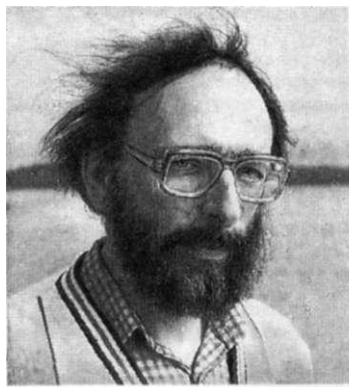


В. В. Луканин,  
А. Д. Наумов,  
В. В. Федяков

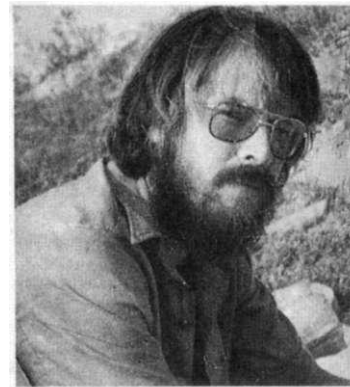
# Поселения мидий: постоянное непостоянство



**Владимир Васильевич Луканин**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. Занимается экологической физиологией и экологией сцифоидных медуз и морских двустворчатых моллюсков.



**Андрей Донатович Наумов**, кандидат биологических наук, научный сотрудник того же института, специалист по зоологии беспозвоночных. Область научных интересов — изучение систематики и экологии двустворчатых моллюсков Северного Ледовитого океана. Автор книги: Зоологические экскурсии на Белом море (в соавторстве с А. В. Оленевым). Л., 1981.



**Вячеслав Викторович Федяков**, кандидат биологических наук, научный сотрудник Беломорской биологической станции, гидробиолог. Занимается экологией и систематикой моллюсков северных морей. В «Природе» опубликовал (в соавторстве с А. Д. Наумовым) статью «Двустворчатые моллюски Арктики» (1987, № 3).

**В** ПРИРОДЕ все непрерывно меняется. Одни виды расселяются, ареал других сокращается; леса наступают на луга; биоценозы сменяют друг друга. Эти процессы давно изучаются, причем пальма первенства в исследованиях такого рода принадлежит геоботанике. Это и понятно: наземные биоценозы исключительно важны для практики и легкодоступны. Именно поэтому целый ряд важнейших биологических явлений открыт и описан благодаря изучению растительного покрова, разработана также и теория сукцессий — закономерной смены биоценозов.

Морским сообществам повезло меньше, поскольку велики сложности, сопровождающие длительные и регулярные наблюдения. Между тем нет никаких оснований считать, что в море действуют иные закономерности, чем на суше. Более того, поскольку огромное количество морских животных

ведет крайне малоподвижный образ жизни, а то и вообще намертво прикрепляется к грунту, донное население во многих отношениях напоминает растительный покров.

И все же мы сочли необходимым проверить на конкретном материале, действительно ли между морскими и наземными экосистемами нет заметных различий. Объектом изучения мы избрали съедобную мидию (*Mytilus edulis*), постоянные стационарные наблюдения проводили на Беломорской биостанции нашего института.

## КЛАССИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ И ОБНАРУЖЕННЫЕ ПРОТИВОРЕЧИЯ

Почему именно съедобная мидия стала объектом наших исследований? Среди двустворчатых моллюсков отечественных северных морей, пожалуй, нет такого, который был бы изучен лучше нее. Это и неудивительно. В донных биоценозах Белого моря ее численность достигает  $4 \times 10^{12}$  особей, а биомасса — около 2 млн т. За год эти

моллюски выделяют в морскую воду примерно 50 млн т органических веществ и потребляют 17,5 млн т кислорода. Чтобы получить этот кислород и взвешенную в воде пищу, мидии профильтровывают огромные объемы воды — за год около 5 тыс. км<sup>3</sup> — почти объем Белого моря.

