На правах рукописи

003479578

ЛЕЗИН

Петр Андреевич

ОСОБЕННОСТИ АГРЕГАТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДРУЗ БЕЛОМОРСКОЙ МИДИИ *MYTILUS EDULIS* L.

03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

15 ОКТ 2009

Санкт-Петербург

2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Зоологическом институте РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук В.В. Халаман

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Ю.В. Мамкаев

доктор биологических наук Ю.С. Слюсарев

Ведущая организация:

Кафедра Зоологии Беспозвоночных Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова

Защита диссертации состоится «29» октября 2009 г. в 14^{00} часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02. при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, факс (812)328-4921

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «26» сентября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В.Г. Сиделева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Агрегативное поведение живых организмов можно рассматривать как один из возможных механизмов поддержания стабильности природных популяций и способ защиты от воздействий неблагоприятных факторов внешней среды (Милейковский, 1967; Свешников, Кутищев, 1976; Buss, 1981). В этом отношении особый интерес представляют животные, образующие постоянные скопления, но вместе с тем сохраняющие способность к перемещению. Одним из наиболее известных примеров таких организмов являются двустворчатые моллюски мидии (сем. Mytildae).

Мидии способны формировать долговременные агрегации, состоящие из значительного числа особей – щетки, друзы и банки. Размер таких агрегаций варьирует от единиц до многих тысяч моллюсков. В современной литературе существует значительное число исследований, посвященных формированию и структуре мидиевых поселений (Maas Geesteranus, 1942; Садыхова, 1970; Вигман, 1983; Гоголев, 1985; Bertness, Grossholz, 1985; Okamura, 1986; Svane, Ompi, 1993 и мн. др.). Тем не менее, остается открытым целый ряд вопросов, связанных с пространственной организацией и формированием отдельных агрегаций.

Собственно пространственная структура агрегаций на настоящий момент исследована весьма слабо. Подавляющее большинство известных работ, посвященных пространственной структуре друз мидий, носит чисто описательный характер (Садыхова, 1970; Селин, 1981; Вигман, 1983; Повчун и др., 1988; Заика и др., 1990).

Для анализа различных типов агрегаций мидий, как правило, используют такие подходы как выделение отдельных слоев-ярусов, оценку размерных характеристик или внешних особенностей агрегаций (Селин, 1981; Вигман, 1983; Повчун и др., 1988; Заика и др., 1990). Следует заметить, что все перечисленные методы не позволяют точно определить ни расположение моллюсков внутри агрегации, ни ее форму.

Несмотря на внешнее сходство систем классификации, используемых разными авторами, они редко сопоставимы друг с другом. Более того, использование одних и тех же терминов для обозначения разных по характеристикам агрегаций, вносит дополнительную путаницу. Более информативным в этом плане может оказаться описание структуры друз мидий с точки зрения их геометрических особенностей.

Другой стороной этого вопроса является проблема механизма формирования агрегаций. Исследования агрегативного поведения Mytildae были начаты еще в середине 20-го века. На протяжении нескольких десятилетий были предприняты попытки изучения поведенческой и двигательной активности мидий (Maas Geesteranus, 1942; Senawong, 1970; Uryu et al., 1996; Côté, Jelnikar, 1999). Предложен ряд гипотез, описывающих возможные механизмы формирования агрегаций (Senawong, 1970; Davis, Moreno, 1995; Côté, Jelnikar, 1999; de Vooys, 2003). В настоящее время ряд исследователей полагает, что процесс этот случайный и определяется только вероятностными закономерностями (Senawong, 1970; Davis, Moreno, 1995; Uryu et al., 1996). Сторонники противоположной точки зрения считают, что формирование друз является следствием активных поведенческих реакций моллюсков (Côté, Jelnikar, 1999; de Vooys, 2003). Подробное изучение процесса образования агрегаций может разрешить существующие противоречия.

Цель и задачи исследования. Основной целью данной работы является выявление закономерностей пространственной организации и формирования друз мидии *Mytilus edulis* L.

Данная цель определила следующие задачи:

1. Провести детальное исследование пространственной организации агрегаций мидий в тех биотопах, где эти животные образуют долговременные скопления: на илисто-песчаных, скальных поверхностях и на искусственных субстратах, используемых для культивирования мидий.

2. Выявить основные закономерности распределения мидий в агрегациях, которые могут послужить основой для разработки универсальной системы классификации агрегаций.
3. Провести исследование закономерностей агрегативного поведения мидии в условиях, которые исключают влияние случайных факторов, маскирующих основные поведенческие реакции моллюсков.
4. Оценить адаптивное значение формирования агрегаций мидий на примере защиты от нагревания во время осушки у моллюсков, обитающих на литорали.

