

Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых животных-обрастателей на оседание личинок *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca)

В.В. Халаман, Л.П. Флячинская, П.А. Лезин

Беломорская биологическая станция, Зоологический ин-т РАН, Университетская наб., 1, С.-Петербург 199034. e-mail: Kartesh@gmail.com

РЕЗЮМЕ: Сложный характер сукцессии сообществ обрастания в Белом море заставляет искать механизмы, ответственные за становление и поддержание в обрастаниях поселений важного объекта культивирования — мидии съедобной. В настоящей работе экспериментальными методами была проведена оценка влияния экскреторно-секреторных продуктов (ЭСП) некоторых животных-обрастателей (*Halichondria panicea*, *Hiatella arctica*, *Molgula citrina*, *Mytilus edulis*, *Styela rustica*) на оседание личинок двустворчатого моллюска *Mytilus edulis*. Оказалось, что ЭСП всех тестируемых видов стимулировали личинок мидий к оседанию. При этом сила влияния увеличивалась в ряду: *Hiatella arctica* < *Styela rustica* ≤ *Molgula citrina* < *Mytilus edulis* < *Halichondria panicea*. Вещества, выделяемые губкой *Halichondria panicea*, стимулировали педивелигеров к оседанию, но при этом вызывали их массовую гибель. Под воздействием ЭСП взрослых особей своего вида наблюдалось открепление осевших личинок мидий и их вторичный переход к плавающему состоянию.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: сообщества обрастания, *Mytilus edulis*, *Halichondria panicea*, *Hiatella arctica*, *Molgula citrina*, *Styela rustica*, химически обусловленные взаимодействия, личинки, оседание, Белое море.

Impact of excretory-secretory products of some fouling organisms on settling of mussel's larvae (*Mytilus edulis* L., Bivalvia, Mollusca)

V.V. Khalaman, L.P. Flyachinskaya, P.A. Lezin

The White Sea Biological Station of Zoological Institute RAS, Universitetskaya nab., 1, S.-Petersburg, 199034 Russia. e-mail: Kartesh@gmail.com

ABSTRACT: Complexity of succession of fouling communities in the White Sea induce to search some mechanisms that can be important in formation and recruitment of mussel fouling community as blue mussel is the object of cultivation. The impact of excretory-secretory products (ESP) of some fouling organisms (*Halichondria panicea*, *Hiatella arctica*, *Molgula citrina*, *Mytilus edulis*, *Styela rustica*) on settling of mussel's larvae *Mytilus edulis* L. was estimated by means of laboratory experiments. Chemical cues of all tested animals accelerate the settling of larvae. The effect of ESP increases in following order: *Hiatella arctica* < *Styela rustica* ≤ *Molgula citrina* < *Mytilus edulis* < *Halichondria panicea*. ESP of sponge *Halichondria panicea* sharply stimulate settling, but conduce most

part of larvae to death. Under the influence of chemical cues of adult conspecific animals most part of just settled mussel's juveniles goes to float again.

KEY WORDS: fouling community, *Mytilus edulis*, *Halichondria panicea*, *Hiatella arctica*, *Molgula citrina*, *Styela rustica*, chemically-mediated interactions, larvae, settlement, the White Sea.

Введение

В обрастаниях, развивающихся в верхнем 5 м слое воды Белого моря, мидия съедобная *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), как правило, является доминирующим видом (Ошурков, 1985; Халаман, 2001). На способности этого животного колонизировать субстраты антропогенного происхождения основан подводный способ культивирования моллюска (Кулаковский, 2000). Однако сложный характер сукцессии многолетних сообществ обрастания в Белом море (Oshurkov, 1992; Халаман, 2005) заставляет искать механизмы, ответственные за становление и поддержание этих сообществ. Известно, что на оседание и метаморфоз личинок морских бентосных животных существенное влияние оказывают химические вещества, выделяемые во внешнюю среду взрослыми особями как своего, так и других видов (Young, Chia, 1981; Durante, 1991; Woodin, 1991; Tamburri et al., 1996; Green et al., 2002; Lindquist, 2002; Dobretsov et al., 2005; Воронежская и др., 2008). Целью настоящего исследования было определить, каким образом вещества, выделяемые в окружающую среду наиболее массовыми представителями многолетних сообществ обрастания, влияют на оседание личинок мидии *M. edulis*.