Сквозь мантийную полость мидии пропускают лишь небольшой поверхностный слой прибрежных вод, но зато он проходит через их фильтрующий аппарат неоднократно. Кроме питательных веществ из воды извлекается механическая взвесь, которая, пройдя сквозь кишечник моллюска, попадает в особую слизистую капсулу. Псевдофекалии (так называют эти капсулы) опускаются на дно и включаются в состав донных осадков. Роль мидий в биологической очистке моря не требует комментариев. Наконец, мидии, поселяющиеся плотными скоплениями (на 1 м<sup>2</sup> дна бывает до нескольких тысяч особей), формируют лицо донного сообщества, и вокруг них концентрируются другие виды животных, создавая весьма характерный биоценоз. Ясно, что животное, играющее столь важную роль в морских экосистемах, не могло остаться без внимания исследователей.

Мы приступили к изучению биоценозов, формируемых мидиями, многим казавшемуся бесперспективным, так как считалось, что популяции этих моллюсков достаточно полно описаны в классических трудах Е. Ф. Гурьяновой, П. В. Ушакова, З. Г. Паленичко и других исследователей. Судя по этим работам, мидии встречаются преимущественно на камнях, к которым прикрепляются прочными шелковистыми нитями — биссусом, поэтому взрослые моллюски не способны перемещаться. На литорали они обитают в биоценозе бурых водорослей (Фукоидов) и лишь изредка превосходят их биомассой. В сублиторали (в промежутках между островами и в открытом море) живут на глубинах до 3—5 м, образуя плотные скопления (банки), где их биомасса превышает биомассу других организмов, как минимум, на порядок.

Из-за однотипности поселений моллюсков на всей акватории моря долгое время казалось, что мидиевые банки неизменны в пространстве и во времени. А из этого следует, что в популяции частотное распределение особей по размерам должно иметь вид гиперболы. И в самом деле, мидии не способны заботиться о потомстве, они просто выметывают в воду несметное количество (несколько миллионов каждая) яиц. Если молодь оседает в поселениях взрослых животных, численность мелких особей даже при высокой смертности на ранних стадиях онто-

генеза должна преобладать, следовательно, кривая размерного распределения неминуемо будет представлять гиперболу. Между тем во многих пробах молодки не оказывались, но для этого исследователи находили некие объяснения; чаще всего считалось, что личинки оседают по периферии поселения, а пробы взяты из центральной части, куда мигрируют моллюски старших возрастов. Правда, трудно было понять, как совершенно неподвижные, прикрепленные ко дну взрослые мидии (такой взгляд устоялся среди специалистов) могли все же перемещаться.

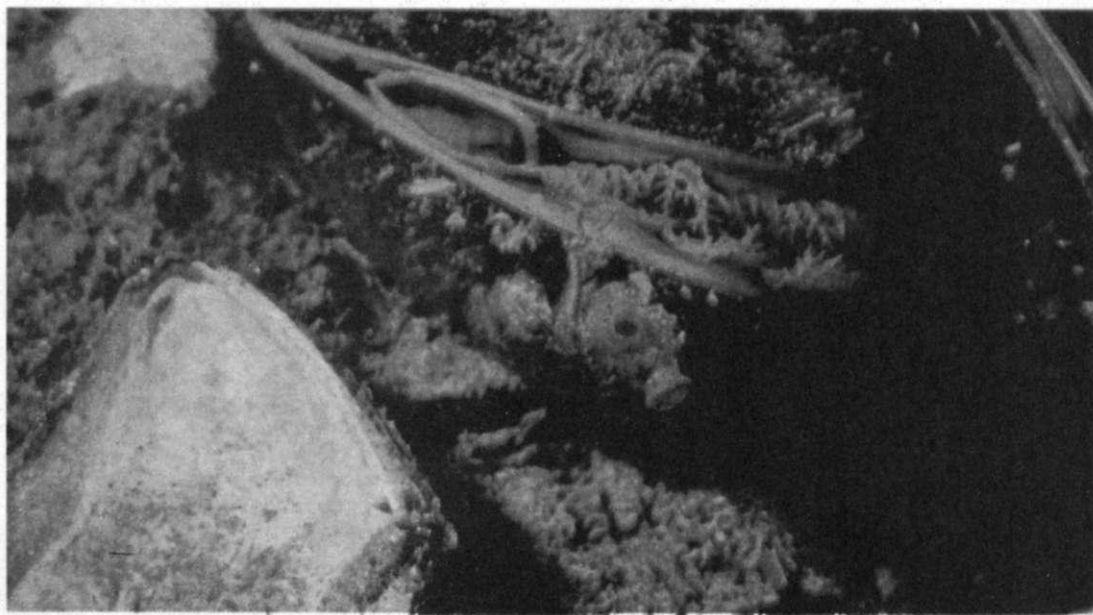
Однако в 70-х годах начали накапливаться и другие факты, которые не укладывались в классическую схему. Так, в Белом море были обнаружены многочисленные поселения на илах и песках (а не на камнях), где моллюски скреплены между собою биссусом и почти полностью погружены в грунт; найдены банки в устьях рек и ручьев на глубине до 15 м, участки песчаной и илистой литорали, где биомасса мидий, как и в сублиторали, в 10 раз выше биомассы всех других организмов, в том числе и фукоидов. Однако то все же были частности, еще раз подтверждавшие широкие адаптивные возможности мидий. На общие представления об их биоценозах они не влияли.

