

ЗООЛОГИЯ

УДК: 574.587:591.524(26)

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

**РОЛЬ МИДИЕВЫХ ДРУЗ В СТРУКТУРИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ
ИЛИСТО-ПЕСЧАНЫХ ПЛЯЖЕЙ.
I. СОСТАВ СООБЩЕСТВА, СВЯЗАННОГО С ДРУЗАМИ,
НА БЕЛОМОРСКОЙ ЛИТОРАЛИ**

Введение. Разный пространственный масштаб описания биоценотического покрова дает разную информацию о структуре сообществ бентоса. При исследовании больших акваторий в один анализ обычно включают пробы, разнесенные на километры, что позволяет выявить структурирующую роль абиотических факторов соизмеримого масштаба действия [25]. При более же детальном описании небольших участков морского дна (в масштабах нескольких метров) биоценотический покров выглядит как совокупность относительно дискретных пятен [14, 23]. Часто такая микропространственная структура возникает вследствие локального воздействия со стороны организмов-эдификаторов. Скопления трубкостроителей [16, 26], фильтраторов [15, 24] или морских трав [18] формируют в местах образования совершенно особые группировки организмов, резко отличающиеся от тех, что представлены в окружающем пространстве.

К числу мощных эдификаторов, формирующих биогенные островки, относятся и мидии (*Mytilus edulis* L. и некоторые систематически близкие формы). В настоящее время детально изучена роль этих моллюсков в образовании сообществ на скальной литорали (см: [22]) и на разных видах плантаций: подвесных [5] и донных [7]. Благодаря этим исследованиям были выявлены основные механизмы формирования мидиями биогенной среды: отфильтровывание из толщи воды органических частиц и личинок видов с планктонным развитием (в том числе собственных) [17]; накопление органических остатков в подлежащем грунте [2, 19]; предоставление твердого субстрата для эпибионтов [22]; формирование полостей и каверн, пригодных в качестве укрытий [11]; обездвиживание биссусными нитями некоторых видов моллюсков [12, 20].

Несмотря на высокую степень изученности структуры сообществ мидий, некоторые типы таких систем исследованы слабо. К их числу относятся сообщества естественных агрегаций *M. edulis* на мягких грунтах литорали. В настоящее время эти сообщества интенсивно изучаются в трех акваториях: море Вадден (Wadden Sea) на территории Голландии и Германии [6, 13], на побережье штата Мэн в США [9, 10] и на литорали Белого моря [3, 4].

Исследование распределения макробентоса в беломорских поселениях мидий и вблизи от них [1, 3, 4] позволило предположить, что мидии создают своеобразную биогенную среду. Это приводит к повторению в разных акваториях более или менее

