаболизма оно относительно высоко в проливе (0.23 ± 0.02) и минимально у материка (0.15 ± 0.02) и особенно в открытом участке севернее Сноострова (0.13 ± 0.015).

Не менее важно проследить направление изменчивости между разными поселениями величины отношения общей продукции к ее поддерживающей части, ответственной за реконструкцию биомассы. Это соотношение максимально в наиболее процветающем поселении в кутовой части у материка и достигает в среднем 1.8, снижается до 1.3—1.1 у материка напротив Сноострова и в проливе, и падает до 1.0 и ниже (0.94—0.99) в открытом участке в поселении кораллины на глубине 2.5 м. Последнее обстоятельство так же, как высокое отношение дыхания к биомассе и низкая величина соотношения продукционных возможностей к тратам на обмен, свидетельствует о неустойчивом состоянии поселения среди кора-

лины и высоких энергетических тратах на поддержание его существования. Возможно, что при даже незначительном ухудшении для мидии условий существования, это поселение может исчезнуть.

В рассмотренном материале необычным для Белого моря оказывается доминирование мидий на литорали в районе сублиторальной банки моллюсков у материка, а также крайне низкий темп роста и небольшая продолжительность жизни мидий в открытом участке на глубине 2—3 м в зарослях кораллины. Первую особенность можно объяснить, с одной стороны, постоянной миграцией взрослых особей в осушную зону и пополнение ее молодью из мощной сублиторальной банки, а с другой — особенностями гидрологического режима. Кутовой участок связан проливом с опресненной лагуной, сток из которой обусловливает локальную высокую динамику вод в районе поселения мидий и соответственно — высокую скорость поступления результатов первичной продукции и детрита. Последнее также обусловлено наличием в этом районе гидрологического фронта между опресненными и морскими водами, способствующего осаждению органических веществ. Кроме того, доминированию мидий на литорали данного участка, возможно, содействует малая подвижность льдов. В результате складывается такая ситуация, когда фукусы, обычно доминирующие на смешанно-абразионных формах рельефа, существенно уступают по биомассе мидиям.

Интересно отметить, что мидии в Кандалакшском заливе (в частности, в обследованном участке у Сonoострова) находятся в угнетенном состоянии на глубинах уже свыше 2—2.5 м. Действительно, анализ соотношения между биомассой мидий и общей биомассой биоценоза (или только животных биоценоза) показывает (рис. 5), что мидии играют существенную роль в экосистемах лишь до глубины 2—2.5 м, а на глубине 3 м их доля в биоценозах Сонострова падает до 3—4% и менее. В то же время в кутовой части Онежского залива они могут доминировать в биоценозе на больших пространствах на глубинах 8—15 м (Голиков и др., 1985). Это обстоятельство может быть связано с высокой гидродинамикой Онежского залива и отсутствием в нем арктической водной массы. В Кандалакшском заливе поселение мидий в открытом участке на глубине 2—3 м в зарослях кораллины необычно. Поселение здесь представлено «карликами» особями с максимальным возрастом 4 года при средней высоте раковины 12 мм (максимальная высота особей 18 мм), особи обладают в среднем более округлой раковиной (рис. 6). Отношение высоты раковины к ее ширине у одноразмерных особей высотой 10—15 мм в данном поселении в 1.2 раза ниже, чем у мидий, обитающих в других условиях.

Несомненно, что генетический фонд всех рассматриваемых поселений оказывается общим, и различия морфологических характеристик особей и темпа их роста не могут рассматриваться как результат генетической изменчивости. Действительно, рассматри-

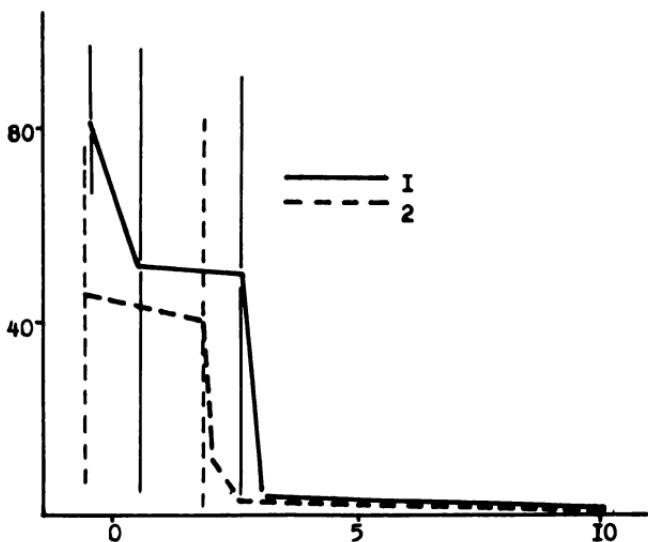


Рис. 5. Отношение биомассы мидий к общей биомассе биоценозов (2) и к биомассе только входящих в них животных (1) на разных глубинах:
По оси ординат — доля биомассы мидий от общей биомассы, %; по оси абсцисс — глубина, м.
Вертикальные линии отражают размах изменчивости показателя измеренного в разных участках

