

УДК 591.524.16

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДРУЗ БЕЛОМОРСКОЙ МИДИИ (*MYTILUS EDULIS*)

© 2007 г. П. А. Лезин

Зоологический институт РАН, С. Петербург 199034, Россия

Поступила в редакцию 29.06.2005 г.

Исследована пространственная структура агрегаций *Mytilus edulis* L. из литоральных биотопов Белого моря. Показано спиралевидное распределение особей внутри друз, которое может быть описано Архимедовой спиралью. Рассмотрена зависимость ориентации раковины моллюсков от их положения в друзе. Полученные результаты обсуждаются в связи с адаптивным значением агрегативного поведения митилид.

Некоторые двусторчатые моллюски, и в частности митилиды, способны образовывать долговременные агрегации – друзы (Seed, 1969; Okamura, 1986; Заика и др., 1990). Роль агрегаций мидий в бентосных сообществах, их адаптивное значение в настоящее время достаточно хорошо изучены (Lent, 1969; Reush, Chapman, 1997; Dolmer, 1998). Однако остается открытым вопрос о пространственной организации самих друз. Из двух основных подходов к описанию структуры поселений митилид, первым является выделение в пределах агрегации отдельных элементов – ярусов, слоев или концентрических областей (Вигман, 1983; Okamura, 1986). Другой подход заключается в разделении характерных типов друз по их внешним особенностям (Повчун и др., 1988; Заика и др., 1990). Однако оба метода формализации являются чисто описательными и не позволяют точно определить ни расположение моллюсков внутри агрегации, ни ее форму. Более информативным может оказаться описание структуры друз мидий с точки зрения их геометрических особенностей.

Целью данной работы является исследование пространственной организации друз беломорских мидий, *Mytilus edulis* (Linnaeus 1758).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в 1997–2000 гг. в районе Беломорской Биологической станции ЗИН РАН (Кандалакшский залив Белого моря). Для работы использовали друзы, полученные из двух литоральных поселений мидий: на Иванов-наволоке и в кутовой части бухты Круглая. В обоих случаях поселение мидий было представлено отдельными друзами, не образующими сплошного покрова (мидиевой банки). В исследованных поселениях большая часть друз состояла из 15–30 особей, приблизительно одной возрастной группы (4+, 5+).

В современной литературе термин “друза” употребляется в достаточно узком значении. Им обозначается компактное образование, состоящее из некоторого количества мидий и имеющее определенную пространственно-размерную структуру (Okamura, 1986; Заика и др., 1990). При этом у отечественных и зарубежных исследователей имеются различия в понимании этого термина. В данной работе под термином друза рассматривается отдельное компактное скопление из 10 и более моллюсков, связанных между собой и субстратом биссусными нитями.

При отборе материала друзы мидий изымали вместе с подстилающим субстратом (гравий или заиленный песок) и доставляли в лабораторию, где их помещали на специально сконструированный измерительный столик, снабженный координатной сеткой и угломером. Всего за период исследований проанализировано свыше 70 друз из природных поселений.

Для каждой особи в агрегации определяли ее пространственное положение в декартовой системе координат. За начало координат принимали геометрический центр друзы. Поскольку подавляющее большинство исследованных друз имели округлую или овальную форму, геометрический центр определяли как точку пересечения двух перпендикулярных диаметров. Положение мидии определяли по координатам заднего окончания лигамента. Кроме того, фиксировали два угловых параметра, характеризующих ориентацию раковины в трехмерном пространстве. В качестве таких параметров были использованы:

– угол между вентральным краем раковины и плоскостью субстрата (рис. 1А),

– угол между плоскостью симметрии раковины и осью ОХ выбранной координатной системы (рис. 1Б1). В дальнейшем этот параметр преобразовывали в угол между плоскостью симметрии раковины и полярным радиусом (рис. 1Б2).