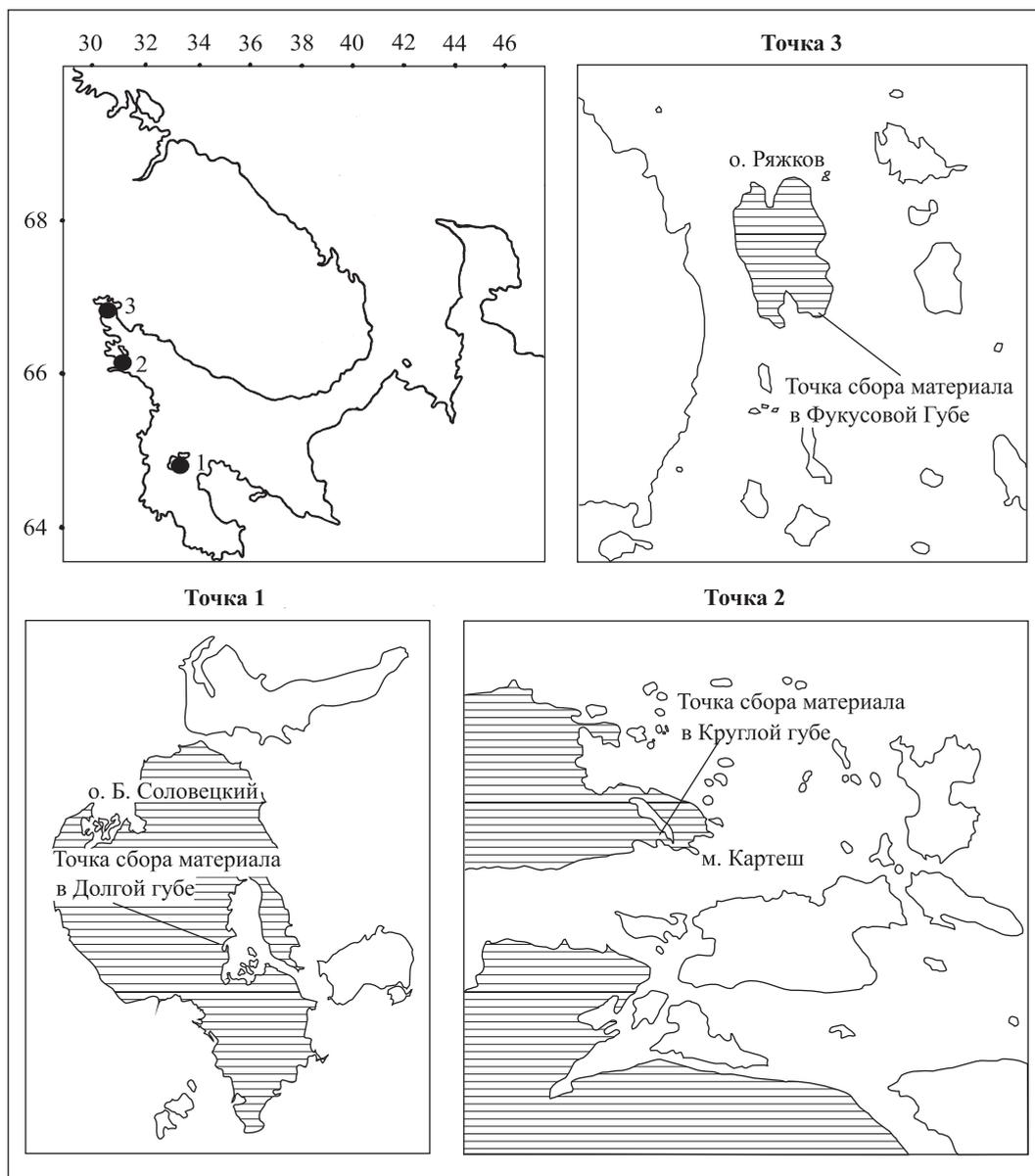


Рис. 1. Расположение точек сбора материала.

однотипных композиций организмов. В данной работе мы попытались проверить эту гипотезу на основе строгого количественного анализа. Мы искали ответы на следующие вопросы:

1. Как соотносится варьирование бентосного населения на расстояниях многих километров, где население находится в заведомо разных условиях, и в масштабах нескольких метров при наличии и отсутствии агрегированных в друзы мидий?
2. Существуют ли представители макробентоса, заселяющие литоральные друзы мидий или, напротив, избегающие их вне зависимости от акватории?

Материал и методика исследования. Материал был собран в трех акваториях, расположенных в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря (рис. 1).

Первая точка расположена в Долгой губе, глубоко вдающемся в о. Б. Соловецкий залив с сильно изрезанной береговой линией. Обилие шхер при небольшом зеркале открытой воды, вероятно, приводит здесь к снижению роли штормового воздействия на литоральные сообщества. Вторая точка находится в Круглой губе, небольшом заливе вблизи мыса Каргеш, губа Чула, открытым для штормового воздействия при сильных южных и юго-восточных ветрах. Третья точка расположена в Фукусовой губе о-ва Ряжкова, открытом заливе, широкой дугой вдающемся в береговую линию (Северный архипелаг, территория Кандалакшского заповедника). При южном ветре эта акватория может испытывать значительное штормовое воздействие. Во всех акваториях грунт был представлен песком с примесью ила.

В каждой точке были найдены такие участки литорали, на которых на илисто-песчаном пляже были сосредоточены мидиевые друзы, расположенные на расстояниях от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров друг от друга. Материал собирали во время отлива по следующей схеме. Выбранную случайным образом друзу мидий отделяли от грунта и помещали в отдельный полиэтиленовый пакет. С места, с которого снимали друзу, немедленно брали грунт пробоотборником площадью 55 см². Эта проба помещалась в отдельный пакет. Тем же пробоотборником был отобран грунт в пространстве между друзами на удалении не менее 50 см от ближайшей друзы.

Все пробы промыты через сито с размером ячеек 0,5 мм. Обнаруженные организмы определены до минимально возможного таксономического уровня (как правило, видового) и подсчитаны.

Перед исследованием друзы измеряли вдоль и поперек направления, в котором они были более всего вытянуты. На основе этих измерений оценивали занимаемую агрегацией площадь, принимая ее форму за эллипс с равными измеренным параметрам диаметрами. Такая оценка позволила пересчитать обилие организмов, найденных в друзе, на стандартную площадь 55 см². После этого обилия организмов в друзе были суммированы с таковыми в пробе, взятой под друзой. В дальнейшем мы будем обозначать такие объединенные пробы как «Друзы», а пробы, взятые в пространстве между агрегациями мидий,— как «Грунт». Общая характеристика материала приведена в табл. 1.

Для дальнейших статистических анализов была использована матрица численностей видов в пробах. Во всех анализах рассматривались два фактора, разделяющих пробы на совокупности. Первый фактор (далее «Регион») разбивал пробы на совокупности в соответствии с акваторией, второй фактор (далее «Мидии») — в соответствии с микробиотопом, где брали пробу (друза или грунт).