ваемые участки незначительно удалены друг от друга, и существующие течения должны обеспечивать всесторонний перенос личинок в течение одного поколения мидий. Соответственно причины отмеченных различий следует искать (в той или иной мере) в специфических условиях обитания. Поселение мидий в бухтах довольно типичны для Белого моря как на литорали, так и в верхней сублиторали. В то же время поселение у открытого побережья Сноострова

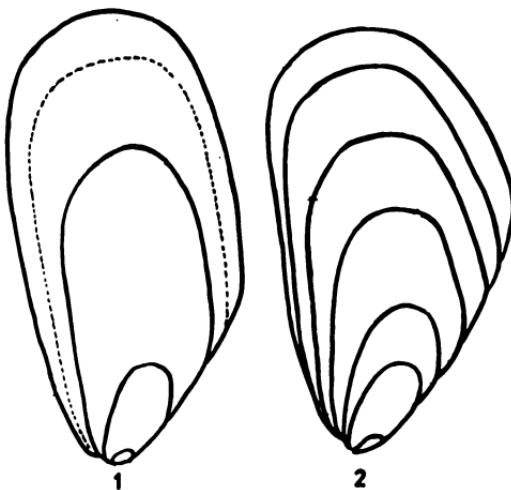


Рис. 6. Форма раковины особей *M. edulis* (размер моллюсков 10—15 мм) в сублиторальном поселении в куту (1) и в открытом участке среди кораллов (2)

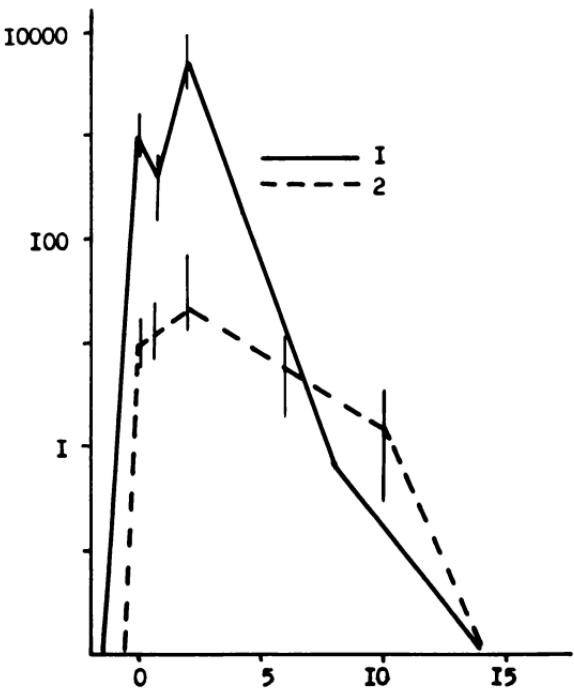


Рис. 7. Зависимость биомассы мидий (1) и звезд (2) от глубины обитания:

По оси ординат — биомасса, $\text{г}/\text{м}^2$; по оси абсцисс — глубина, м. Остальные обозначения как на рис. 2.

с северной его стороны оказывается не характерным. Развитие поселений мидий в открытых участках может лимитироваться такими абиотическими факторами, как пониженная температура и повышенное волновое воздействие.

Большое значение в ограничении распространения мидий в открытых участках, по-видимому, играют биотические факторы. В открытых участках происходит снижение количества доступной для мидий пищи вследствие некоторого снижения первичной продукции и резкого обеднения вод детритом. Другим важным биотическим фактором, могущим влиять на структуру поселения мидий, может оказаться пресс хищников и, в первую очередь, морских звезд (Никольский, 1966; Винберг, 1967; Беэр, 1971, 1979).

