

*Н. В. Максимович, А. Н. Максимович, А. В. Герасимова*

## ОБ ОРГАНИЗАЦИИ ПОСЕЛЕНИЙ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS* L. В УСЛОВИЯХ ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

Известно, что плотные скопления (банки) беломорских мидий *Mytilus edulis* L. развиваются в циклическом режиме с постепенным пополнением моллюсками из краевых участков поселений [5, 6, 7, 15]. Экспериментальные исследования [9, 12] показали, что на расчищенных участках в пределах плотных и разреженных скоплений литоральных мидий структура поселений восстанавливается в течение 1–3 месяцев. Возникает представление о высокой подвижности особей мидий в поселениях осушной зоны. Способности таких sessильных форм, как мидии, к изменению своего положения в друзе хорошо известны [15]. Однако специальная экспериментальная проверка степени подвижности отдельных особей беломорских мидий в пределах сплошного поселения не выявила адекватных по выраженности эффектов их перемещения в течение всего лета [11]. Если положение о незначительности эффектов перемещения мидий в поселениях справедливо, то в разных частях их поселений должна наблюдаться стабильность состава особей, и в пределах поселения моллюски, обитающие на разных глубинах, должны различаться по скорости роста [16]. Цель настоящего исследования — сравнительный анализ характера линейного роста мидий как отражения условий их обитания в градиентах глубины приливно-отливной зоны.

**Материал и методы.** Работы проведены на МБС СПбГУ (Белое море). Объект исследования — локальное поселение *M. edulis* у о-ва Матренин (рис. 1), на котором были проведены эксперименты по перемещению меченных мидий [11]. Материал собран в июле 1999 г. на каменистой отмели у о-ва Матренин на трех горизонтах (рис. 2). На каждом горизонте взято по 5 проб размером 0,025 м<sup>2</sup>. Пробы промывали через сито с ячейй 1 мм. Обработка проб была проведена фракционно, учитывая встречаемость мидий разных размерных классов в пробе. У каждой особи измеряли длину раковины (мм) в наблюдаемый момент и к каждой зимней остановке роста. Возраст мидий оценивали по ростовым кольцам. Всего изучено 756 особей мидий.

Результаты измерения длины раковины мидий были использованы для построения индивидуальных и групповых ранжированных по возрасту рядов, образованных значениями длины раковины особей. По возрастным рядам проведена реконструкция линейного онтогенетического роста по уравнению Берталанфи [1, 8]:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}),$$

где  $L_t$  — длина раковины мидий в возрасте  $t$ ;  $L_\infty$ ,  $k$  и  $t_0$  — коэффициенты. Модели роста использованы для статистического сравнения скорости роста мидий в локальных местообитаниях.

По возрастной структуре мидий были рассчитаны также годовые приrostы особей как наибольшее расстояние между двумя соседними метками зимней остановки их роста. Структуру вариансы, полученного статистического комплекса, исследовали с помощью аппарата дисперсионного анализа [6]. При подготовке статистических комплексов проведено преобразование исходных вариантов в логарифмы. Статистическая оценка значимости эффектов воздействия осуществлена при уровне значимости нулевой гипотезы  $\alpha < 0,05$ .

**Результаты.** На основании осуществленных промеров были получены данные, характеризующие значения длины раковины мидии разного возраста в периоды зимней остановки роста и к моменту наблюдений — 4 августа 1999 г. Характерная черта полученного комплекса данных — крайняя степень вариабельности величин длины раковины особей одного возраста как в пределах одной пробы, так и в зависимости от положения пробы в пределах опытного полигона. Для сравнительного анализа все полученные