Но исследования 70-х годов принесли и другие, очень важные результаты. Перед временем не устояло постоянное мидиевое банок: описанные в 50—60-х годах, они исчезли к 70-м. Такая судьба постигла крупнейшее поселение мидий в Онежском заливе у берегов Кондострова — экспедиция 1979 г. (т. е. через 15 лет после последних сборов) застала занесенный песком мощный слой черного ила с сильным запахом сероводорода.

Выяснилось также, что истинная картина размерно-частотного распределения мидий в поселениях не соответствует представлениям о демографии популяций мидий: на многих банках, образованных крупными моллюсками, молодки не было и на периферии. Подобные факты отмечались и в зарубежной литературе, но они настолько противоречили традиционным взглядам на размерную структуру популяций животных, не способных заботиться о потомстве, что многие специалисты по экологии морских организмов сочли данные наблюдений результатом некорректного сбора материала<sup>1</sup>.

Со временем такие результаты накопились во множестве, и принцип неизменности поселения мидий во времени пошатнулся.

<sup>1</sup> Seed R. Ecology. Ch. 2. // Marine mussels. Their ecology. Cambridge, 1976.



Съедобная мидия — один из самых многочисленных двустворчатых моллюсков Белого моря.  
Здесь и далее фото М. В. Темного.



Грозный враг мидии — морская звезда. Чаще всего она нападает на моллюсков, расположившихся на краю поселения.

Стало ясно, что для разрешения накопившихся противоречий необходимы регулярные наблюдения на одних и тех же банках. Их мы и начали в 1981 г. в пяти местах Кандалакшского залива и продолжаем до сих пор.

#### ПОСТОЯННОЕ НЕПОСТОЯНСТВО

Каждый из объектов имел свои особенности: в Чупинской губе на обсыхающем участке Иванова наволока было литоральное поселение; в узкой части губы Падан — типично морское; в устье Умбы — глубоководная эстуарная банка и два поселения (одно на илистом грунте, другое — на каменистом) — в сублиторали губы Княжой.

Проанализировав результаты 8-летних наблюдений, мы поняли, что в Белом море существуют 4 размерно-частотных типа в популяциях мидий, иными словами, 4 типа развития их поселений: два чаще всего встречаются на литорали и два — по преимуществу на сублиторали.

На литоральной банке Иванова наволока среднегодовая размерная структура (которую мы обозначали как первый тип) мидий за время исследований оставалась постоянной, а кривая распределений имела, в соответствии с теорией, вид гиперболы. Строго говоря, такое распределение наблюдалось лишь осенью, сразу после оседания молодежи. Рост моллюсков и интенсивная гибель молодых особей к началу следующего лета меняли размерную структуру поселения, она переходила ко второму типу, который характеризовался преобладанием мидий от 5 до 10 мм и низкой долей более мелких экзем-



**Банка мидий. В таких плотных поселениях биомасса может достигать 50 кг/м<sup>2</sup>.**

пляров. Сезонное чередование этих типов распределений оказалось общим почти во всех литоральных поселениях мидий. Именно такое постоянство обнажающихся в отлив и потому наиболее доступных исследователям биоценозов в немалой степени способствовало формированию классических представлений.