Новизна исследования заключается в комплексном подходе к изучению агрегативного поведения и структуры друз мидии, заключающемся в сочетании полевых исследований и лабораторных экспериментов.

Впервые проведено детальное исследование распределения мидий в пределах отдельных друз. Предложена универсальная система классификации агрегаций митилид, базирующаяся на особенностях распределения моллюсков.

В серии лабораторных экспериментов впервые выявлено существование у мидий нескольких моделей поведения (стратегий). Показана зависимость типа поведения от плотности поселения моллюсков.

Теоретическое и практическое значение работы заключается в разработке нового подхода к классификации агрегаций двустворчатых моллюсков. Предложенная классификация может быть применена в исследованиях агрегаций моллюсков и других беспозвоночных. Результаты исследований агрегативной активности мидий и разработанные методические подходы могут применяться при изучении образования скоплений беспозвоночных. Материалы диссертации могут быть использованы в лекционных и практических курсах ВУЗов по специальностям зоология, гидробиология.

Апробация работы. Результаты диссертации и ее основные положения были доложены на I международной конференции «Экологические исследования беломорских организмов» (ББС ЗИН РАН, 1997); симпозиуме, посвященном 100-летию со дня рождения профессора Н.Л. Гербильского (С.-

Петербург, 2000); V научной конференции ББС МГУ (ББС МГУ, 2000); совещании «Морские моллюски: Вопросы таксономии, экологии и филогении» (С.-Петербург, 2000); VIII съезде гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001); научной конференции ББС МГУ, посвященной 70-летию биостанции (ББС МГУ, 2008); отчетных научных сессиях Зоологического института РАН по итогам работ 2000 и 2005 гг. (С.-Петербург, 2001, 2006), научных семинарах ББС ЗИН РАН и кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 19 работ, из них 7 в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка цитируемой литературы. Работа изложена на 112 страницах и содержит 34 иллюстрации и 5 таблиц. Список цитируемой литературы насчитывает 117 наименований, в том числе 62 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. В.В. Халаману за всестороннюю помощь и поддержку и считает своим долгом выразить признательность д.б.н. Э.Е. Кулаковскому, под чьим руководством была начата эта работа. Я чрезвычайно благодарен проф. В.Я. Бергеру, проф. А.И. Грановичу, проф. Н.В. Максимовичу и к.б.н. А.А. Сухотину за ценные критические замечания в процессе подготовки материала. Особую признательность мне хочется выразить к.б.н. Л.П. Флячинской за помощь в фотодокументировании друз мидий и результатов экспериментов. Я благодарен всем сотрудникам Беломорской биологической станции ЗИН РАН за помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Характеристика объекта исследования. Рассматривается систематическое положение, географическое распространение и особенности образа жизни *Mytilus edulis*.

1.2. Пространственная организация агрегаций митилид. В разделе приведен обзор отечественных и зарубежных публикаций, посвященных пространственной структуре поселений мидий. Рассматриваются разновидности агрегаций митилид и предложенные разными авторами подходы к их классификации. Обсуждаются используемые терминология и определения типов агрегаций.

1.3. Формирование агрегаций митилид. Несмотря на прикрепленный образ жизни, мидии сохраняют способность к активной локомоции. Рассматривается зависимость двигательной и агрегативной активности мидий от возраста (размеров) моллюсков. Приводятся данные ряда авторов по тигмо- и хемотаксисам мидий. Обсуждаются две основные гипотезы формирования друз. Первая предполагает, что образование агрегаций является следствием случайных перемещений и встреч моллюсков. Сторонники альтернативной точки зрения считают формирование мидиевых поселений результатом сложного комплекса направленных поведенческих реакций.

1.4. Адаптивное значение друзообразования у мидий. В разделе приведены сведения о положительных и отрицательных последствиях жизни мидий в агрегациях. Рассматриваются существующие в современной литературе мнения об адаптивной ценности агрегативного поведения.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Характеристика района исследований. Работа была выполнена в период с 1996 по 2003 гг. на Беломорской биологической станции ЗИН РАН (Кандалакшский залив Белого моря). Для отбора материала из природных поселений, было выбрано четыре точки в районе губы Чупа (бухта Круглая,

Иванов-наволок, ряд островов в устьевой части губы). С искусственных субстратов мидий отбирали в бухте Кривозерская и губе Никольская (рис. 1).

Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1 – бухта Круглая, 2 – Иванов-наволок, 3 – Керетские луды, 4 – группа островов в районе Иванов-наволока, 5 – бухта Кривозерская, 6 – губа Никольская.