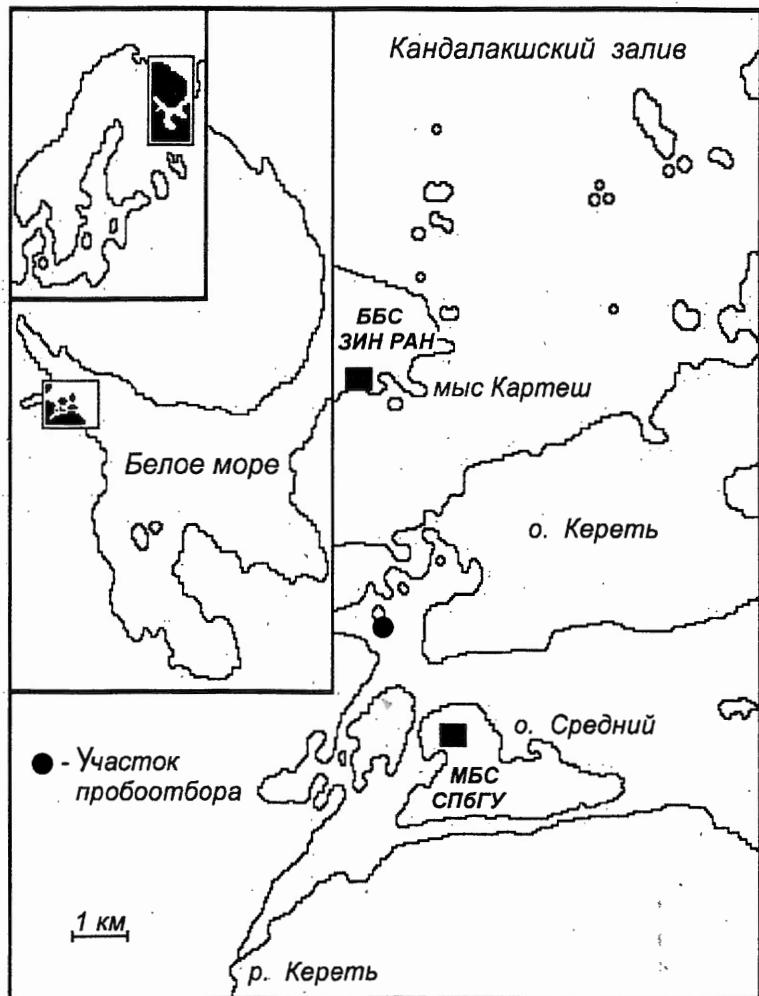


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

данные были сгруппированы по пробам (анализ поведения величины годового прироста) или по трансектам (сравнение кривых роста).

**Сравнительный анализ интегральных кривых роста.** Характер полученных материалов позволяет провести сравнительный анализ кривых линейного роста мидий в разных горизонтах литорали. Сравнение проведено в следующих вариантах: а) по средним размерам мидий разного возраста к моменту наблюдений (рис. 3); б) с учетом средних размеров всех особей данного горизонта мидий в периоды зимних остановок роста (рис. 4) и в) по результатам анализа роста мидий старшего возраста (рис. 5).

На рис. 3 и 4 видно, что кривые роста мидий, обитающих на разной глубине, расходятся между собой в однозначном порядке — наибольшая средняя скорость роста мидий характерна для сублиторали, а наименьшая — для среднего горизонта литорали. При этом между кривыми на графиках образовались примерно равные расстояния, хотя

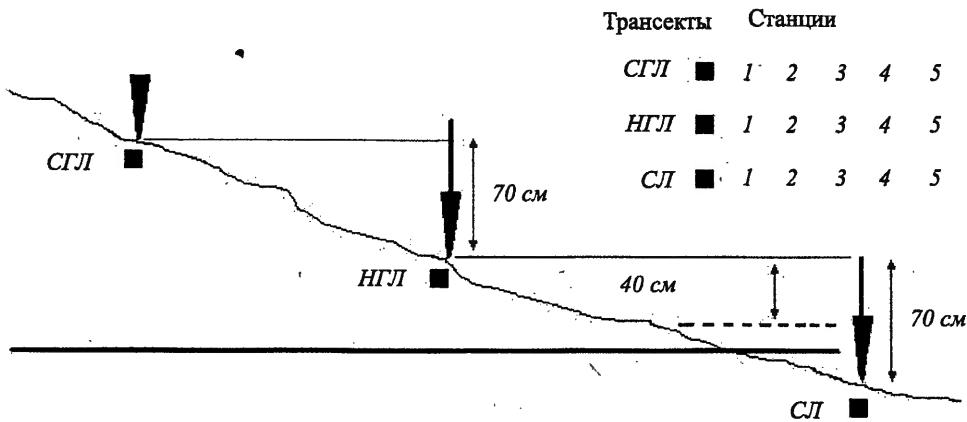


Рис. 2. Схема определения положения трансект по глубине на исследованном участке.