На остальных участках, расположенных в сублиторали, временной неизменности мидиевого биоценоза не было и в помине.

В 1981 г. на каменистом грунте в губе Княжой мы застали банку с размерной структурой, отвечающей второму типу — в ней преобладали особи рождения 1980 г. До осени 1986 г. поселение не пополнялось молодью, и размерная структура популяции постепенно перешла в третий тип: к лету этого года были в основном 6-летние моллюски размером около 30 мм. Образовался биоценоз без молодежи, в реальность которого до недавнего времени трудно было поверить. Осенью на банку осели мириады личинок, и в следующем году структура популяции ничем не отличалась от той, которую мы застали пять лет назад. Цикл замкнулся, и все началось сначала.

Банка в губе Падан оказалась очень похожей на поселения в Княжой, с той разницей, что новое поколение моллюсков появлялось задолго до гибели предыдущего. В результате большую часть времени график

размерного распределения мидии имел два пика.

Поселение в устье Умбы в 1981 г. находилось в начале фазы деградации. Каменистый желоб, представляющий собой продолжение русла, был устлан сплошным ковром мидий среднего размера (около 25 мм), структура поселения отвечала третьему типу. Молодь не появлялась несколько лет, взрослые моллюски старели и погибали. В 1986 г. на умирающее поселение напали морские звезды, и к следующей весне оно прекратило свое существование, но осенью появилась первая молодь — банка начала восстанавливаться.

На заиленном участке Княжой губы события были сходными, но деградация банки протекала значительно медленнее, видимо, из-за того, что смертность моллюсков в Княжой ниже, чем в Умбе, благодаря влиянию пресного стока.

Итак, поселения мидий рождаются, развиваются, живут и умирают подобно живому организму, имеют свой жизненный цикл. Законы, по которым он протекает, сейчас не вполне ясны, представим пока характеристику каждого цикла.

Самый простой и короткий цикл жизни биоценоза — на прибойной скалистой литории и на пологом берегу, заросшем нитчатыми водорослями. Здесь оседает громадное количество молодежи, однако существует такое поселение весьма недолго: на скалах оно уничтожается плавающими льдами в начале ледостава, а на пляжах исчезает в ноябре — декабре, когда гибнут водоросли.

Нулевая стадия цикла, на которой мидий нет, длится от 6 до 9 мес и переходит в первую, протекающую за 3—6 мес. Такие поселения, строго говоря, нельзя даже назвать популяциями, так как моллюски не только не размножаются, но и не доживают до половозрелости. Эта популяция-призрак ежегодно возникает заново за счет привноса посторонних личинок.

На жестких грунтах, где поселения не уничтожаются каждый год внешними воздействиями, развиваются довольно стабильные литоральные банки, на которых, в зависимости от сезона, размерная структура соответствует либо первому, либо второму типу. Поселение, раз возникнув, может существовать неограниченно долго, ежегодный возврат к нулевой стадии совершенно не обязателен. Первая и вторая стадии длятся, соответственно, 9 и 3 мес, так как молодь гибнет в основном из-за весеннего опреснения, и переходят одна в другую. Мидии в таком поселении достигают половозрелости и размножаются, однако доля взрослых особей здесь невелика, фактически это «вечно» юная популяция.