Материал и методы

Работа выполнена в течение летнего сезона 2007 г. на Беломорской биологической станции ЗИН РАН (Кандалакшский залив Белого моря). Личинки *M. edulis* для эксперимента были отобраны с верхнего горизонта (0–1 м) с помощью планктонной сети (газ ячеей 60 мкм). Все личинки собраны в один день и

находились на одной и той же стадии развития (предметаморфозные педивелигеры).

Предварительно подготавливали кондиционированную воду. Для этого с обрастаний были взяты взрослые животные пяти видов: асцидии — *Styela rustica* (Linnaeus, 1767) и *Molgula citrina* (Alder et Hancock, 1848), двустворчатые моллюски — *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767) и *Mytilus edulis*, а также губка *Halichondria panicea* (Pallas, 1766). Животных помещали в отдельные аквариумы с морской водой из расчета 100 г сырой массы на 1 л воды. Кондиционирование продолжалось в течение 2 суток в условиях постоянной температуры (10°C), искусственного освещения и интенсивной аэрации.

Личинки мидий были рассажены по чашкам Петри объемом 15 мл по 20–27 экз. в каждую. В опытные чашки предварительно наливали фильтрованную кондиционированную воду, а в контрольные — фильтрованную чистую морскую воду. Число повторностей для каждого варианта эксперимента (вода, кондиционированная одним из видов: *S. rustica*, *M. citrina*, *H. arctica*, *M. edulis*, *H. panicea*) и контроля составило 15 чашек Петри. Личинок экспонировали в чашках Петри 1 сут., после чего фиксировали количество прошедших метаморфоз, вторично открепившихся, а также погибших особей. Признаками успешного метаморфоза служили резорбция паруса и начало образования диссоконха (дефинитивной раковины). Вторично открепившиеся личинки находились вблизи поверхностной пленки воды, прикрепившись к ней биссусом (Lane et al., 1985). На основании предварительных наблюдений время экспозиции было выбрано с таким расчетом, чтобы личинки заведомо приступили к оседанию, но этот процесс не