2.2. Методика отбора материала. Для отбора материала из литоральных поселений выбирались участки, где распределение мидий было представлено отдельными друзами, не образующими сплошного покрова. При отборе друз с илисто-песчаной литорали, их изымали вместе с подстилающим грунтом и доставляли в лабораторию. При исследовании агрегаций на скальных поверхностях, щетки мидий доставляли в лабораторию вместе с камнями. В тех случаях, когда агрегации находились на поверхности скалы или валуна, проводили детальную макрофотосъемку объекта.

Структура поселений мидии на искусственных субстратах была проанализирована на примере обрастаний канатов и жгутов из дели, применяемых для промышленного выращивания мидий. При отборе материала субстраты извлекали из воды и из них вырезали необходимые участки с агрега-

циями моллюсков. Отобранные части субстратов в емкостях с водой доставляли в лабораторию для дальнейшего исследования.

2.3. Обработка материала в лаборатории. В лаборатории агрегации мидий отмывали от грунта, удаляли сопутствующую фауну и проводили необходимые измерения. Для измерений использовались оригинальные установки, с помощью которых определяли координаты положения животных и некоторые угловые параметры. В агрегациях определяли координаты положения каждой особи в двухмерной или трехмерной системе декартовых координат. При необходимости, декартовы координаты преобразовывали в полярные или цилиндрические полярные. Для анализа ориентации моллюсков в агрегациях измеряли углы между раковиной и поверхностью субстрата, углы между плоскостью симметрии раковины и выбранными осями координатной системы. В общей сложности было исследовано более 100 агрегаций литоральных мидий и 18 агрегаций с обрастаний искусственных субстратов.

2.4. Измерения температуры мантийной жидкости мидий в литоральных поселениях. В период отлива были произведены измерения температуры мантийной жидкости агрегированных и одиночных мидий на литорали в районе Иванов-наволока. Измерения проводились с помощью термисторного датчика МТ-54. При проведении измерений, мидию отделяли от субстрата и вводили датчик в мантийную полость. Параллельно фиксировали тип субстрата, характер распределения мидий и положение моллюсков в друзе.

2.5. Методика постановки лабораторных экспериментов по исследованию агрегативной активности мидий. Лабораторные эксперименты проводили в течение летних сезонов 1997–1998 гг. Моллюсков для экспериментов собирали с искусственных субстратов опытно-промышленного хозяйства в акватории биостанции.

Все эксперименты проводили в плоскодонных аквариумах из оргстекла с площадью дна 0.1 м^2. Животных равномерно распределяли по дну аквариума и через определенные промежутки времени производили плановую фотосъемку. По полученным сериям фотоснимков для каждого момента времени

отмечали количество свободных и агрегированных мидий, количество образующихся агрегаций, а также численность мидий, входящих в каждый агрегат. Продолжительность каждого эксперимента составляла 24 ч. Всего проведено 10 серий экспериментов с разной плотностью поселения мидий.

Для исследования изменений, происходящих с образованными агрегациями в течение длительного времени, были поставлены две серии долговременных экспериментов. В лабораторных условиях мидии экспонировались в садках специальной конструкции в течение 21 дня. Через определенные промежутки времени определяли количество свободных и агрегированных мидий, количество и размер образующихся агрегаций.

2.6. Математическая обработка данных. Для математической обработки данных использованы стандартные статистические методы. В качестве показателя варьирования в тексте, таблицах и на иллюстрациях приведен 95% доверительный интервал.

Глава 3. Пространственная организация агрегаций

3.1. Пространственная организация агрегаций на мягких грунтах. Агрегации мидий на мягких грунтах (заиленный песок) представляли собой друзы из 10-30 моллюсков. При отборе материала было отмечено, что расположение особей в агрегации похоже на спираль. Так как для описания таких кривых используется система полярных координат, декартовы координаты положения моллюсков в друзах были преобразованы в полярные. Анализ распределения мидий в системе полярных координат показывает существование линейной зависимости между величиной полярного радиуса и полярного угла. Найденная зависимость вида:

$\rho = -a\varphi + l$, где ρ – полярный радиус (мм), а φ – полярный угол (рад), соответствует уравнению, описывающему правозакрученную спираль Архимеда. Данная закономерность была отмечена для всех исследованных агрегаций.

Мидии в таких друзах располагаются в 2-3 слоя, при этом высота расположения мидий также определяется местом, которое занимает моллюск в друзе. В центральной части друз моллюски находятся на высоте около 20 мм над грунтом, и прикреплены биссусом к другим мидиям. На периферии друзы мидии непосредственно контактируют с грунтом. Таким образом, описанное распределение имеет более сложный характер и может быть определено как трехмерная спираль.