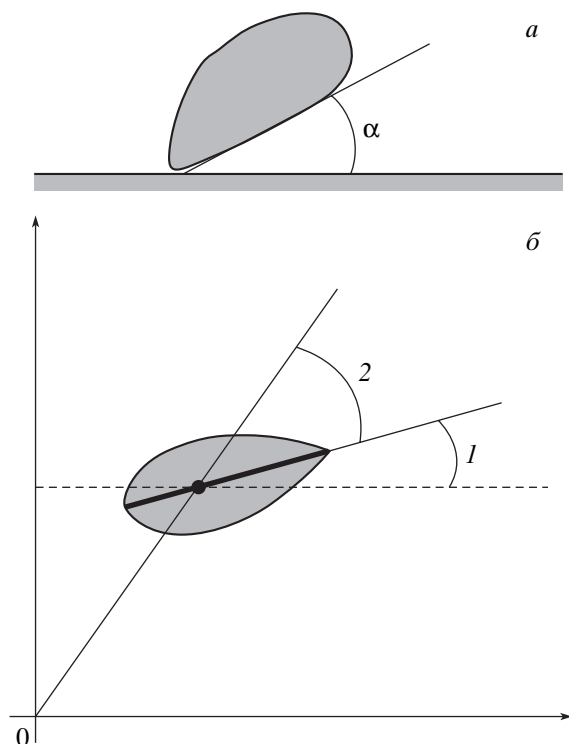


Рис. 1. Схема измерения угловых характеристик ориентации мидий в вертикальной (а) и горизонтальной (б) плоскостях.

В большинстве случаев для анализа распределения мидий использована полярная система координат. Преобразование декартовых координат в полярные производили по стандартным формулам (Выгодский, 1975):

$$\rho = \sqrt{x^2 + y^2}; \quad \sin \varphi = \frac{y}{\sqrt{x^2 + y^2}},$$

где ρ – полярный радиус, мм; φ – полярный угол, рад; x , y – декартовы координаты, мм. Для трансформации угловых параметров использовали стандартные тригонометрические преобразования.

Всего за период исследований проанализировано свыше 70 друз из природных поселений.

Полученные результаты обрабатывали с применением стандартных методов линейной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уже на начальных этапах исследования была отмечена характерная особенность распределения моллюсков в агрегациях. Располагаясь одна за другой, мидии в друзе формируют фигуру, близкую к спирали (Лезин, 1998). Поскольку исследование подобных распределений с использованием системы декартовых координат, невоз-

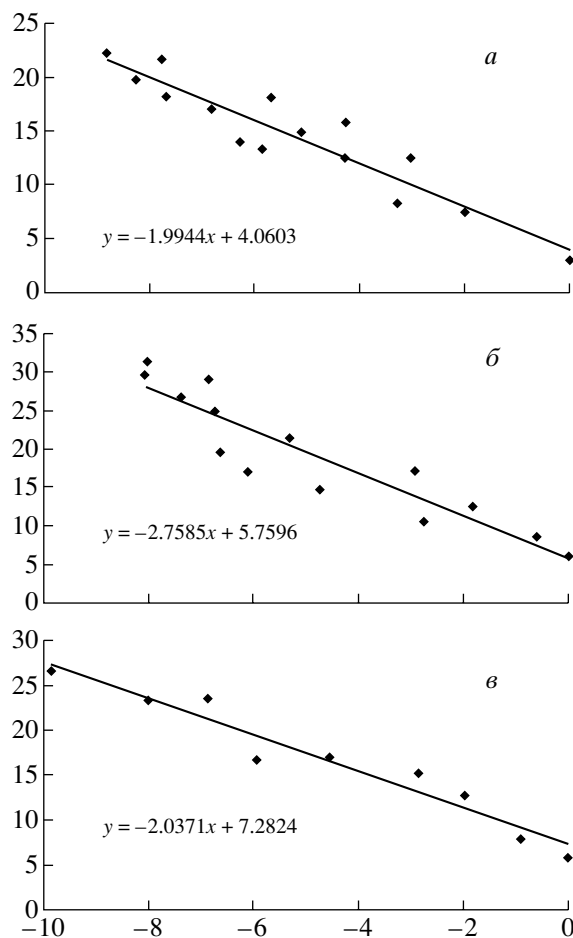


Рис. 2. Примеры распределения мидий в друзах в системе полярных координат: а–в – распределение моллюсков в трех разных агрегациях. По осям абсцисс – значения полярного угла, рад; по осям ординат – значения полярного радиуса, мм.