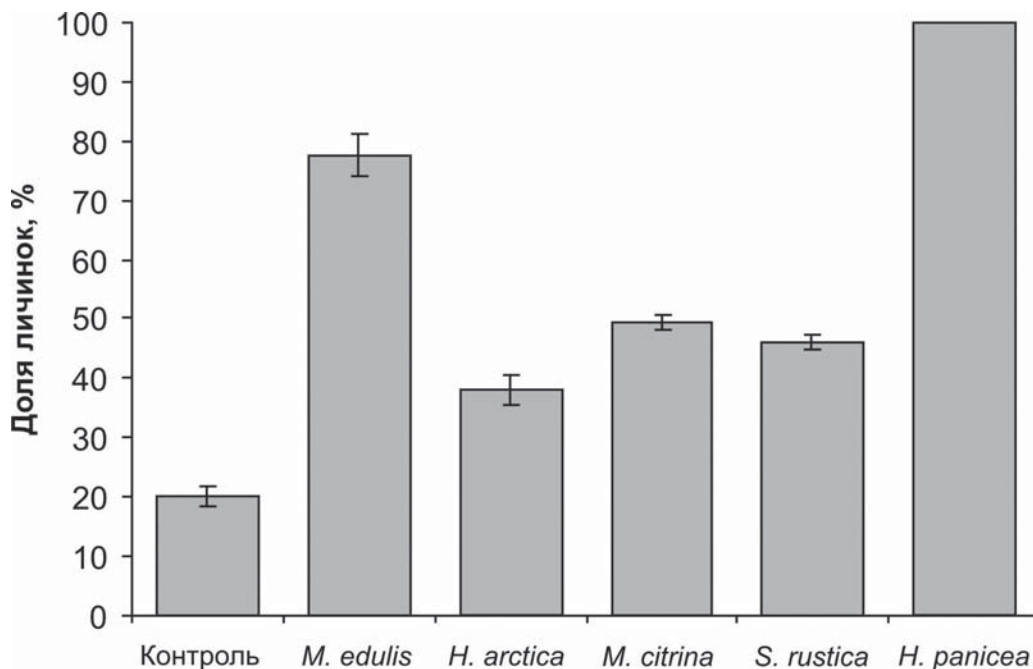


Рис. 1. Доля осевших личинок *Mytilus edulis* от общего количества выживших к концу эксперимента особей в контроле и в воде, кондиционированной животными-обработателями.

Fig. 1. Mean percentage of settled mussel's larvae in all survived individuals for experimental and control vessels.

был бы завершен всеми особями. Увеличение длительности эксперимента могло привести к искажению его результатов. Для животных-обработателей известно, что при отсутствии возможности выбора субстрата личинки способны проходить метаморфоз и оседать на неподходящие, даже ядовитые поверхности, хотя в дальнейшем это может привести их к гибели (Раилкин, 1998).

Сравнение долей проведено по t -критерию Стьюдента с использованием ϕ -преобразования Фишера (Животовский, 1991). Учитывалась поправка Бонферрони на множественность сравнений. В тексте и на рисунках в качестве показателя варьирования указана ошибка доли.

Результаты

Во время эксперимента смертность личинок мидий в воде, кондиционированной

особями своего вида, *S. rustica*, *M. citrina*, и в контроле была нулевой. В воде, кондиционированной взрослыми особями *H. arctica*, смертность личинок мидий составляла $0,6 \pm 0,54$ %, что, несмотря на низкое значение, достоверно выше нуля ($t=2,14$; $p=0,02$). Чрезвычайно высокая смертность личинок, $55 \pm 4,7$ %, наблюдалась в чашках Петри с водой, в которой ранее содержалась губка *H. panicea*. Погибшие особи находились на разных стадиях метаморфоза.

Доля успешно прошедших метаморфоз и осевших особей от всего количества выживших личинок демонстрирует тот факт, что наличие в воде ЭСП любых из тестируемых гидробионтов индуцирует оседание личинок мидий. При этом сила влияния увеличивается в ряду: $H. arctica < S. rustica \leq M. citrina < M. edulis < H. panicea$ (рис. 1). Дисперсионный анализ подтвердил значимость фактора наличия воды, кондициони-

Таблица 1.
Результаты сравнения доли осевших личинок мидий *Mytilus edulis* от всех выживших в контроле и в воде, кондиционированной животными разных видов.

Table 1.
Results of pairwise comparisons between experimental and control mean percentages of settled

Вариант эксперимента	контроль	<i>M. edulis</i>	<i>H. arctica</i>	<i>M. citrina</i>	<i>S. rustica</i>	<i>H. panicea</i>
контроль	—	$t=13,06$ $p<0,001$	$t=6,16$ $p<0,001$	$t=12,87$ $p<0,001$	$t=11,81$ $p<0,001$	$t=53$ $p<0,001$
<i>M. edulis</i>		—	$t=8,43$ $p<0,001$	$t=6,74$ $p<0,001$	$t=7,6$ $p<0,001$	$t=11,71$ $p<0,001$
<i>H. arctica</i>			—	$t=4,11$ $p<0,001$	$t=2,95$ $p=0,007^{**}$	$t=36,2$ $p<0,001$
<i>M. citrina</i>				—	$t=1,99$ $p=0,057^*$	$t=60,7$ $p<0,001$
<i>S. rustica</i>					—	$t=71,1$ $p<0,001$

* — различия недостоверны; ** — различия недостоверны с учетом поправки Бонферрони на множественность сравнений; t — эмпирическое значение критерия Стьюдента, p — уровень значимости.