3.2. Пространственная организация агрегаций на скальных поверхностях. На горизонтальных и наклонных поверхностях крупных камней и скал были найдены щетки мидий, внешне сходные с друзами на илисто-песчаной литорали. Анализ распределения моллюсков с применением системы полярных координат также выявил линейную зависимость полярного радиуса от полярного угла, соответствующую уравнению спирали Архимеда. Однако, в отличие от многоярусных друз на мягких грунтах, в агрегациях на скальных поверхностях все моллюски расположены в один слой и непосредственно контактируют с субстратом.

Для некоторых щеток, состоящих из молодых мидий и находящихся на участках с высокой прибойностью, характерно наличие свободного пространства в центре. Такие агрегации имеют конфигурацию кольца или розетки. Анализ распределения мидий с использованием системы полярных координат показывает существование линейной зависимости полярного радиуса от полярного угла. Однако в этом случае линия регрессии практически параллельна оси абсцисс. Геометрическим выражением такой зависимости является окружность. Необходимо заметить, что окружность является частным случаем спирали, а агрегации мидий с кольцеобразным распределением можно рассматривать как разновидность предыдущего типа щеток.

На вертикальных скальных стенках и боковой поверхности крупных камней часто встречаются скопления мидий, резко отличающиеся от описанных выше агрегаций. Моллюски в таких агрегациях располагаются на поверхности камня более или менее правильными рядами, образуя сплошную

полосу на поверхности субстрата. Животные располагаются в шахматном порядке так, что сифональный край мидий нижнего ряда входит в промежутки между макушками верхнего. Мидии ориентированы макушками вниз и прижаты к поверхности камня.

3.3. Пространственная организация агрегаций на искусственных субстратах. Для исследования характера распределения моллюсков на канатах и жгутах дели была использована цилиндрическая полярная система координат. За образующую системы было принято поперечное сечение субстрата, за направляющую – его продольная ось. Анализ высоты расположения мидий на субстрате от величины полярного угла показывает существование зависимости вида:

$H = a\varphi + l$, где H – высота расположения моллюсков на субстрате, a – коэффициент, φ - полярный угол, рад, а l – свободный член. Полученная зависимость в системе цилиндрических полярных координат соответствует уравнению трехмерной кривой – винтовой линии. Таким образом, распределение моллюсков на субстрате может быть описано винтовой линией – кривой, спирально огибающей субстрат, наподобие витков пружины. Моллюски формируют длинный непрерывный ряд из расположенных бок о бок особей, обернутый вокруг субстрата.

При исследовании искусственных субстратов из бухты Кривозерская зависимость высоты положения моллюсков от величины полярного угла, в некоторых случаях, носила иной характер. На соответствующем графике точки, отражающие распределение мидий, не образуют непрерывный ряд, как в предыдущем случае, а составляют отдельные последовательности, каждая из которых может быть описана отдельной прямой. Подобное распределение может быть описано прерывистой или ступенчатой функцией. Геометрически, такая структура выражается как последовательность расположенных один над другим кольцевых рядов мидий.

3.4. Типы агрегаций мидии и их классификация. В исследованных поселениях выделено пять вариантов строения агрегаций мидии: спиральные

щетки и друзы, розетковидные щетки, щетки мидий с линейным распределением моллюсков и агрегации мидий с винтовым или кольцевым типом распределения. Между рассмотренными разновидностями агрегаций существует определенное сходство, в первую очередь, с точки зрения особенностей распределения моллюсков.

В спиралевидных и розетковидных агрегациях распределение мидий может быть описано с помощью спирали или окружности. Моллюски располагаются друг за другом по линии следования витков кривой и большей частью ориентированы макушками к центру щетки или друзы. Обозначим такой тип строения агрегаций как ***спиральный.***

Для щеток мидий с линейным расположением моллюсков и агрегаций этих животных на искусственных субстратах характерна другая закономерность распределения особей. Мидии располагаются бок о бок, образуя достаточно длинные непрерывные ряды. Моллюски ориентированы практически вертикально. Такой тип строения агрегаций обозначим как ***линейный.***