можно (Райхмист, 1991), координаты положения моллюсков были трансформированы в полярные. Анализ распределения мидий в системе полярных координат показывает существование линейной зависимости между величиной полярного радиуса и полярного угла (рис. 2). Найденная зависимость вида:

$$\rho = -a\varphi + l,$$

где ρ – полярный радиус (мм), а φ – полярный угол (рад), соответствует формуле, описывающей правозакрученную спираль Архимеда (Райхмист, 1991). Такая зависимость отмечена во всех исследованных агрегациях. На рис. 2 приведены примеры зависимости между величиной полярного радиуса и полярного угла для трех друз. Несмотря на одинаковый характер зависимости, значения коэффициента регрессии и свободного члена варьируют у разных агрегаций, что может быть обусловлено различиями в характеристиках субстрата и компактности расположения моллюсков в друзе.

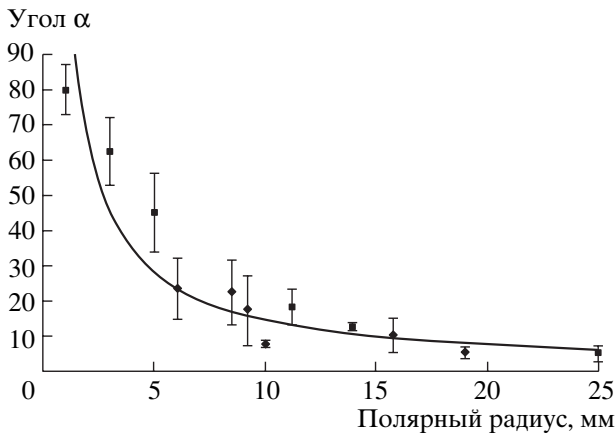


Рис. 3. Зависимость средних значений углового параметра α от величины полярного радиуса (объединенные данные по всем друзам).

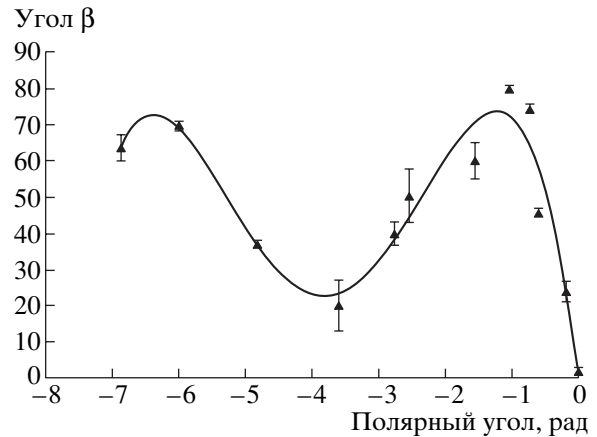


Рис. 4. Зависимость средних значений угла между плоскостью симметрии раковины и полярным радиусом от величины полярного угла (объединенные данные по всем друзам).

В качестве параметра, определяющего положение мидий относительно поверхности субстрата, был использован угол α , образуемый плоскостью субстрата и вентральным краем раковины моллюска. Значения этого угла максимальны в центре друз, где мидии располагаются практически перпендикулярно субстрату (рис. 3). По направлению к краю агрегации, наклон раковин постепенно уменьшается. Часть моллюсков на периферии друз располагается параллельно субстрату.

Сложнее выглядит картина ориентации мидий в горизонтальной плоскости. В качестве характеристики положения моллюсков использован угол β между полярным радиусом и плоскостью симметрии раковины, рассчитанный по значению измеренного угла между плоскостью симметрии раковины и осью ОХ (рис. 1Б). В центре друзы значения угла β близки к нулю, т.е. моллюски располагаются макушкой раковины к центру друзы, параллельно радиусам (рис. 4). Далее, по ходу витков спирали этот показатель дважды последовательно увеличивается и уменьшается таким образом, что на периферии друзы мидии ориентированы практически перпендикулярно радиусам (рис. 4).

Принято считать, что образование агрегаций беспозвоночными является адаптацией к воздействию факторов внешней среды (Buss, 1981). В случае митилид формирование друз рассматривается, в первую очередь, как поведенческий механизм, направленный на снижение смертности моллюсков от хищников (Reush, Chapman, 1997; Кулаковский, Лезин, 1999; Cote, Jelnicar, 1999). Очевидно, что плотная компактная друза должна представлять собой менее уязвимую, чем одиночные особи, мишень для таких хищников, как морские звезды или крабы. Описанная спиральная организация агрегаций, при которой большая часть