Сплошная толстая линия внизу — положение нуля глубин, пунктирующая — уровень воды в момент пробоотбора. СГЛ — средний горизонт литорали, НГЛ — нижний горизонт литорали, СЛ — сублитораль, вертикальными стрелками обозначены положения трансект.

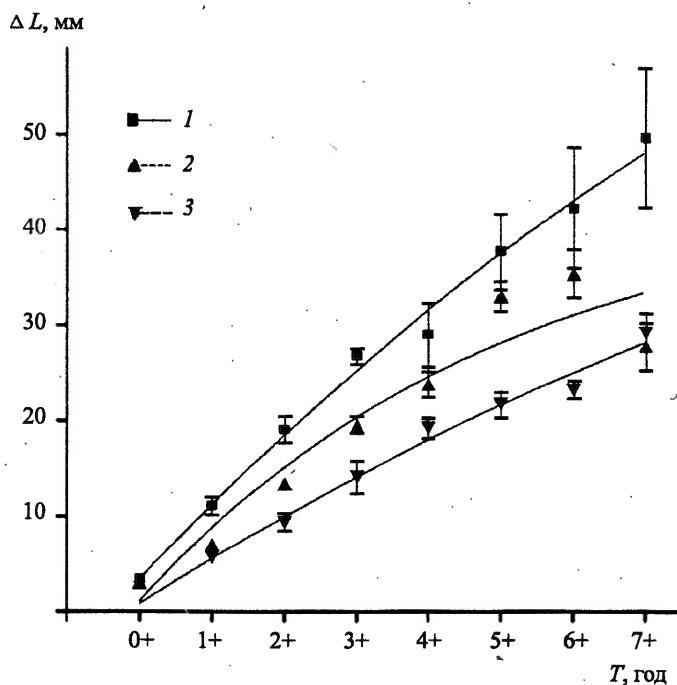


Рис. 3. Реконструкция линейного роста мидий в разных горизонтах литорали по средним значениям длины раковины особей в возрастных группах к 4 августа 1999 г.

По оси ординат — длина раковины мидий ( $L$ ); по оси абсцисс — условный возраст мидий ( $T$ ). 1 — мидии сублиторали; 2 — мидии нижнего горизонта литорали; 3 — мидии среднего горизонта литорали. Вертикальными линиями на графике отмечены ошибки средних.

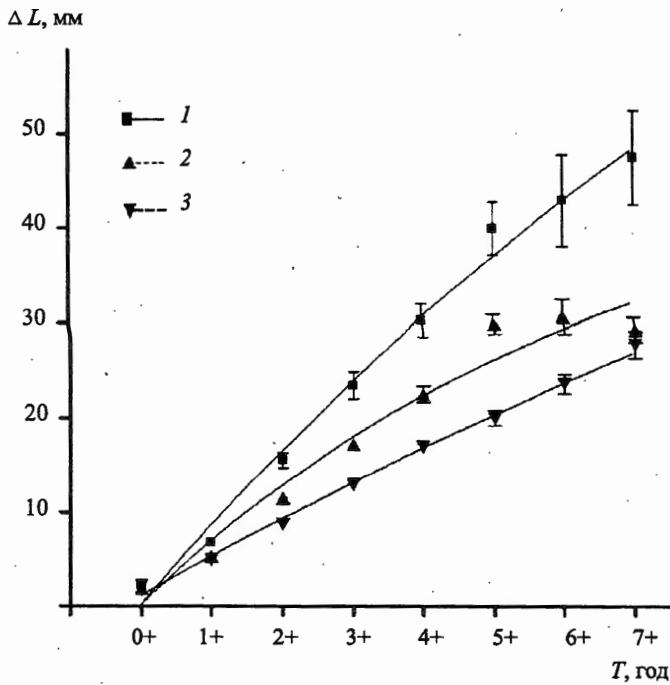


Рис. 4. Реконструкция линейного роста мидий в разных горизонтах литорали по средним значениям длины раковины особей всех генераций в периоды зимней остановки роста.