Характер распределения мидий и его вариабельность, по мнению некоторых авторов, определяется особенностями конкретного биотопа (Frey et al., 1987). Тем не менее, в исследованных поселениях не отмечено зависимости типа строения агрегаций от характеристик субстрата (типа грунта) (табл. 1). Агрегации мидий со спиральным планом строения обнаружены как на илисто-песчаных грунтах, так и на скальных поверхностях. Агрегации линейного типа найдены на искусственных субстратах и на скальных поверхностях, хотя, и те, и другие, несмотря на имеющиеся специфические особенности, могут быть отнесены к твердым субстратам. Рассматривая взаимосвязь типа строения исследованных агрегаций с топологическими характеристиками субстрата можно отметить, что агрегации, организованные по типу спирали характерны только для плоскости. Тогда как агрегации линейного типа встречаются как на плоских, так и на цилиндрических поверхностях (табл. 1). Важной оказывается ориентация субстрата в пространстве. Агрегации спирального типа приурочены только к горизонтальным субстратам. Агрегации,

организованные по линейному принципу найдены только на вертикальных поверхностях (табл. 1).

Таким образом, на основании характера распределения моллюсков, можно выделить два основных типа строения агрегаций мидии. В первом типе агрегаций мидии располагаются по спиралеобразной кривой. Агрегации со спиральным типом строения характерны только для плоских горизонтальных поверхностей.

Таблица 1. Взаимосвязь особенностей строения агрегаций с характеристиками биотопа.

Разновидности агрегаций	Тип строения	Субстрат	Тип поверхности	Ориентация поверхности
Спиральная друза	спиральный	илисто-песчаный грунт	плоскость	горизонтальная
Спиральная щетка	спиральный	скальная поверхность	плоскость	горизонтальная
Розетковидная щетка	спиральный	скальная поверхность	плоскость	горизонтальная
Линейная щетка	линейный	скальная поверхность	плоскость	вертикальная
Винтовая	линейный	искусственный субстрат	цилиндр	вертикальная
Кольцевая	линейный	искусственный субстрат	цилиндр	вертикальная

Для второго, линейного, типа агрегаций характерно распределение мидий в виде последовательных рядов. Такие агрегации обнаружены только на вертикальных плоских или цилиндрических поверхностях – скальных стенках, боковых поверхностях камней, искусственных субстратах (капроновый канат, свернутая в жгут дель).

Глава 4. Динамика формирования друз мидий в лабораторных условиях

4.1. Размерно-функциональные типы друз. Размер формирующихся в ходе экспериментов друз варьировал от двух особей до нескольких десятков моллюсков. На основании предварительных наблюдений было выделено четыре размерно-функциональных типов распределения животных: одиночные мидии, первичные (1-го порядка) агрегации из двух – трех моллюсков, вто-

ричные (2-го порядка) неструктурированные агрегации, состоящие из 4-7 особей и третичные (3-го порядка) агрегации из 8 и более моллюсков.

4.2. Преемственность друз и скорости их образования. Между описанными типами друз существует преемственность. Одиночные мидии объединяются в первичную агрегацию. Далее она может расти, включая в себя и новых особей, и переходить в агрегации более высокого порядка. При низких плотностях посадки мидий время, необходимое для образования друз, тем больше, чем крупнее агрегация. Однако при достижении плотности посадки 1000 экз./м^2 друзы любого порядка образуются в течение нескольких минут.

Агрегации могут расти, разрушаться или находиться в стабильном состоянии. Наименее стабильными являются друзы 1-го порядка, а наиболее стабильными – 3-го. Разрушение друз 1-го и 2-го порядков наблюдалось во всем диапазоне исследованных плотностей посадки мидий, тогда как агрегации 3-го порядка при высокой плотности не распадались.

Когда большая часть мидий прекращает свои перемещения и изменений в распределении особей не происходит, можно считать, что система стабилизировалась, а полученная картина является конечным результатом эксперимента. Ниже будут рассмотрены именно конечные результаты процесса формирования агрегаций.

4.3. Влияние плотности посадки моллюсков на количество образовавшихся друз и число агрегированных мидий. Зависимость между числом друз и плотностью посадки мидий такова, что число друз линейно растет до плотности 1000 экз./м^2, а далее выходит на плато. Аналогичная картина наблюдается и с числом агрегированных мидий. Таким образом, плотность поселения 1000 экз./м^2 можно рассматривать как пороговую, выше которой ни увеличения доли агрегированных мидий, ни относительного числа друз не происходит.

4.4. Соотношение типов образовавшихся друз в зависимости от плотности посадки мидий. С увеличением плотности посадки мидий доля первичных агрегаций среди образовавшихся имеет тенденцию снижаться, тогда как доля агрегаций 3-го порядка возрастает (рис. 2). Одновременно уменьша-

ется доля вторичных агрегаций. Данный процесс не монотонный, а имеет значительные флуктуации. При плотностях 200, 400 и 1000 экз./м^2 преобладают агрегации 1-го порядка, тогда как при плотностях 300, 700 и 1300 экз./м^2 преимущественно образуются стабильные агрегации 2-го и 3-го порядков (рис. 2). При высоких плотностях доля агрегаций 1-го и 2-го порядков становится невелика, и в основном формируются друзы 3-го порядка. Следует также заметить, что увеличение доли третичных агрегаций происходит не только за счет снижения числа агрегаций более низкого порядка, но и за счет уменьшения числа одиночных мидий (рис. 2 *Б*).