Ординация проб выполнена путем многомерного шкалирования (nMDS) на основе матрицы индексов различия Брея–Кетиса (перед вычислением индексов исходные данные по обилию преобразовывались путем извлечения корня четвертой степени). Сравнение совокупностей проб по обилию видов осуществляли с помощью двухфакторной и однофакторной процедуры ANOSIM [8]. Описанные выше анализы выполнены в пакете PRIMER 5.0.

Таблица 1
Количество проб, взятых в разных акваториях

Акватория	Год	Количество проб на друзах	Количество проб на грунте
Долгая губа	1993	12	12
	1994	11	10
	1995	13	9
	1996	12	10
	1997	15	10
	1998	10	10
	1999	10	10
	2000	10	9
Круглая губа	1993	12	11
	1994	14	14
Фукусовая губа	1994	5	—
	1995	7	—
ВСЕГО		141	115

Попарное сравнение численности отдельных видов в пробах из друз и грунта в каждой точке проводилось с использованием критерия Манна–Уитни [21].

Чтобы выявить влияние факторов «Регион» (фиксированный) и «Мидии» (фиксированный) на численность отдельных видов, мы использовали двухфакторный дисперсионный анализ (модель III). Для проверки гомогенности дисперсий предварительно был использован тест Кохрана [21]. В тех случаях, когда он выявлял гетерогенность, производилось преобразование исходных данных путем извлечения корня четвертой степени или логарифмирования. Если эти преобразования не позволяли достичь соответствия с условиями применимости дисперсионного анализа, то для оценки воздействия каждого из факторов мы использовали непараметрический критерий Крускала–Уоллеса [21]. Эти анализы были проведены с использованием пакета Statistica for Windows 7.0.

Результаты исследования и их обсуждение. Ординация (рис. 2) отражает четкую сегрегацию проб, взятых на друзах и на окружающем грунте. Вместе с тем, хорошо читается и разделение на группы в соответствии с фактором «Регион».

Применение двухфакторной процедуры ANOSIM показало, что оба изученных фактора достоверно влияют на разбиение проб ($p < 0,01$). Значения показателя дифференцированности выборок (R) по обоим изученным факторам оказались достаточно близкими: для фактора «Мидии» $R = 0,614$, для фактора «Регион» $R = 0,782$. Это означает, что степень различия проб, взятых на друзах и на грунте приблизительно такая же, как степень различия между комплексами сообществ из разных акваторий.

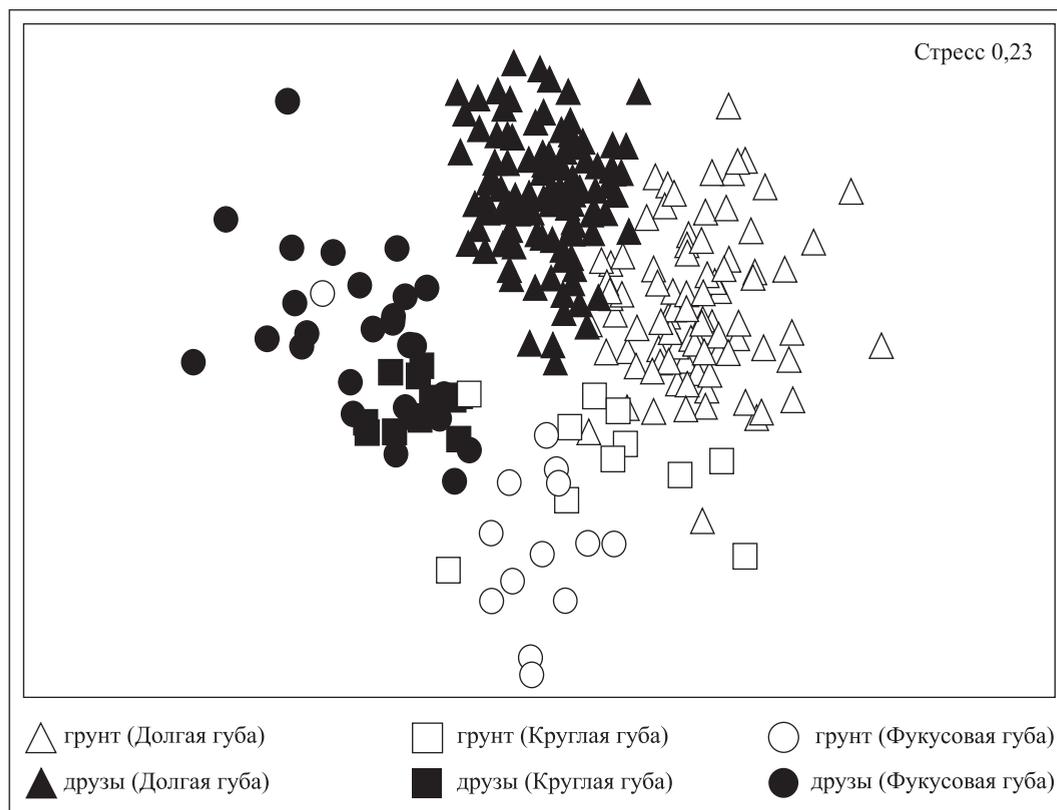


Рис. 2. Ординация проб в осях многомерного шкалирования (nMDS).