В сублиторали в местах со слабыми придонными течениями цикл развития мидиевых банок гораздо сложнее. Здесь продолжительность нулевой фазы зависит от интенсивности придонных течений: чем они сильнее, чем быстрее вымываются илы, накопленные прежним населением, тем скорее оседает молодь. Затем несколько лет первая и вторая стадии переходят друг в друга, подобно жизненному циклу поселений на жестких грунтах литорали. Однако морское дно никогда не обнажается в отлив, и потому условия обитания более благоприятны для выживания большего количества моллюсков, чем на осушаемой полосе. В результате возникает плотное поселение относительно крупных моллюсков, а молодь перестает оседать на банку. Чем это вызвано, сказать пока трудно. Возможно, взрослые мидии выделяют в воду какие-то репелленты, отпугивающие молодых<sup>2</sup>. Вероятно также, что плотно поселившиеся моллюски, фильтруя воду, просто механически губят личинок или, не отличая от механической взвеси свою молодь, включают ее в состав псевдофекалий и навсегда хоронят в иле. Какие бы причины ни останавливали пополнение популяции, во всяком случае, оно не связано с малочисленностью личинок в планктоне: если

над такой банкой на расстоянии более 50 см создать искусственный субстрат, молодь садится в огромном количестве. По истечении нескольких лет популяция мидий переходит в третью стадию, на которой банку образуют взрослые моллюски. В этой стадии популяция пребывает вплоть до естественной гибели мидий от старости. Цикл замыкается. Время существования поселений такого типа определяется продолжительностью жизни моллюсков в биотопе плюс несколько лет, приходящихся на поочередную смену первой и второй стадий.

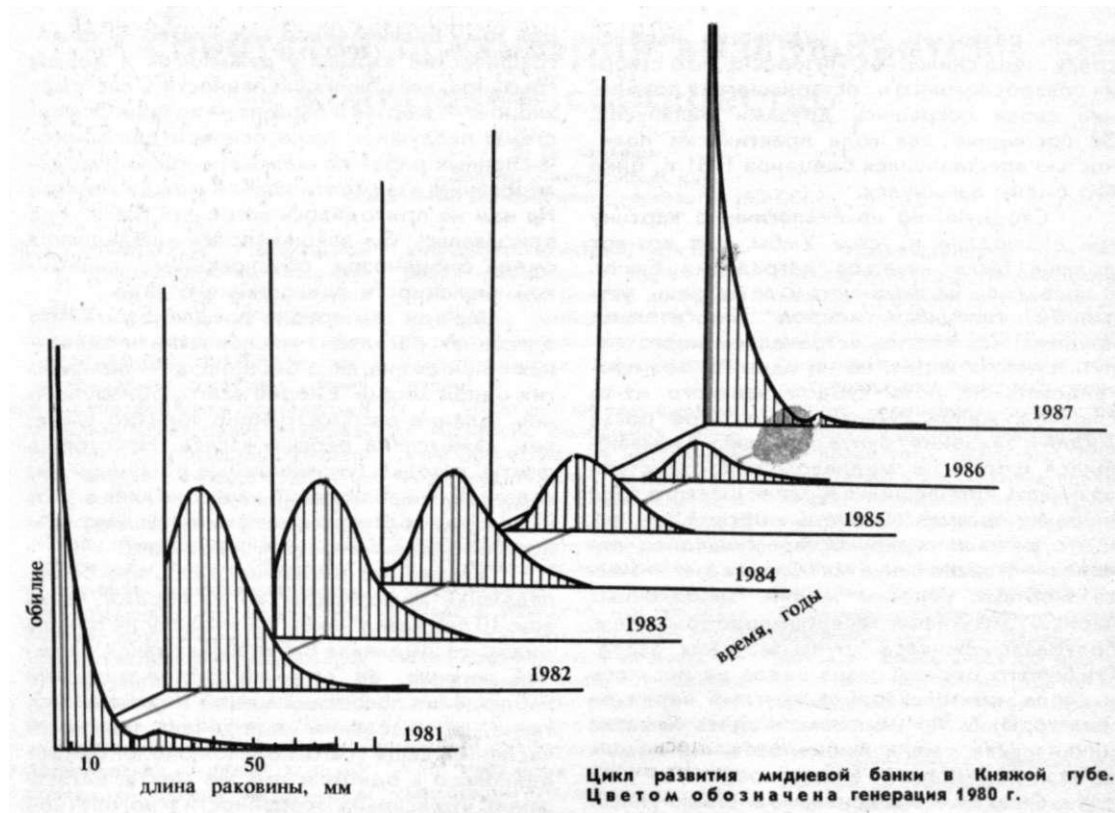
Следующий, и последний, тип развития поселений мидий также характерен для сублиторали, но, в отличие от предыдущих, свойствен, как правило, для мест с высокими скоростями придонных течений. Банки и этого типа не проходят многократно через нулевую стадию, так как течения интенсивно размывают накопившийся ил, как только поселение начинает вымирать, а также уносят выделяемые мидиями репелленты. В результате на еще не погибшей банке создаются условия, благоприятные для оседания молодки, наступает первая, за ней вторая стадия развития популяции, так же как во втором и третьем типах, сменяющие друг друга. Затем возникает весьма стабильное поселение, в котором последовательно чередуются третья и четвертая стадии. Продолжительность всего цикла в различных местах может колебаться от 6 и, видимо, до 12 лет (по расчетам, ибо длительность наших наблюдений всего 8 лет).