4.5. Изменения доли агрегированных особей и доли друз разного размера при длительной экспозиции. Как показали данные долговременных экспериментов, в течение времени экспозиции, доля агрегированных особей варьирует незначительно. Однако соотношение агрегаций разного порядка может изменяться за счет частичного разрушения крупных друз.

4.6. Стратегии колонизации субстрата. Полученные результаты позволяют предположить существование трех основных стратегий* колонизации субстрата мидиями. Реализация той или иной стратегии определяется плотностью образующегося поселения.

1. Количество мидий значительно меньше необходимого для того, чтобы друзы покрыли всю предоставленную мидиям площадь. В этом случае наблюдается образование большого количества центров агрегации (одиночных мидий и друз 1-го порядка). Агрегации более высокого порядка не развиваются из-за низкой плотности поселения моллюсков. Эту стратегию можно назвать ***стратегией захвата максимальной площади***. Она, по-видимому, дает преимущество мидиям в конкурентной борьбе с другими седентарными организмами и «рассчитана» на последующее пополнение мидиями данного поселения.

* Термин «стратегия» в данной работе используется для обозначения модели поведения, направленного на оптимальное при исходных условиях использование свободного пространства.

Рис. 2. Соотношения между агрегациями разного порядка в зависимости от плотности посадки мидий: *А* – доля друз разного порядка от общего числа друз; *Б* – доля мидий, вошедших в агрегации разного порядка, от общего числа мидий; *а* – первичные агрегации, *б* – вторичные агрегации, *в* – третичные агрегации, *г* – одиночные мидии. По оси *ОХ* – плотность посадки моллюсков, экз/м^2.

2. Количества мидий достаточно для того, чтобы образовавшиеся агрегации заняли всю предоставленную площадь. Сначала образуется большое число агрегаций 1-го порядка, которые затем укрупняются, в том числе за счет разрушения части первичных агрегаций. Число крупных друз со временем увеличивается, тогда как количество первичных агрегаций постепенно снижается. Эту стратегию можно определить как ***стратегию растущих друз***. Ее

можно рассматривать как следующий этап развития поселения мидий после захвата ими поверхности.

3. Количество моллюсков заведомо превышает число, необходимое для того, чтобы друзы мидий заняли всю предоставленную им площадь. Изначально поселение мидий представляет собой неструктурированное скопление особей. Впоследствии из него вычленяются отдельные агрегации, которые быстро развиваются. Уже в течение первых минут появляются друзы 3-го порядка. Число первичных агрегаций сравнительно невелико, и они в большинстве своем поглощаются более крупными друзами. Такая модель поведения была названа ***стратегией матрикса***.

Конкретные механизмы, управляющие процессом формирования мидиевых поселений, в настоящее время остаются малоизученными. Существуют две гипотезы о природе возможных механизмов, отвечающих за формирование друз мидий.

Ряд исследователей рассматривает формирование агрегаций как результат комплекса направленных поведенческих реакций. Предполагается, что поиск мидиями других особей или уже существующих скоплений осуществляется с помощью хемотаксиса (de Vooys, 2003; Erlandsson et al., 2008).

С другой стороны, высокая вариабельность процесса агрегации и отсутствие направленности в перемещениях мидий позволяют рассматривать агрегацию как случайный процесс (Senawong, 1970; Uryu et al., 1996). С этой точки зрения образование агрегаций можно считать совокупностью случайных перемещений моллюсков.

В пользу данного механизма могут также свидетельствовать представленные в работе данные о зависимости динамики процесса агрегации от плотности посадки моллюсков. Однако обращает на себя внимание тот факт, что при возрастании плотности посадки мидий происходит не последовательная смена, а чередование стратегий колонизации субстрата. Само существование различных стратегий колонизации субстрата и чередование этих стратегий не позволяют считать процесс формирования друз ис-

ключительно стохастическим процессом. Можно предположить существование у мидий нескольких программ поведения, реализация которых определяется действием внешних факторов.