Поскольку значения абиотических факторов не учитывались, нет возможности точно определить, в чем именно заключается различие условий в разных регионах (по-видимому, главными из них оказываются прибойность или состав грунта). Однако можно утверждать, что степень различия населения в масштабах нескольких сантиметров или метров (в контрастных микробиотопах) сопоставима со степенью варьирования структуры сообществ в масштабах сотен километров. Биотическое воздействие мидиевых агрегаций, таким образом, оказывает влияние не меньшее, чем предполагаемое воздействие крупномасштабных абиотических факторов.

Применение однофакторной процедуры ANOSIM показало, что фактор «Регион» оказывает несколько большее влияние на сообщества друз ($R=0,879$, $p<0,01$), чем на сообщества грунта ($R=0,667$, $p<0,01$) (т. е. население друз варьирует от одной акватории к другой немного сильнее, чем население окружающего грунта). Следовательно, население друз изменчиво, и нет строгих оснований для утверждения о том, что существует некоторое четко выраженное сообщество, неизменно воспроизводящееся в разных акваториях. Можно предположить, что существует некоторая инвариантная и вариативная часть этого сообщества. Для поиска видов, которые входят в каждую из этих частей мы проанализировали реакцию обилия отдельных видов на два изученных фактора.

Всего во всех пробах было отмечено 48 таксонов макробентосных животных (табл. 2). Десять из них встречены лишь единично и, поэтому, из рассмотрения исключены.

В табл. 3 приведены результаты анализа влияния изучаемых факторов на обилие отдельных таксонов. Полученные данные позволяют разделить последние на пять групп.

К первой группе мы отнесли те формы, обилие которых не обнаруживает значимой зависимости от изучаемых факторов. В их число попали: *Castalia (Nereimyra) punctata*, *Fabricia sabella*, *Pectinaria koreni*, *Scalibregma inflatum*, *Pontoporeia femorata*, Chironomidae gen. sp. (не относящиеся к виду *Cricotopus vitripennis*), *Macoma calcarea* и *Corophium bonelli*.

Вторая группа — это организмы, обилие которых достоверно зависит только от фактора «Регион», влияние же мидиевых друз на них не выявлено. Сюда относятся: приапюлиды *Priapulius caudatus*, полихеты *Pholoe minuta*, *Heteromastus filiformis*, *Chaetozone setosa*, *Eteone longa*, *Pygospio elegans*, олигохеты (не относящиеся к виду *Tubificoides benedeni*) и двустворчатые моллюски *Mya arenaria* и *Macoma balthica*.

Третью группу формируют таксоны, обилие которых слабо зависит от региона, но сильно связано с влиянием фактора «Мидии». Из их числа немуртины, полихеты *Capitella capitata* и морские звезды *Asterias rubens* показывают большее обилие в друзах (см. табл. 3), чем в грунте. Бокоплавы *Monoculodes* sp. демонстрируют обратную зависимость — их обилие во всех акваториях выше в грунте.

Четвертую группу составляют формы, для которых влияние обоих факторов оказалось значимым, но взаимодействия факторов выявлено не было. Такой паттерн влияния факторов означает, что от места к месту обилие этих видов колеблется в значительных пределах, но реакция на присутствие мидий во всех акваториях одинакова. К данной группе мы отнесли олигохет *Tubificoides benedeni*, обилие которых во всех акваториях оказалось выше в друзах, нежели в грунте, и полихет *Scoloplos armiger*, демонстрирующих противоположный паттерн (см. табл. 3).

Поскольку непараметрический критерий Крускала–Уоллеса не позволяет анализировать влияние взаимодействия факторов, то из числа видов, для которых был проведен этот анализ, к четвертой группе мы отнесли те формы, обилие которых однонаправленно реагировало на присутствие мидий в разных акваториях. Более обильными в агрегациях мидий, нежели в грунте (см. табл. 3), были бокоплавы *Gammarus* sp.,