Итак, каждый тип развития популяций съедобной мидии представляет собой цикл разной степени сложности и разного срока существования. Постулируемая ранее неизменность поселений этих моллюсков оказалась несостоятельной.

#### СЛОЖНАЯ ЖИЗНЬ МИДИЕВОЙ БАНКИ

Поселения мидий — это биоценоз, включающий и других обитателей моря. Мы обнаружили несколько десятков видов животных и растений, но лишь пять видов встречались в более или менее значительных количествах. Это многощетинковый червь *Nereis virens*, усоногий рачок морской желудь (*Balanus crenatus*), равноногий рачок йэра (*Jaera albifrons*), морская блоха бокоплав (виды рода *Cammarus*) и морская звезда (*Asterias rubens*). Правда, последняя непосредственно на банке не встречается, а образует довольно значительные скопления, собираясь на узкой полосе вдоль нижнего края поселения мидий, и здесь поедает моллю-

<sup>2</sup> Уже появились сведения о выделяемых взрослыми двусторчатными моллюсками веществах, регулирующих оседание и метаморфоз личинок своего вида. См.: N a d f i e l d M. G. // *Bull. Mar. Sci.*, 1986. Vol. 39. №2. P. 418—425.



сков, по тем или иным причинам оказавшихся вне границ банки.

Связана ли жизнь соседей с теми процессами, которые проходят на банке? Связана, но проследить эту связь не всегда удастся. Так, мы пока не можем найти разумного объяснения данным, полученным по йэре и бокоплавам. Интересную зависимость мы обнаружили в поселении мидий на каменистом грунте в Княжой губе. Оказалось, что в этом биоценозе изменения плотности нерейса и морского желудя неразрывно связаны с процессами, происходящими в популяции мидий. В начале наших наблюдений то была довольно немногочисленная популяция в основном из крупных 5—6-летних мидий, расположившихся на гравийно-песчаном дне между камнями. Створки раковин взрослых моллюсков были усеяны ребристыми домиками морских желудей и напоминали причудливые кораллоподобные друз; а мелкие черные раковинки молодежи мидий, как маком, обсыпаны белоснежными известковыми постройками баянусов. Их биомасса лишь немногим уступала биомассе мидий, поэтому биоценоз следовало бы назвать мидиево-баянусовым. Нерейса тогда на банке почти не было.

На следующий год произошли разительные перемены: молодые мидии сидели на грунте, а от удивительных сооружений баянусов почти ничего не осталось. Чем объяснить столь катастрофическую гибель морских желудей? Возможно, при росте молодежи мидий перекрывались входы в домики рачков и затруднялось их питание. Какой бы ни была причина их гибели, произошла смена биоценоза, он оказался чисто мидиевым.

Шли годы, на банке продолжались изменения. Постепенно песчаная подстилка покрылась слоем ила из псевдофекалий, сложились условия, благоприятные для появления ползающих в толще грунта многощетинковых червей. Лидировать стал нерейс, к пятому году наблюдений его биомасса достигла почти 20 % от биомассы мидий. Биоценоз превратился в мидиево-нерейсовый.