* — not significant; ** — not significant under Bonferroni correction; t — Student's criterion values, p — significant values.

рованной разными видами животных ($F=292$; $p<0,001$). Различия между всеми вариантами опыта и контролем статистически достоверны за исключением пары *S. rustica* — *M. citrina* (табл. 1). С учетом поправки Бонферрони на множественность сравнений, при которой достоверность различий в нашем случае следует проверять на 0,003 уровне значимости, не достоверной оказывается разница в эффекте, вызванном ЭСП *S. rustica* и *H. arctica* ($t=2,95$, $p=0,007$). Однако такая ситуация может быть обусловлена известной консервативностью выбранного метода статистической оценки.

Несмотря на то, что в воде, кондиционированной особями своего вида, успешно прошли метаморфоз и осели $77,6 \pm 3,41$ % личинок, более половины ($52 \pm 3,45$ %) этих особей открепилась и вторично перешли к плаванию. В других вариантах эксперимента и в контроле подобного явления не наблюдалось.

Доля осевших живых личинок мидий, не открепившихся вторично, от общего числа особей участвовавших в эксперименте во

всех вариантах опыта приблизительно одинакова, но всегда выше, чем в контроле (рис. 2). Наилучшее стимулирующее влияние на заселение мидиями оказывают ЭСП асцидий. Разница в долях осевших личинок в воде с ЭСП *S. rustica* ($46 \pm 1,2$ %) и *M. citrina* ($49 \pm 1,3$ %) статистически не значима ($t=1,7$, $p=0,06$). Присутствие веществ, выделяемых во внешнюю среду двустворчатым моллюском *H. arctica*, оказывает меньшее влияние на оседание личинок мидий ($37 \pm 2,4$ %), чем ЭСП *S. rustica* или *M. citrina*. Результаты сравнения соответственно $t=1,72$, $p<0,001$ и $t=1,72$, $p=0,004$.

Обсуждение

Позитивное влияние взрослых особей двустворчатых моллюсков на первичное оседание конспецифичных личинок отмечалось ранее в ряде работ (Tamburgy et al., 1992, 1996; Добрецов, Раилкин, 2000). Примечательным оказывается тот факт, что в воде, кондиционированной особями своего вида, как минимум, половина личинок после оседания и метаморфоза открепилась и пере-

шла к плаванию. Способность только что осевшей молодежи мидий мигрировать подобным образом хорошо известна (Sigurdsson et al., 1976; Милейковский, 1979; Lane et al., 1985; Федяков и др., 1995), а наблюдаемый в эксперименте эффект согласуется с данными, полученными Э.Е. Кулаковским и А.Ю. Шамариным (1989). В ходе полевого эксперимента, проведенного этими авторами, выяснилось, что в местах, подверженных влиянию крупного скопления взрослых мидий (мидиевое марихозияство), основная часть личинок этого моллюска после оседания открепляется и вторично переходит к плаванию. При этом процесс открепления превалирует над процессом оседания последующих субгенераций. Это впоследствии приводит к существенному сокращению плотности поселения личинок по сравнению с количеством изначально осевших особей. В контрольной точке, наоборот, за весь период оседания наблюдается постоянное повышение плотности поселения мидиевого спата (Кулаковский, Шамарин, 1989).

Аналогичная ситуация имеет место на естественных мидиевых поселениях: молодежь мидий селится по краям мидиевой банки, избегая плотных скоплений взрослых особей. При этом личинки, осевшие в районе центральной части банки, впоследствии исчезают. По-видимому, они либо мигрируют в другие места, либо гибнут (Ведерников, 1985; Луканин и др., 1985).