Обозначения, как на рис. 3.

степень усреднения вариант при составлении возрастных рядов была разной в каждом варианте расчета. При примененном усреднении вариант в данном случае должны проявиться средние многолетние эффекты. Более надежные результаты может дать только сопоставление характера роста особей, обнаруженных на разных глубинах, но относящихся к одной генерации, т. е. групп особей, развитие которых проходило синхронно в один временной период. Для этого были выбраны мидии в возрасте 7+ (генерация 1992 г.) (см. рис. 5). Очевидно, что при сохранении порядка расположения кривых роста, расстояние между ними изменилось. В частности, можно отметить сильное перекрывание вариантов, характеризующих рост мидий в сублиторали и в нижнем горизонте литорали.

**Анализ вариации величин годового прироста мидий.** По результатам измерений длины раковины мидий в периоды зимних остановок их роста легко можно рассчитать величины годовых приростов. Такие расчеты были проведены по средневзвешенным возрастным рядам мидий разного возраста каждой пробы.

Какие тренды можно выделить в изменении средних величин приростов мидий? Согласно результатам предыдущего анализа, следует ожидать, что прирост мидий будет уменьшаться с возрастом особей и по мере уменьшения глубины положения выборочных площадок. Соответствующие построения приведены на графиках зависимости величины годового прироста мидий разных генераций от глубины их обитания (рис. 6, 7). Действительно, скорость роста мидий в сублиторали оказалась наибольшей, а в среднем горизонте литорали — наименьшей. Но по рисункам нельзя определить структуру

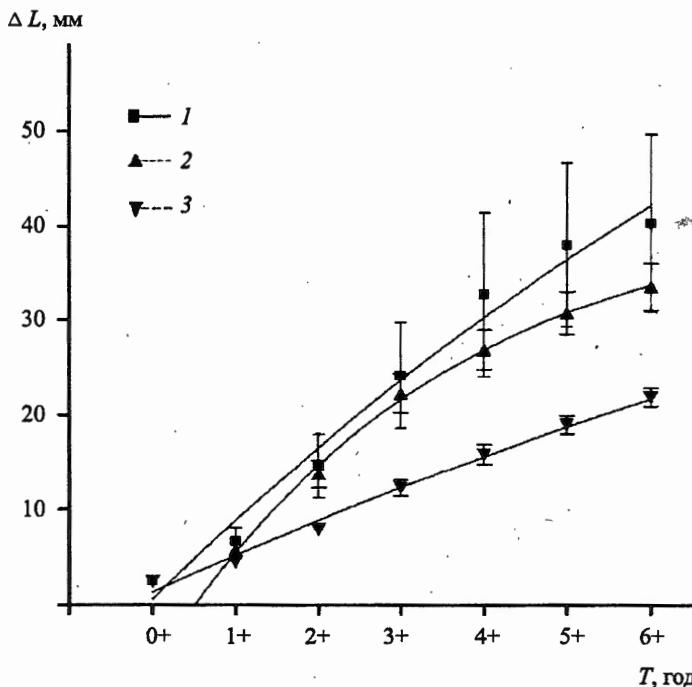


Рис. 5. Реконструкция линейного роста мидий генерации 1992 г. в разных горизонтах литорали по средним значениям длины раковины в периоды зимней остановки роста.

Обозначения, как на рис. 3.

вариансы величин годового прироста. У молодых мидий разных генераций наблюдается явная тенденция высокой зависимости величины годового прироста от глубины. По мере увеличения возраста мидий годовой прирост закономерно снижается, и уменьшаются эффекты зависимости прироста мидий от глубины их расположения. При этом заметно, что по мере увеличения возраста сближение величин годового прироста мидий, обитающих в нижней литорали и в верхней сублиторали, происходит быстрее, чем сближение величин годового прироста мидий, обитающих в среднем и нижнем горизонтах литорали.