Все это время мидии интенсивно росли, и, хотя плотность их поселения постепенно снижалась за счет естественной смертности, биомасса неуклонно увеличивалась. Однако на шестой год и она пошла на убыль, началась деградация банки. Значительные участки морского дна освободились от плотного покрова из моллюсков, и придонные течения

начали размывать ил, количество нереиса сразу стало снижаться. Интересно, что створки повзрослевшего и состарившегося поколений снова покрылись друзами баянусов. За последние два года практически полностью восстановился биоценоз 1981 г., цикл его смены замкнулся.

Сходную, но не аналогичную картину мы наблюдали в устье Умбы, где вот-вот должна была начаться деградация банки. В поселении на каменистом ложе реки, устланном сплошным ковром относительно крупных моллюсков, встречалось много сопутствующих видов, но ни один не мог претендовать на роль субдоминантного из-за слишком малой биомассы. По мере роста мидий и заиления грунта появились зарывающиеся формы, в мидиевом покрове стали возникать проплешины. К осени шестого года на банке появилась молодь морской звезды, и это решило судьбу осевших наконец личинок — к весне банка погибла: на дне — масса мертвых раковин мидий, заполненных черным, отравленным сероводородом, илом, полуразложившиеся трупы морских звезд. От былого разнообразия видов не осталось и следа, обитали только круглые черви — нематоды. Таким образом, и здесь заметна циклическая смена биоценозов, причем в один из них мидия не входит вовсе.

С каким же явлением мы столкнулись? Последовательное замещение одного биоценоза другим (сукцессия), имеющее вполне закономерный характер, заканчивается стабильным состоянием — климаксом. Что же следует считать сукцессией, что климаксом из тех состояний морских биоценозов, которые мы наблюдали? Ведь ни одно из состояний нельзя считать окончательным, бесконечная ли это циклическая сукцессия или своеобразный климакс? Скорее всего, мы встретились с новым, еще не вполне исследованным явлением, которое мы предложили бы назвать автоциклическостью. «Авто» — потому, что в ее основе лежит динамика численности руководящего вида, основанная не на влиянии внешних условий, а на биологических особенностях цикла развития его плотных поселений. Хорошо известно, что плотность населения и общая численность отдельных видов животных подвергаются периодическим колебаниям, приме-

ров тому бесчисленное множество — демографические взрывы у леммингов и других грызунов, колебания численности в системах хищник — жертва и паразит — хозяин. Эти системы послужили даже основой для многочисленных работ по математическому моделированию взаимоотношений между видами. Но нам не приходилось встречать работ, где описывалась бы закономерная циклическая смена биоценозов, обусловленная динамикой численности единственного вида.

Между тем трудно предположить, что описанная регуляция численности и связанная с ней смена лика биоценоза — привилегия одной мидии. Скорее всего, обнаруженное явление распространено гораздо шире, чем кажется на первый взгляд. Некоторые факты, вскользь упоминаемые в научной литературе, и наблюдения наших коллег в разных морях подтверждают это, но для серьезного обсуждения фактов не хватает.

Все же нас питает надежда, что более надежная информация не за горами. Ведь еще 10 лет назад никому и в голову не приходило, что мидиевая банка живет такой сложной жизнью, ее открыли систематические наблюдения поселений мидий. К сожалению, такие исследования еще очень немногочисленны, чаще всего морской биолог бывает единожды в одном и том же месте. Естественно, что вскрыть особенности многолетней динамики при этом не удается. Еще хуже, если исследователь попадает на старое место через 10—15 лет: обнаружив изменения, он чаще всего приписывает их загрязнению, антропогенному воздействию или глобальным катастрофам. Нельзя отрицать таких возможностей, но нельзя забывать и о закономерных автоциклических процессах, скрытых от глаз специалиста, если его наблюдения случайны или проводятся с большими перерывами. Только тщательные систематические исследования в течение многих лет способны пролить свет на проблему, о которой столетие назад Ч. Дарвин писал: «Изобилие или малочисленность данного вида определяются вообще причинами, которые совершенно не поддаются нашей оценке»<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> Дарвин Ч. Сочинения. Т. I. М., — Л., 1935. С. 605.