Исходя из результатов настоящего исследования и литературных данных, можно заключить, что фактором, определяющим пространственное распределение молодежи в поселениях мидий, служит поведенческая реакция личинок в ответ на получаемые ими химические сигналы. Этот же механизм, по всей видимости, ответственен за отсутствие ежегодного массового пополнения поселений мидий, как в донных биоценозах, так и в сообществах обрастания, обуславливающий соответствующую цикличность в их развитии (Луканин и др., 1986; Sukhotin, Kulakowski, 1992; Maximovich et al., 1996; Хайтов и др., 2007).

Результаты проведенного нами эксперимента свидетельствуют о том, что вещества, выделяемые в окружающую среду губкой *H. panicea*, воздействуют на личинок мидий таким же образом, как и на личинок асцидии *S. rustica* (Халаман и др., 2008), то есть вызывают массовое и быстрое оседание, но при этом приводят личинок к гибели. Известно, что точно такой же эффект на личинок асцидии другого вида, *Herdmania curvata*, оказывает цитотоксический алкалоид халиклоноциклагин А, выделенный из губки *Haliclona* sp. (Green et al., 2002). В свою очередь токсичность губок рода *Halichondria* хорошо известна (Green, 1977; Althoff et al., 1998; Kobayashi, Kitagawa, 1998; Dobretsov et al., 2005; Gorbushin, Khalaman, in press). Возможно, личинки *M. edulis* оказываются несколько более устойчивыми к летальному действию ЭСП *H. panicea*, чем личинки *S. rustica*. В эксперименте погибло около половины особей, тогда как другая их часть успешно прошла метаморфоз. Гибель же личинок *S. rustica* при воздействии ЭСП *H. panicea* была 100% (Халаман и др., 2008). Однако время экспозиции личинок мидий в эксперименте было в два раза меньше, чем личинок *S. rustica*. Это позволяет предполагать, что при более длительном воздействии смертность мидий будет выше, тем более что визуально наблюдаемая активность выживших личинок в воде с ЭСП *H. panicea* была ниже, чем в контроле и других вариантах эксперимента.

Еще раз подчеркнем, что сравнивая в разных вариантах эксперимента доли успешно осевших и не открепившихся вторично личинок мидий (рис. 2), следует иметь в виду, что представленная картина есть ситуация на некоторый момент времени, но не конечный результат. Исходя из отмеченных тенденций, можно предполагать, что при более длительной экспозиции, в воде, содержащей ЭСП мидий и губки, доля успешно осевших личинок мидий будет меньше. В первом случае из-за вторичного открепления молодежи мидий, а во втором из-за их гибели.