Таблица 2

Средняя плотность поселения (экз./55 см²) видов, отмеченных в пробах

Группа	Таксоны	Долгая губа		Круглая губа		Фукусовая губа	
		Грунт	Друзы	Грунт	Друзы	Грунт	Друзы
	<i>Bunodactis stella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
	<i>Halicryptus spinulosus</i>	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>Staurocephalus caecus</i>	0,00	0,004	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>Nereis virens</i>	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>Travisia forbesii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
	<i>Semibalanus balanoides</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11
	<i>Pseudolibrotus litoralis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00
	<i>Calliopius laevisculus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86
	<i>Epheria vincta</i>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>Opistobranchia</i>	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
1	<i>Castalia punctata</i>	0,04	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
1	<i>Fabricia sabella</i>	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
1	<i>Pectinaria koreni</i>	0,04	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
1	<i>Scalibregma inflatum</i>	0,01	0,01	0,00	0,00	0,07	0,00
1	<i>Pontoporeia femorata</i>	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
1	<i>Corophium bonelli</i>	0,09	0,02	2,64	0,08	0,07	0,00
1	Chironomidae gen. sp.	0,17	0,12	0,00	0,00	0,00	1,62
1	<i>Macoma calcarea</i>	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,08
2	<i>Priapulus caudatus</i>	0,13	0,39	0,00	0,00	0,00	0,04
2	<i>Pholoe minuta</i>	0,12	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00
2	<i>Eteone longa</i>	0,06	0,04	0,00	0,00	0,36	0,15
2	<i>Heteromastus filiformis</i>	2,58	3,86	0,00	0,00	0,00	0,00
2	<i>Pygospio elegans</i>	0,03	0,09	0,18	0,00	4,07	0,95
2	<i>Chaetozone setosa</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,23
2	Oligochaeta	0,00	0,00	3,00	43,02	7,50	4,93
2	<i>Macoma balthica</i>	8,56	8,25	3,00	5,43	1,57	1,99
2	<i>Mya arenaria</i>	0,07	0,03	0,82	5,45	0,79	0,54
3	<i>Nemertini</i>	0,76	11,80	0,45	13,85	0,93	18,22
3	<i>Capitella capitata</i>	0,28	0,50	0,45	5,42	0,14	1,00
3	<i>Monoculodes</i> sp.	0,49	0,04	0,09	0,00	0,14	0,00
3	<i>Asterias rubens</i>	0,00	0,03	0,00	0,27	0,00	0,00
4	<i>Scoloplos armiger</i>	1,33	0,89	2,45	1,00	3,50	2,20
4	<i>Tubificoides benedeni</i>	15,02	32,84	34,36	82,85	5,93	24,78
4	<i>Microspio theeli</i>	0,0111	0,0097	0,73	0,08	10,29	0,29
4	<i>Gammarus</i> sp.	0,01	0,03	0,00	6,65	0,07	7,68
4	<i>Cricotopus vitripennis</i>	0,01	0,58	7,18	86,16	1,64	79,72
4	<i>Littorina saxatilis</i>	0,03	0,51	0,45	10,75	0,00	9,46
4	<i>Littorina obtusata</i>	0,01	0,09	0,18	1,31	0,00	13,91
5	<i>Arenicola marina</i>	0,02	0,00	0,09	0,25	0,07	0,23
5	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,32	0,65	1,18	0,06	0,36	0,29
5	<i>Hydrobia ulvae</i>	48,68	38,13	131,73	196,21	25,93	12,77
5	<i>Onoba aculeus</i>	0,20	4,88	0,00	0,05	0,14	0,01
5	<i>Jaera</i> sp.	0,00	0,07	0,00	1,71	0,00	0,09
5	<i>Harmothoe imbricata</i>	0,03	2,97	0,00	0,00	0,00	0,90
5	<i>Testudinalia tessellata</i>	0,00	0,56	0,00	0,00	0,00	0,17
5	<i>Littorina littorea</i>	0,10	1,36	0,00	0,00	0,00	0,54
5	<i>Skeneopsis planorbis</i>	0,00	0,00	0,09	6,86	0,00	0,00
5	<i>Polydora quadrilobata</i>	3,16	2,37	0,00	0,00	70,93	24,30

Примечание. Приведены номера групп в соответствии с табл. 3. Полужирным шрифтом выделены достоверно более высокие средние в парах выборок друза–грунт (критерий Манна–Уитни).

Результаты анализа влияния факторов присутствия мидий и региона на численность отдельных видов в пробах