Интересно выяснить, а нет ли в отмеченной вариации величин годового прироста мидий составляющей, определенной положением пробы вдоль трансекты? Схема пробоотбора, примененная при сборе данных, позволяет провести такую проверку. Для сравнения воспользуемся более надежной статистической процедурой — дисперсионным анализом. Если исключить очевидный фактор возраста мидий, то с помощью двухфакторного анализа, можно выяснить, какое из обстоятельств больше влияет на величину их годового прироста — положение особей (пробы) в пределах трансекты или глубина обитания (таблица). Анализ проведен по результатам индивидуальных измерений мидий. У всех особей в возрасте 2+ и больше выделена величина годового прироста за второй сезон роста (ширина второго ростового кольца). Следует отметить, что исходный комплекс не полностью отвечает условиям корректности дисперсионного анализа, так как даже после преобразования вариант в логарифм вариансы разных выборок не

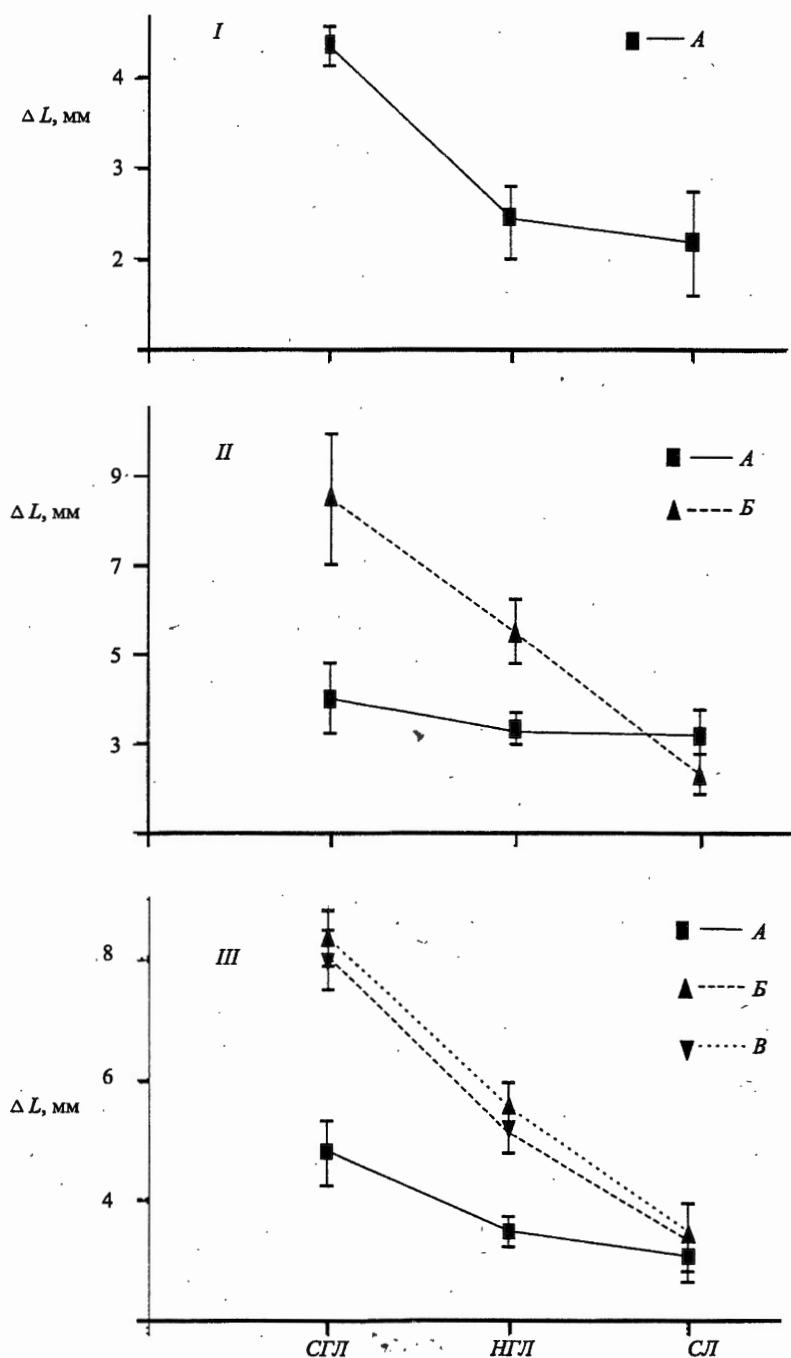


Рис. 6. Динамика величины годового прироста мидий генераций 1995–1997 гг. в зависимости от глубины их обитания.