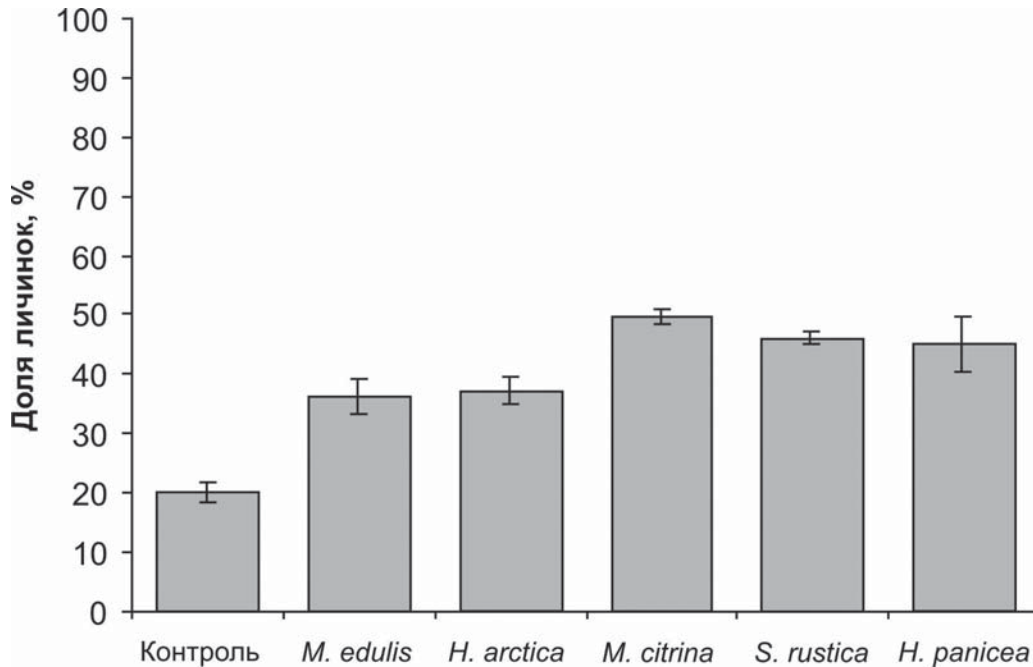


Рис. 2. Доля выживших, осевших и неоткрепившихся личинок *Mytilus edulis* от общего количества участвовавших в эксперименте особей в контроле и в воде, кондиционированной животными-обрастателями.

Fig. 2. Mean percentage of alive settled and non detached mussel's larvae in all individuals using in experiment for experimental and control vessels.

Интересным представляется сравнение реакции на присутствие в воде ЭСП различных гидробионтов у личинок двух основных видов, доминирующих в многолетних сообществах обрастания Белого моря: *M. edulis* и *S. rustica* (Халаман, 2005). ЭСП *H. arctica* для личинок *S. rustica* оказались наиболее стимулирующим к оседанию агентом (Халаман и др., 2008), тогда как для молоди мидии такая стимуляция была наиболее слабой. Более того, вещества, выделяемые в воду *H. arctica*, вызывали гибель некоторых личинок *M. edulis*. В тоже время ЭСП *M. citrina* стимулировали оседание личинок мидий, но ингибировали этот процесс у личинок *S. rustica* (Халаман и др., 2008).

ЭСП большинства из тестируемых видов оказывают негативное влияние на пополнение молодью поселений *S. rustica* (Халаман и др., 2008), в то время как на заселе-

ние личинками *M. edulis* эти же животные оказывают, в основном, положительное воздействие. Однако если у *S. rustica* не наблюдается ярко выраженных антагонистических отношений между взрослыми особями и их личинками, то такие отношения свойственны мидиям.

Неодинаковая реакция личинок разных видов на вещества, выделяемые одними и теми же гидробионтами (за исключением случаев очевидного токсического воздействия), повсей видимости, является существенным элементом, определяющим формирование того или иного комплекса видов, как в сообществах обрастания, так и в донных биоценозах.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 06-04-48789).