Группа	Виды	Факторы					
		Мидии (есть/нет, фикс.)		Регион (Кругл./Долг./Фукус., фикс.)		Взаимодействие факторов	
		Результаты дисперсионного анализа					
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
1	<i>Castalia punctata</i>	0,00	0,99	0,43	0,65	0,00	1,00
1	<i>Fabricia sabella</i>	0,21	0,64	0,33	0,72	1,08	0,34
1	<i>Pectinaria koreni</i>	0,15	0,70	0,84	0,43	0,26	0,77
1	<i>Scalibregma inflatum</i>	1,50	0,22	1,03	0,36	1,65	0,19
1	<i>Pontoporeia femorata</i>	0,00	0,95	1,28	0,28	0,01	0,99
1	Chironomidae gen. sp.	0,69	0,41	0,89	0,41	1,00	0,37
1	<i>Macoma calcarea</i>	0,99	0,32	0,20	0,82	0,20	0,82
2	<i>Priapulus caudatus</i>	0,83	0,36	6,27	<0,01	0,67	0,51
2	<i>Pholoe minuta</i>	0,14	0,71	4,10	0,02	0,24	0,78
2	<i>Heteromastus filiformis</i>	0,49	0,48	47,31	<0,01	0,85	0,43
2	<i>Chaetozone setosa</i>	0,01	0,94	16,89	<0,01	0,01	0,99
2	<i>Macoma balthica</i>	1,92	0,17	29,68	<0,01	2,85	0,06
3	Nemertini	155,52	<0,01	1,02	0,36	0,39	0,68
3	<i>Asterias rubens</i>	7,61	0,01	3,00	0,05	3,00	0,05
4	<i>Scoloplos armiger</i>	10,91	<0,01	11,01	<0,01	1,82	0,16
4	<i>Tubificoides benedeni</i>	20,48	<0,01	8,52	<0,01	0,59	0,56
5	<i>Arenicola marina</i>	6,75	0,01	11,63	<0,01	4,38	0,01
5	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	4,22	0,04	1,20	0,30	7,60	<0,01
5	<i>Polydora quadrilobata</i>	6,03	0,01	73,42	<0,01	7,58	<0,01
5	<i>Jaera</i> sp.	27,67	<0,01	10,67	<0,01	10,67	<0,01
5	<i>Testudinalia tessellata</i>	7,72	0,01	7,05	<0,01	7,05	<0,01
5	<i>Littorina littorea</i>	29,96	<0,01	17,10	<0,01	9,96	<0,01
5	<i>Skeneopsis planorbis</i>	102,98	<0,01	113,70	<0,01	81,89	<0,01
		Результаты непараметрического анализа (критерий Крускала–Уоллеса)					
		<i>H</i>	<i>p</i>	<i>H</i>	<i>p</i>		
1	<i>Corophium bonelli</i>	1,88	0,171	2,10	0,351		
2	<i>Eteone longa</i>	0,92	0,338	13,40	<0,01		
2	<i>Pygospio elegans</i>	0,66	0,418	46,22	<0,01		
2	Oligochaeta	1,07	0,301	138,88	<0,01		
2	<i>Mya arenaria</i>	0,95	0,330	82,63	<0,01		
3	<i>Capitella capitata</i>	4,81	0,028	0,37	0,832		
3	<i>Monoculodes</i> sp.	28,64	<0,01	3,53	0,171		
4	<i>Microspio theeli</i>	7,78	0,005	78,60	<0,01		
4	<i>Gammarus</i> sp.	17,27	<0,01	58,42	<0,01		
4	<i>Cricotopus vitripennis</i>	35,81	<0,01	113,64	<0,01		
4	<i>Littorina saxatilis</i>	63,93	<0,01	41,81	<0,01		
4	<i>Littorina obtusata</i>	15,85	<0,01	19,73	<0,01		
5	<i>Hydrobia ulvae</i>	9,41	<0,01	69,20	<0,01		
5	<i>Onoba aculeus</i>	69,72	<0,01	40,96	<0,01		
5	<i>Harmothoe imbricata</i>	109,76	<0,01	17,14	<0,01		
	Число степеней свободы	1		2		2	

Примечание. Виды объединены в пронумерованные группы по сходству результатов анализа. Фикс.— Фиксированный фактор, Кругл.— Круглая губа, Кандалякшский залив, Долг.— Долгая губа, Онежский залив, Фукус.— Фукусовая губа, Северный архипелаг Кандалякшского залива.

хириномиды *Cricotopus vitripennis* и гастроподы *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*. Больше обилие в грунте, нежели в друзах, демонстрировали полихеты *Microspio theeli*.

Пятую группу формируют те организмы, у которых было выявлено достоверное влияние не только факторов «Мидии» и/или «Регион», но также и их взаимодействия. Формально это означает, что обилие данного таксона в разных акваториях по-разному реагирует на присутствие мидий. Анализ средних (см. табл. 3) позволяет отнести к числу таких форм полихет *Arenicola marina* и *Phyllodoce groenlandica*. Из тех видов, для которых был проведен непараметрических анализ, к этой категории можно отнести гастропод *Hydrobia ulvae* и *Onoba aculeus*, которые в одних акваториях оказались более обильны в грунте, а в других — в друзах.

К последней группе мы относим таксоны, обилие которых реагирует на взаимодействие факторов лишь формально. Эти организмы в одних регионах очень многочисленны или вовсе отсутствуют, а стало быть реагируют на присутствие мидий не везде, а лишь там, где сами обильны. Из числа таких организмов, большее обилие в друзах, нежели в грунте, демонстрировали изоподы *Jaera* sp., полихеты *Harmothoe imbricata*, гастроподы *Littorina littorea*, *Testudinalia tessellata* и *Skeneopsis planorbis*. Полихеты *Polydora quadrilobata*, напротив, были более многочисленны в окружающем грунте.