I — мидии генерации 1997 г.; II — мидии генерации 1996 г.; III — мидии генерации 1995 г.; A — ширина второго годового кольца; B — ширина третьего годового кольца; В — ширина четвертого годового кольца. По оси ординат — величина годового прироста ( $\Delta L$ ), мм; по оси абсцисс — глубина, как на рис. 2.

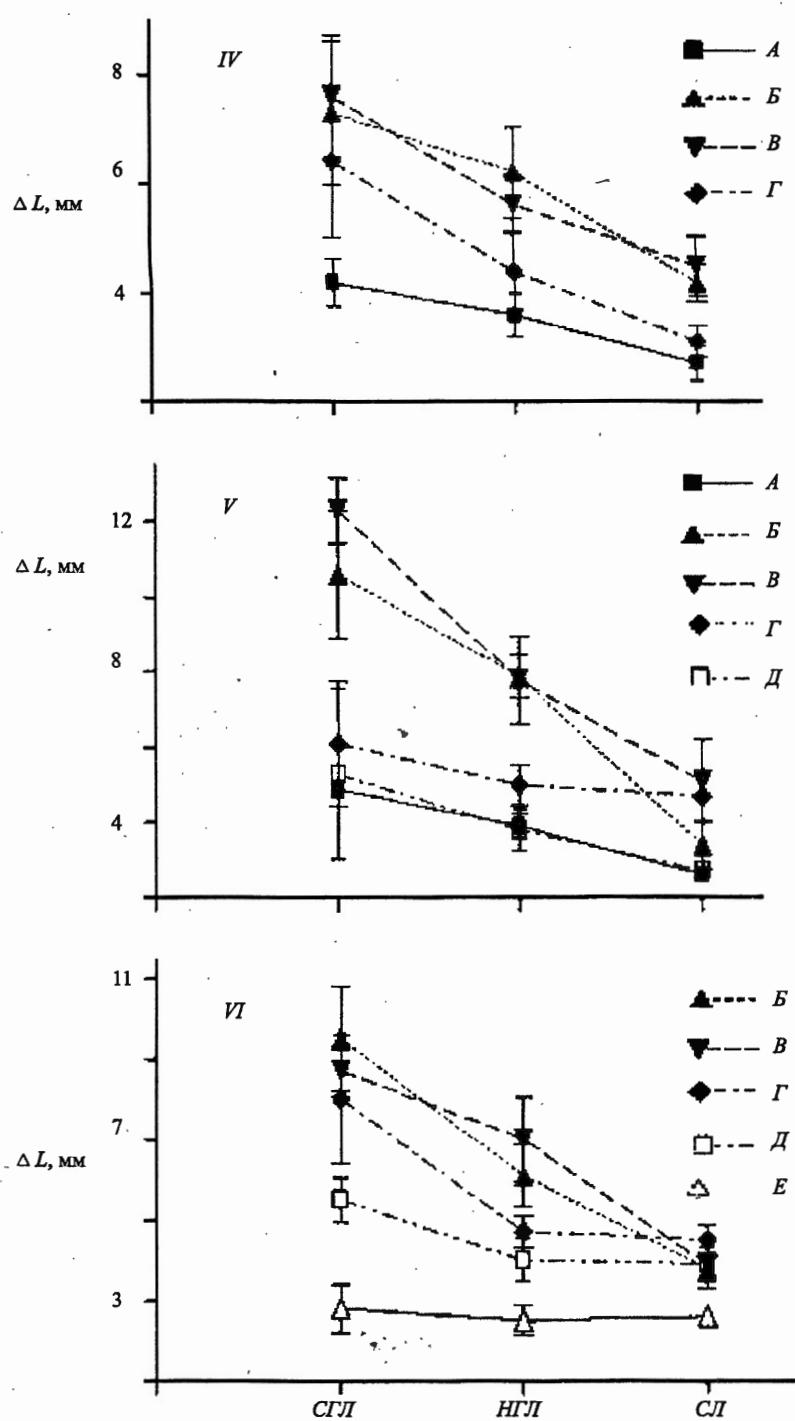


Рис. 7. Динамика величины годового прироста мидий генераций 1992–1994 гг. в зависимости от глубины их обитания.