Несмотря на данные о способности мидий на расстоянии различать скопления особей своего вида (de Vooys, 2003), есть основания считать, что ключевую роль хемотаксис играет только на заключительных этапах агрегации, когда расстояние до объекта не превышает нескольких сантиметров (Maas Geesteranus, 1942; Côté, Jelnicar, 1999; Халаман, Лезин, 2008). С этих позиций можно рассматривать процесс агрегации как комплексный, состоящий из двух стадий. В первой из них мидии демонстрируют ненаправленное поисковое движение, характер и результаты которого могут определяться вероятностными законами. Это подтверждается линейным характером зависимости таких параметров как количество друз, доля агрегированных особей, время первого появления агрегаций от стартовой плотности поселения. На второй стадии происходит собственно активный выбор животными места для окончательного прикрепления с помощью тигмо- и хемотаксиса. При выборе места, мидии способны неоднократно прикрепляться, затем обрывать биссус и перемещаться на новое место (Lesin et al, 2006). Этой фазе процесса соответствуют заметные колебания численности друз и агрегированных моллюсков, отмеченные в первые часы агрегации.

Глава 5. Влияние агрегированности на температуру мантийной жидкости мидий, обитающих на литорали

В процессе исследований была измерена температура мантийной жидкости 144 мидий с илисто-песчаной литорали и скальных поверхностей в районе Иванов-наволока. Измерения проводились в фазу полного отлива, в солнечную безветренную погоду Полученные результаты демонстрируют широкую вариабельность значений температуры мантийной жидкости мидий. В отдельных случаях размах варьирования этого показателя достигает 10-18°С (табл. 2).

Таблица 2. Средняя, максимальная и минимальная температура (С°) мантийной жидкости агрегированных и одиночных мидий на скальной и илисто-песчаной литорали.

	Агрегированные особи	Одиночные особи
	Скала	
Средняя температура	28.0 ± 0.8	33.4 ± 1.0
Максимальная температура	34.0	43.0
Минимальная температура	24.5	30.4
Объем выборки, экз.	40	34
	Заиленный песок	
Средняя температура	26.4 ± 0.9	26.6 ± 1.2
Максимальная температура	33.7	30.2
Минимальная температура	20.9	21.9
Объем выборки, экз.	42	28

На скальных поверхностях литорали обнаружены различия в степени нагрева одиночных и агрегированных особей ($t = 5.43$, $p < 0.05$). Разница в температуре мантийной жидкости агрегированных и одиночных мидий, составляла, в среднем 5-6 градусов (табл. 2). При этом наиболее высокая температура отмечена у одиночных особей. Кроме того, измерения температуры мантийной жидкости агрегированных моллюсков показали неравномерность нагрева мидий в пределах отдельных друз. В поселениях мидий на скальной поверхности среднее значение температуры мантийной жидкости моллюсков в центре друз было равно 26.5±0.8°С, тогда как на периферии агрегаций значения температуры мантийной жидкости составляли, в среднем 29.4±0.7°С (рис. 3А).

На илисто-песчаной литорали, в отличие от скальных поверхностей, не отмечено различий температуры агрегированных и одиночных мидий ($t = 0.13$, $p = 0.44$) (табл. 2), что может быть следствием высокой обводненности субстрата. Однако в этом биотопе отмечается более сложный характер распределения температурных градиентов внутри друз, связанный с их конструктивными особенностями. Как и в друзах на скальных поверхностях в агрегациях мидий на мягких грунтах наблюдаются различия в температуре мидий, расположенных на периферии и в центре агрегаций ($t = 3.73$, $p < 0.05$) (рис. 3А).

Кроме того, у животных, находящихся в нижнем ярусе друз, отмечены более низкие температуры мантийной жидкости, чем у особей, расположенных в верхнем ярусе ($t = 4.13$, $p < 0.05$) (рис. 3Б).

Рис. 3. Средняя температура мантийной жидкости мидий из разных частей друз на поверхности скал (А) и илисто-песчаной литорали (Б). *а* – в центре друз, *б* – на периферии, *в* – в верхнем ярусе, *г* – в нижнем ярусе. По оси OY – температура, С°

Формирование агрегаций у митилид обычно рассматривается как адаптация этих моллюсков к целому ряду факторов внешней среды: к волновому и ледовому воздействию, прессу хищников или конкурентов (Кутищев, 1976; Селин, 1981; Witman, Suchanek, 1984; Bertness, Grosholz, 1985; Okamura, 1986). В исследованных поселениях на скальных поверхностях, мидии, находящиеся в центре агрегаций, нагревались в период отлива в среднем до 25.4±1°С. Тогда как средняя температура одиночных особей на поверхности скалы составляла 33.4±1°С. Наблюдаемые различия в температуре мантийной жидкости одиночных и агрегированных мидий позволяют говорить о том, что образование

друз позволяет моллюскам поддерживать более низкую температуру тела и избегать температурного стресса в период отлива.