В данной части работы авторы воздержатся от обсуждения механизмов влияния мидий на сообщества илисто-песчаных пляжей, которое уместно во второй части работы (см. далее в этом номере журнала), где приведены результаты экспериментов. Здесь лишь обратим внимание, что устойчивая связь с присутствием мидий была отмечена только для немногих форм. К поселениям мидий отчетливо тяготели только немертины, олигохеты *Tubificoides benedeni*, полихеты *Capitella capitata*, бокоплав *Gammarus* sp., личинки хирономид *Cricotopus vitripennis*, гастроподы *Littorina* spp. и морские звезды *Asterias rubens*. Постоянство реакции на присутствие мидий позволяет рассматривать данные виды как наиболее типичные для сообщества, связанного с друзами; его инвариантную в масштабе Белого моря часть.

Вариативную часть сообщества составляют виды, которые либо заселяют мидиевые агрегации от случая к случаю, либо на обилии которых присутствие мидий не сказывается или сказывается по-разному в зависимости от конкретных условий. К числу таких форм относятся двустворчатые моллюски *Macoma balthica*, многочисленные во всех акваториях, при том, что их обилие не зависит от присутствия мидий. Неоднозначную реакцию на присутствие мидий демонстрировали одни из самых многочисленных животных — улитки *Hydrobia ulvae*. В двух акваториях этот вид был менее обилен в друзах, чем в грунте, в третьей же реакция была противоположной. Влияние мидий здесь нельзя охарактеризовать в терминах «благоприятное — неблагоприятное», так как оно зависит от условий, характер которых пока непонятен.

Наряду с видами, предпочитающими мидиевые друзы, существует и ряд форм, стабильно их избегающих (при условии обилия данных организмов в акватории). К ним относятся бокоплав *Monoculodes* sp., некоторые полихеты из семейства Spionidae (*Microspio theeli*, *Polydora quadrilobata*) и *Scoloplos armiger*.

Таким образом, гипотеза, сформулированная во введении, получает лишь частичное подтверждение. Действительно, существует группа организмов, присутствующая в мидиевых друзах повсеместно. Число этих форм невелико. Также невелико и число форм с устойчивой негативной реакцией на присутствие мидий. Однако многие из этих гипотетически зависящих от мидий организмов зачастую оказываются доминантами на илисто-песчаных пляжах Белого моря. Структурирующая роль агрегаций мидий оказывается, таким образом, достаточно велика. Какие именно воздействия

со стороны мидий оказываются благоприятными для одних видов и неблагоприятными для других, и чем характеризуются те виды, которые индифферентны к присутствию мидий, можно ответить, только проведя экспериментальные исследования. Этому посвящена вторая часть нашей работы.

Выводы. 1. Влияние агрегаций мидий на структуру сообщества илисто-песчаного пляжа по своей силе сопоставимо с влиянием абиотических факторов, варьирующих в масштабе сотен километров. **2.** Лишь небольшое количество видов, населяющих литоральные пляжи, однозначно реагирует на присутствие мидиевых друз. К друзьям устойчиво тяготеют немертины, *Tubificoides benedeni*, *Capitella capitata*, *Gammarus* sp., *Cricotopus vitripennis*, *Littorina* spp. и *Asterias rubens*. Друзы избегают *Monocolodes* sp., *Microspio theeli*, *Polydora quadrilobata* и *Scoloplos armiger*. К числу массовых видов, не реагирующих однозначно на присутствие мидий, относятся *Macoma balthica* и *Hydrobia ulvae*.

* * *

Все приведенные в работе материалы не могли бы быть получены без огромной работы, проведенной членами Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ.

Большое содействие при проведении полевых работ нам оказали сотрудники Соловецкого музея-заповедника и Беломорского социально-экологического центра. Особую благодарность хотелось бы выразить сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника за всестороннюю помощь и поддержку при проведении полевых работ.

Summary.

V. M. Khaitov, A. V. Artemyeva, A. E. Gornyykh, O. G. Zhizhina, E. L. Yakovis. The role of mussel patches in structuring of soft-bottom intertidal communities. 1. Structure of community associated with mussel patches on the White Sea littoral.

We sampled mussel patches and the neighboring unstructured sediment at three intertidal sites in the White Sea: the Dolgaya bay (the Solovetsky island), the Kruglaya inlet (the Keretsky archipelago) and the Fucusovaya inlet (the Ryashkov island, the Nothern archipelago, the Kandalaksha bay). Species abundance and the composition analysis indicated that the small-scale (~50 cm) effect of mussels was as high as the large-scale (~100–200 km) effect of the sampling site. Species positively and negatively associated with mussel patches and the unstructured sediment are listed as well as those not affected by mussel presence.