IV — мидии генерации 1994 г.; V — мидии генерации 1993 г.; IV — мидии генерации 1992 г.; Д — ширина шестого годового кольца; Е — ширина седьмого годового кольца. Остальные обозначения, как на рис. 6.

удалось выровнять: значение критерия Бартлетта превосходит критическое (см. таблицу). Это несколько снижает мощность критерия Фишера, но не отрицает итог анализа. Результат сравнения однозначен — оба фактора достоверно влияют на величину прироста мидий за второй сезон роста, но для настоящей работы важно отметить, что сила влияния глубины на величину годового прироста оказалась приблизительно в пять раз больше, чем сила влияния положения пробы в трансекте.

**Разложение общей вариансы величин индивидуального годового прироста (ширина второго ростового кольца) мидий в возрасте старше 2+.**

Источник вариации	<i>V</i>	<i>SS</i>	<i>S<sup>2</sup></i>	<i>F</i>	<i>F<sub>кр</sub></i>	$\eta$
<i>A</i>	2	1,177	0,588	27,3581	2,9960	0,2404
<i>B</i>	4	0,355	0,089	4,1209	2,3720	0,0474
<i>AB</i>	8	0,622	0,078	3,6140	1,9380	0,1192
<i>X</i>	14	2,153	0,154	—	—	—
<i>Y</i>	181	5,759	0,032	—	—	—
<i>Z</i>	167	3,605	0,022	—	—	—

Примечание. Статистический комплекс составлен по измерениям всех мидий данного возраста с учетом горизонта (3 градации по глубине) и условного положения пробы по трансекте (5 градаций) (см. рис. 2).

Критерий Бартлетта = 51,84 ( $\chi^2_{кр} = 23,68$ ). *A* — межгрупповая по глубине, *B* — межгрупповая по условному положению пробы по трансекте разреза, *AB* — эффект взаимодействия факторов, *X* — общее факториальное варьирование, *Y* — общее варьирование, *Z* — внутригрупповая, *V* — степень свободы, *SS* — девиата, *S<sup>2</sup>* — варианса, *F* — расчетное значение критерия Фишера. *F<sub>кр</sub>* — критическое значение критерия Фишера для 5%-ного уровня значимости,  $\eta$  — сила влияния фактора по Сnedекору.

Нет сомнений, что итог проведенного сравнительного анализа не может рассматриваться как окончательное суждение о закономерностях изменчивости роста беломорских мидий в условиях осушной зоны. Очевидно, что полученный статистический комплекс отличает очень высокая степень варьирования величины годового прироста мидий. Это обстоятельство неоднократно отмечалось в специальной литературе [2, 3, 13, 14]. Возможно, в данной работе не удалось выявить все обстоятельства этой изменчивости. Однако уже факт достоверности влияния на величину годового прироста особей положения пробы не только по глубине, но и вдоль трансект (см. таблицу) демонстрирует наличие эффектов стабильности в организации изученного поселения мидий. Это обстоятельство интересно тем, что при перемещении литоральных мидий в разные условия в экспериментальных группах наблюдались отчетливые эффекты компенсаторного роста [14]. Нельзя не признать и реальность явлений перемещения мидий в пределах плотных скоплений. Эффекты активности мидий в перемещениях в пределах местообитания можно увидеть и по нашим данным. Речь идет о сближении показателей роста особей, обитающих в верхней сублиторали и в нижнем горизонте литорали. Об этом же свидетельствуют и особенности распределения культивируемых мидий на субстратах, наиболее крупные особи собираются в верхней части субстратов [10], и эффекты быстрого восстановления росчистей как в пределах разреженных