Легко видеть, что биомасса звезд повышается вслед за повышением биомассы мидий, и в то же время звезды могут образовывать скопления на краю поселения мидий (рис. 7). Наибольшее обилие звезд наблюдается в районе сублиторальной банки в кутовой части у материка, где биомасса звезд достигает $200 \text{ г}/\text{м}^2$, а в открытом участке она не превышает $8 \text{ г}/\text{м}^2$.

Характерно, что при этом отношение биомассы мидий к биомассе звезд составляет в первом случае 80, а во втором — 15. Таким образом, пресс звезд на поселение мидий в открытом участке зна-

чительно выше, чем в куту. Возможно, что крупных, быстро растущих особей мидий среди кораллины выедают звезды. Однако не менее вероятно, что существенное влияние на морфологические характеристики и темп роста мидий в открытом участке могут оказывать биотические особенности условий существования мидий среди кораллины. Заросли кораллины, с одной стороны, способствуют закреплению мидий на прибойных участках, а, с другой, ограничивая пространство для роста мидий, могут влиять на их морффункциональные характеристики. Известно, что изменение формы раковины у мидий наблюдается также у особей, обитающих на фукусах (Савилов, 1953; Паленичко, 1947). Чем бы ни объяснялся низкий темп роста и малая продолжительность жизни «коралловых» мидий, из полученных данных следует, что в данном биотопе выживают особи, отличающиеся низким темпом роста.

Однако обнаруженное поселение в открытом участке среди кораллины, как можно судить по высокому отношению трат на обмен к биомассе (R/B) и низким отношению продукции к тратам на обмен (P/B) и производственному потенциалу (P/P_s), может оказаться эфемерным, и интересно в процессе мониторинга проследить его судьбу.

ЛИТЕРАТУРА

- Беэр Т. Л. О распределении *Asterias rubens* на литорали и в верхней сублиторали в Кандалакшском заливе Белого моря // Экология морских организмов. М.: Изд. МГУ. 1971. С. 6—8.
- Беэр Т. Л. Запасы мидий и степень их уничтожения морскими звездами в районе Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Промысловые двустворчатые моллюски мидии и их роль в экосистемах. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1979. С. 18—20.
- Винберг Т. Л. Биология питания *Asterias rubens* L. на литорали Белого моря // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 6. С. 923—931.
- Голиков А. Н. Метод определения производственных свойств популяций по размерной структуре и численности // Доклады АН СССР. 1970. Т. 193. № 3. С. 730—735.
- Голиков А. Н. Продукционный процесс на разных структурных уровнях организации популяции // Океанология, 1976. Т. 16. Вып. 6. С. 1096—1108.
- Голиков А. Н., Бабков А. И., Голиков А. А., Новиков О. К., Шереметьевский А. М. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков Бассейна Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. С. 20—87.
- Максимович Н. В. Особенности распространения, рост и производственные свойства популяций некоторых *Mytilidae* Белого моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. С. 105—107.
- Чемоданов А. В., Максимович Н. В. Внутренняя структура раковин *Mytilus edulis* L. в губе Чупа как отражение сезонной периодичности их роста // Моллюски, систематика, экология и закономерности распределения. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. С. 178—180.
- Никольский Т. В. О структуре популяций и характере смертности мидий *Mytilus edulis* литорали Белого моря // Зоол. журн., 1966. Т. 45. № 12. С. 1878—1880.
- Паленичко З. Г. Особенности биологии беломорской мидии // Зоол. журн., 1947. Т. 27. Вып. 5. С. 411—420.

Савицлов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides*. Ч. 1. *Mytilus edulis* в Белом море // Тр. ИОАН, 1953. Т. 7. С. 198—258.

Walford L. A. A new graphic method of describing growth of animals // Biol. Bull. 1946. Vol. 90, N 2. P. 141—147.

S u m m a r y

Individuals of *Mytilus edulis* settlements have very different growth rates and production possibilities in bionomically different parts of the White Sea. The mussels have most favourable conditions for existence in sublittoral banks at a depth of 1—2 m in areas with slight wave action, characterized by convergence of freshened and sea waters. In the straits with increased dynamics of waters, mussels can exist up to a depth of 14 m (where they have low growth and production possibilities). In the open parts a settlement of mussels was found among Corallina with extremely low growth rate in individuals with a changed shape of shell. Variation of growth rate within generations is quickly reduced from the favourable areas of the upper sublittoral with slight wave action towards settlements in the strait, particularly in the open parts among Corallina. Underlying the differences in population structure of mussel settlements in bionomically different areas are their biotopical characteristics and biotic environment including the pressure of sea stars *Asterias rubens*.