особей ориентированы проксимальным концом раковины в центр друзы, может снижать вероятность успешной атаки морских звезд (Norberg, Tedengren, 1995). Это предположение подтверждают исследования (Pain, 1974; Okamura, 1986; Reush, Chapman, 1997; Dolmer, 1998), в которых продемонстрирована существенно меньшая смертность агрегированных мидий от хищников по сравнению с одиночными особями. Кроме того, такое расположение позволяет моллюскам формировать в центре агрегации сеть биссусных нитей, прочно скрепляющую мидий как между собой, так и с субстратом и позволяющую успешно противостоять волновому и ледовому воздействию (Dolmer, Svane, 1994). Многочисленные биссусные связи могут, помимо этого, служить дополнительной защитой от хищников (Lent, 1969; Wayne, 1987).

В заключение следует отметить, что описанная пространственная конфигурация агрегаций мидии характерна лишь для плоских поверхностей в литоральных поселениях и не является единственным вариантом организации друз (Лезин, 1999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вигман Е.П., 1983. Структура друз мидии Грея // Биология мидии Грея. М.: Наука. С. 88–108.
 Выгодский М.Я., 1975. Справочник по высшей математике. М.: Наука. 870 с.
 Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К., 1990. Митилиды Черного моря. Киев: Наукова думка. 205 с.
 Кулаковский Э.Е., Лезин П.А., 1999. Влияние морской звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteroidea) на жизнедеятельность двустворчатого моллюска – мидии (*Mytilus edulis*) (Mytilida, Mytilidae) // Зоол. журн. Т. 78. № 5. С. 596–600.

- Лезин П.А., 1998. Структура агрегаций беломорской мидии *Mytilus edulis* L. // VII междунар. конф. по проблемам изучения, рац. использов. и охраны прир. ресурсов Белого моря. Тез. докл. Архангельск. С. 97–98. – 1999. Варианты пространственной организации друз *Mytilus edulis* L. // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежноводных экосистем. Тез. докл. Борок. С. 54–56.
- Повчун А.С., Ревков В.К., Козинцев А.Ф., Валовая Н.А., 1988. Агрегации черноморских митилид: различные варианты приспособления к среде // III Всесоюзная конференция по морской биологии. Тез. докл. Ч. 1. Севастополь. С. 239–240.
- Райхмист Р.Б., 1991. Графики функций. М.: Высшая школа. 159 с.
- Buss L.W., 1981. Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate // *Science*. V. 213. P. 1012–1014.
- Cote I.M., Jelnicar E., 1999. Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus) // *Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 235. P. 201–211.
- Dolmer P., 1998. The interactions between bed structure of *Mytilus edulis* L. and the predator *Asterias rubens* L. // *Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 228. P. 137–150.
- Dolmer P., Svane I., 1994. Attachment and orientation of *Mytilus edulis* L. in flowing water // *Ophelia*. V. 40. P. 63–74.
- Lent C.M., 1969. Adaptations of the ribbed mussel *Modiolus demissus* (Dillwyn), to the intertidal habitat // *Amer. Zoologist*. V. 9. № 2. P. 283–292.
- Norberg J., Tedengren M., 1995. Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L., related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 186. P. 207–220.
- Okamura B., 1986. Formation and disruption of aggregations of *Mytilus edulis* in the fouling communities of San Francisco Bay, California // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 30. № 2–3. P. 275–282.
- Paine R.T., 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator // *Oecologia*. V. 15. P. 93–120.
- Reush T.B.H., Chapman R.O., 1997. Persistence and space occupancy by subtidal blue mussel patches // *Ecological Monographs*. V. 67. № 1. P. 65–87.
- Seed R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamelli-branchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement // *Oecologia*. V. 3. P. 277–316.
- Wayne T.A., 1987. Responses of a mussel to shell-boring snails: defensive behaviour in *Mytilus edulis* ? // *Veliger*. V. 30. № 2. P. 138–147.

THE SPATIAL STRUCTURE OF THE WHITE SEA MUSSEL (*MYTILUS EDULIS*) AGGREGATIONS

P. A. Lezin

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

The spatial structure of mussel (*Mytilus edulis* L.) aggregations was studied in littoral biotopes of the White Sea. The distribution of the mollusks within the aggregations was shown to be approximated by the Archimedean spiral. The relationship between the orientation of shells in mollusks and their position in the aggregation is considered. The results obtained are discussed related to the adaptive significance of mytilid aggregation behavior.