Литература

- Ведерников В.М. 1985. Воздействие крупных поселений мидий на оседание их личинок // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Тез. докл.). Архангельск. С. 89–90.
- Воронежская Е.Е., Незлин Л.П., Хабаровова М.Ю. Что говорят улитки своим личинкам // Природа. 2008. №2. С. 14–22.
- Добрецов С.В., Раилкин А.И. 2000. Стратегия выбора субстрата личинками *Mytilus edulis* L. // Сб. Тр. БиНИИ СПбГУ. Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море. СПб.: Изд. СПбГУ. Вып. 46. С. 53–64.
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 209 с.
- Кулаковский Э.Е. 2000. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море. Изд. ЗИН РАН. Исслед. фауны морей. Т. 50(58). СПб. 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Шамарин А.Ю. 1989. Особенности оседания и роста молоди мидий (*Mytilus edulis* L.) в условиях опытно-промышленного культивирования в Белом море // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 203. С. 63–75.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1985. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря // Исследование мидии Белого моря. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 59–69.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis*) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 50–63.
- Милейковский С.А. 1979. Экология и поведение личинок мидий во время их пребывания в планктоне // Промысловые двустворчатые моллюски – мидии и их роль в экосистемах. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. С. 86–88.
- Ошурков В.В. 1985. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 44–59.
- Раилкин А.И. 1998. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб: Изд-во СПбГУ. 272 с.
- Федяков В.В., Наумов А.Д., Гюнтер К.-П. 1995. Расселение макробентоса с помощью приливных течений // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы докладов. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 104–105.
- Хайтов В.М., Полоскин А.В., Наумов А.Д. 2007. Многолетняя динамика поселений мидий: старые теории и новые данные // Материалы IX научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 55–84.
- Халаман В.В. 2001. Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море // Биология моря. Т. 27. № 4. С. 268–278.
- Халаман В.В. 2005. Долговременные изменения в сообществах обрастания Белого моря // Биология моря. Т. 31. № 6. С. 406–413.
- Халаман В.В., Беляева Д.В., Флячинская Л.П. 2008. Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых животных-обрастателей на оседание и метаморфоз личинок *Styela rustica* L. (Ascidiae, Chordata) // Биология моря. Т. 34. № 3. С. 200–204.
- Althoff K., Schutt C., Steffen R., Batel R., Muller W.E.G. 1998. Evidence for a symbiosis between bacteria of the genus *Rhodobacter* and the marine sponge *Haliclondria panicea*: harbor also for putatively toxic bacteria? // Marine Biology. Vol. 130. P. 529–536.
- Dobretsov S., Dahms H.-U., Tsoi M.Y., Qian P.-Yu. 2005. Chemical control of epibiosis by Hong Kong sponges: the effect of sponge extracts on micro- and macrofouling communities // Marine Ecology Progress Series. Vol. 297. P. 119–129.
- Durante K.M. 1991. Larval behavior, settlement preference, and induction of metamorphosis in the temperate solitary ascidian *Molgula citrina* Alder & Hancock // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 145. P. 175–187.
- Green G. 1977. Ecology of toxicity in marine sponges // Marine Biology. Vol. 40. P. 207–215.
- Green K.M., Russell B.D., Clark R.J., Jones M.K., Garson M.J., Skilleter G.A., Degnan B.M. 2002. A sponge allelochemical induces ascidian settlement but inhibits metamorphosis // Marine Biology. Vol. 140. P. 355–363.
- Gorbushin A.M., Khalaman V.V. in press. Cytotoxic effect of invertebrate allogenic and xenogenic metabolites on *Mytilus edulis* haemocytes // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.
- Kobayashi M., Kitagawa I. 1998. Likely microbial participation in the production of bioactive marine sponge chemical constituents. / Sponge sciences: multidisciplinary perspectives. Y. Watanabe, N. Fusetani (eds.). Springer-Verlag. Tokyo. P. 379–389.
- Lane D.J.W., Beaumont A.R., Hunter J.R. 1985. Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis* // Marine Biology Vol. 84. No 3. P. 301–308.
- Lindquist N. 2002. Chemical defense of early life stages of benthic marine invertebrates // J. Chem. Ecol. Vol. 28. No. 10. P. 1987–2000.
- Maximovich N.V., Sukhotin A.A., Minichev Yu.S. 1996. Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea) // Aquaculture. Vol. 147. P. 191–204.
- Oshurkov V.V. 1992. Succession and climax in some fouling communities // Biofouling. Vol. 6. P. 1–12.
- Sigurðsson J.B., Titman C.W., Davies P.A. 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads // Nature. Vol. 262. P. 386–387.
- Sukhotin A.A., Kulakowski E.E. 1992. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. Vol. 101. P. 59–73.
- Tamburri M.N., Finelli C.M., Wetthey D.S., Zimmer-Faust R.K. 1996. Chemical induction of larval settlement

- behavior in flow // *The Biological Bulletin*. Vol. 191. P. 367–373.
- Tamburri M.N., Zimmer-Faust R.K., Tamplin M.L. 1992. Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: a re-examination // *The Biological Bulletin*. Vol. 183. P. 327–338.
- Woodin S.A. 1991. Recruitment of infauna: positive or negative cues // *American Zoologist*. Vol. 31. P. 797–807.
- Young C.M., Chia F.-S. 1981. Laboratory evidence for delay of larval settlement in response to a dominant competitor // *International Journal of Invertebrate Reproduction*. Vol. 3. P. 221–226.