Выводы

1) Выявлены и описаны пять вариантов организации агрегаций *Mytilus edulis*: агрегации со спиральным типом распределения, розетковидные щетки, щетки с линейным типом распределения, агрегации на цилиндрических субстратах с винтовым типом распределения и агрегации на цилиндрических субстратах с кольцевым типом распределения
2) Все разнообразие выделенных вариантов агрегаций можно разделить на два типа по характеру распределения и ориентации моллюсков. К первому типу относятся агрегации, в которых моллюски следуют друг за другом, образуя фигуру класса спиралей. Ко второму типу относятся агрегации, в которых моллюски следуют друг за другом, образуя непрерывные прямые ряды.
3) Тип организации агрегаций не зависит от характера грунта и особенностей биотопа и определяется только ориентацией субстрата.
4) При образовании агрегаций у одноразмерных мидий количество друз, доля агрегированных особей, время первого появления агрегаций линейно зависят от плотности посадки моллюсков. Соотношение агрегаций разного размера и динамика их формирования изменяются скачкообразно при возрастании плотности посадки.
5) Выделено три основные стратегии колонизации субстрата мидиями: стратегия захвата максимальной площади, стратегия растущих друз и стратегия матрикса.
6) В литоральных поселениях мидий на скальных поверхностях образование агрегаций имеет адаптивное значение для снижения температуры тела в период отлива.

Список основных работ по теме диссертации:

- в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Кулаковский Э.Е., Лезин П.А. Влияние морской звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteriidae) на жизнедеятельность двустворчатого моллюска - мидии (*Mytilus edulis*) (Mytilida, Mytilidae) // Зоол. Журн. 1999. Т. 78, № 5. С. 596-600.
2. Kulakowski E.E., Arakelova K.S., Lesin P.A. Physiological response of blue mussel *Mytilus edulis* L. to the distant threat of sea star *Asterias rubens* L. // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2001. Vol. 289. P. 117-124.
3. Халаман В.В., Лезин П.А. Закономерности формирования друз мидий (*Mytilus edulis*) в условиях эксперимента // Зоол. Журн. 2004. Т. 83, № 4. С. 395-401.
4. Lesin P.A., Khalaman V.V., Flyachinskaya L.P. Heterogeneity of the byssal threads in *Mytilus edulis* L. on different stages of attachment // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2006. Vol. 310. P. 107-112.
5. Лезин П.А. Пространственная организация друз беломорской мидии (*Mytilus edulis*) // Зоол. Журн. 2007. Т. 86, № 2. С. 163-166.
6. Лезин П.А., Халаман В.В. Скорость биссусобразования у беломорской мидии *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) в присутствии метаболитов некоторых гидробионтов // Биол. Моря. 2007. Т. 33, № 1. С. 62-64.
7. Халаман В.В., Лезин П.А., Галицкая А.Д. Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых гидробионтов на биссусообразование беломорских мидий *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) // Биол. Моря. 2008. Т. 34, № 2. С. 96-102.

- в других изданиях:

1. Лезин П.А. Структура агрегаций беломорской мидии *Mytilus edulis* L. // Матер. VII межд. конф. «Проблемы изучения, рац. использов. и охраны прир. ресурсов Белого моря». СПб. 1998. С. 97-98.

2. Лезин П.А. Варианты пространственной организации друз *Mytilus edulis* L. // XI конф. «Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежноводных экосистем», тез. докл. Борок. 1999. С. 54-56.
3. Лезин П.А. Индивидуальные особенности аггрегативного поведения беломорской мидии *Mytilus edulis* L. // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера, тез. докл. Петрозаводск. 1999. С. 242-243.
4. Лезин П.А. Механизмы термальной адаптации беломорской мидии // Матер. V науч. конф. Беломорской биологической станции МГУ, сборник статей. М. 2001. С. 40-41.
5. Примаков И.М., Лезин П.А., Иванов М.В., Кулаковский Э.Е. Пути оптимизации марикультуры мидий в Белом море. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 72 с.
6. Халаман В.В., Лезин П.А. Мидии против асцидий // Матер. науч. конф., посвященной 70-летию Беломорской Биологической станции МГУ, сборник статей. М.: "Гриф и К". 2008. С. 130-134.

Подписано в печать: 22-09-2009

Тираж: 100 экз.

Заказ № 1211

Отпечатано в цифровой типографии ART-XPRESS

199155, Санкт-Петербург, ул. Уральская, д. 17

тел.: 331-33-22

www.art-xpress.ru