литоральных поселений мидий [9], так и после полного удаления мидий и сопутствующих им организмов с участка сплошного поселения — литоральной банки [12]. Как же с этим согласуются свидетельства о слабой активности перемещения меченных мидий [11] и результаты наших исследований? Похоже, что тотальное перемещение мидий в пределах сплошного поселения (в том числе и молоди) нужно рассматривать только как отклик на нарушение сложившейся структуры поселения. Тогда перераспределение беломорских мидий как в пределах естественных литоральных банок, так и в условиях подвесного выращивания логично связать только с нарушением структуры их друз ледоставом. В контексте этого предположения весьма показательны результаты экспериментов по расчистке сублиторальных банок мидий Белого моря [5]: эти росчисти не заастали несколько лет. Следует отметить, что важность роли ледового режима в формировании литоральных поселений *Bivalvia* отмечалась и ранее [17].

Таким образом, к особенностям формирования изученного нами поселения мидий можно отнести следующее: особи, занимающие средний горизонт литорали, образуют относительно стабильное скопление, а мидии, обитающие в нижней литорали и в верхней сублиторали, отличаются относительно высокой подвижностью; основные эффекты перераспределения мидий в пределах всего местообитания возникают только как отклик мидий на нарушения структуры поселения ледоставом.

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

#### Summary

*N. V. Maximovich, A. N. Maximovich, A. V. Gerasimova. About *Mytilus edulis* L. beds organization in tide zone (White Sea).*

Comparison of growth rate of mussels living in different tide horizons is carried out. It is shown that the growth rate of mussels within the limits of a settlement is very variable. However, and on the background of this variability the effects of increase of growth rate in molluscs are authentic in the process of increase of depth.

#### Литература

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981.
2. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М., 1960.
3. Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Предварительные результаты по росту мидий на искусственных субстратах в Белом море // II Всесоюз. конф. по биологии шельфа. Ч. 2. Киев, 1978. С. 63–64.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990.
5. Луканин В. В. Сезонные и многолетние изменения размерной структуры мидиевых популяций в Белом море // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, 1990. С. 189–193.
6. Луканин В. В., Наумов А. Д., Федяков В. В. Цикличность развития поселений (*Mytilus edulis* L.) в Белом море // ДАН СССР. 1986. Т. 287, № 5. С. 1274–1277.
7. Луканин В. В., Ошурков В. В. Структура литоральных поселений мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1981. № 5. С. 33–38.
8. Максимович Н. В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленингр. ун-та. 1989. № 24. С. 18–25.
9. Максимович Н. В. Способность мидиевых банок к восстановлению искусственно расчищенных участков // Материалы совещ. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Ч. 1. Кандалакша, 1987. С. 191–194.
10. Максимович Н. В., Миничев Ю. С., Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Динамика структурных и функциональных характеристик поселений беломорских мидий в условиях подвесного выращивания // Исследования по марикультуре мидий Белого моря: Труды Зоологического ин-та РАН. 1993. Т. 253. С. 61–82.
11. Пантелеимонов Т. В., Стрелков П. П., Сухотин А. А. К вопросу о формировании вертикальной структуры поселений мидий *Mytilus edulis* L. на Белом море // Материалы VII Международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». СПб., 1998. С. 107–109.
12. Погребов В. Б., Максимович Н. В. Восстановление поселений съедобных мидий на экспериментально расчищенной литорали Белого моря // Материалы совещ. «Научно-технические проблемы марикультуры в стране». Владивосток, 1989. С. 113–114.
13. Савилов А. И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря.

*Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Труды Ин-та океанологии. 1953. Т. 7. С. 198–258.  
14. Сухотин А. А., Кулаковский Э. Е., Максимович Н. В. Линейный рост беломорских мидий при изменении условий обитания // Экология. 1992. № 5. С. 71–77. 15. Marine mussels: their ecology and physiology / Ed. by B. L. Bayne. London, 1976. 16. Dare P. J. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England // Fishery Investigations. 1976. Ser. II. Vol. 28, N 1. P. 1–25. 17. Kuhl H. Über die Siedlungsweise von *Mya arenaria* // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1951. Bd 25. S. 385–391.

Статья поступила в редакцию 14 июня 2003 г.