Литература

1. *Артемьева А. В., Хайтов В. М.* Структура и динамика сообществ, связанных с мидиевыми щетками на литорали Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (материалы докладов). СПб., 1995. С. 76–78. 2. *Иванов М. В., Чивилев С. М.* Выделение, растворение и утилизация органических веществ при промышленном выращивании мидий // Материалы IV научного семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». СПб., 2002. С. 98–114. 3. *Хайтов В. М., Артемьева А. В., Фокин М. В., Яковис Е. Л.* Структурно-динамическая организация консорциев друз *Mytilus edulis* на литорали губы Долгой острова Большого Соловецкого. Ч. II. Структура и динамика сообщества, связанного с друзьями // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2002. Вып. 4 (№ 27). С. 18–29. 4. *Хайтов В. М., Николаева А. М.* Структура сообществ мидиевых банок на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1999. Вып. 1 (№ 3). С. 9–28. 5. *Халаман В. В.* Сопряженность

пространственных распределений организмов в беломорских сообществах обрастания // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59 (№ 1). С. 58–73. **6.** *Albrecht A. S.* Soft Bottom Versus Hard Rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 229. P. 85–109. **7.** *Beadman H. A., Kaiser M. J., Galanidi M., Shucksmith R., Willows R. J.* Changes in Species Richness With Stocking Density of Marine Bivalves // J. Appl. Ecol. 2004. Vol. 41. P. 464–475. **8.** *Clarke K. R.* Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. 1993. Vol. 18. P. 117–143. **9.** *Commuto J. A.; Dow W. E.; Grupe B. M.* Hierarchical spatial structure in soft-bottom mussel beds // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. Vol. 330. P. 27–37. **10.** *Commuto J. A., Celano E. A., Celico H. J., Como S., Johnson C. P.* Mussels matter: post-larval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 316. P. 133–147. **11.** *Crooks J. A., Khim H. S.* Architectural vs. biological effects of a habitat-altering exotic mussel *Musculista senhousia* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 240. P. 53–75. **12.** *Davenport J., Moore P. G., Le Comte E.* Observations on defensive interactions between predatory dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) and mussels *Mytilus edulis* L. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1996. Vol. 206. P. 133–147. **13.** *Dittmann S.* Mussel beds ammenalism or amelioration for intertidal fauna // Helgolander Meeresuntersuch. 1990. Vol. 44. P. 335–352. **14.** *Hewitt J. E., Thrush S. F., Halliday J., Duffy C.* The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity // Ecology. 2005. Vol. 86(6). P. 1619–1626. **15.** *Hewitt J. E., Thrush S. F., Legendre P., Cummings V. J., Norkko A.* Integrating heterogeneity across spatial scales: interactions between *Atrina zelandica* and benthic macrofauna // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 239. P. 115–128. **16.** *Khaitov V. M., Fokin M. V., Nikolaeva A. M.* Structure of communities associated with dense assemblages of the tubedwelling polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea // Hydrobiologia. 1999. Vol. 393. P. 221–226. **17.** *Lehane C., Davenport J.* Ingestion of bivalve larvae by *Mytilus edulis*: experimental and field demonstrations of larviphagy in farmed blue mussels // Mar. Biol. 2004. Vol. 145. P. 101–107. **18.** *Lee S. Y., Fong C. W., Wu R. S. S.* The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001. Vol. 259. P. 23–50. **19.** *Mattson J., Linden O.* Benthic macrofauna succession under mussels *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) cultured on hanging long lines // Sarsia. 1983. Vol. 68. P. 97–102. **20.** *Petratits P. S.* Immobilization of the predatory gastropod *Nucella lapillus* by its prey *Mytilus edulis* // Biol. Bull. 1987. V. 172. P. 307–314. **21.** *Quinn G., Keogh M.* Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge, 2002. **22.** *Seed R., Suchanek T. H.* Population and community ecology of *Mytilus* / The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture / Ed. by E. Gosling Amsterdam; London; New-York; Tokyo. 1992. P. 87–170. **23.** *Woodin S. A.* Adult-larval interactions in dense faunal assemblages: patterns and abundance // J. Mar. Res. 1976. Vol. 34. P. 25–41. **24.** *Yakovis E. L., Artemieva A. V., Fokin M. V., Grishankov A. V., Shunatova N. N.* Patches of barnacles and ascidians in soft bottoms: associated motile fauna in relation to the surrounding assemblage // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 327. P. 210–224. **25.** *Zajac R. N., Whittlatch R. B., Thrush S. F.* Recolonisation and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factors // Hydrobiologia. 1998. Vol. 375/376. P. 227–240. **26.** *Zuhlke R.* Polychaete tubes create ephemeral community patterns: *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) associations studied over six years // J. Mar. Res. 2001. Vol. 46. P. 261–272.

Статья принята к печати 15 мая 2007 г.