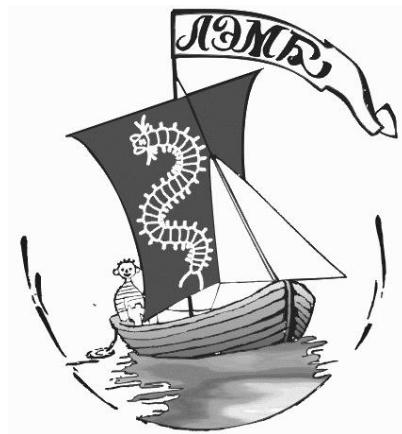


Лаборатория экологии морского бентоса (гидробиологии)

Эколого-биологический центр «Крестовский остров»



**Гидробиологические исследования в
Кандалакшском заповеднике
за 2019 год**

Составители:

В. М. Хайтов

Д. А. Аристов

А. В. Полоскин

Санкт-Петербург

2019

Оглавление

Карасёва О. Взаимоотношения полипов <i>Halitholus yoldiae arcticae</i> (Birula, 1897) и двустворчатого моллюска <i>Portlandia arctica</i> (Gray, 1824) в Северной губе острова Ряжкова (рук. В.М.Хайтов).....	3
Молодцова А. Формирование агрегаций беломорских мидий (рук. В.М.Хайтов).....	13
Владыченко Е. Многолетние изменения формы раковины двустворчатого моллюска <i>Macoma balthica</i> в мелководном заливе Белого моря (рук. В.М.Хайтов).....	22
Евдокимова А., Нематова Р. Хищники, как фактор, регулирующий структуру смешанных поселений <i>Mytilus edulis</i> и <i>M.trossulus</i> в Кандалакшском заливе Белого моря (рук. В.М.Хайтов).....	35
Малашичева Е. Исследование взаимоотношений гидроидного полипа <i>Monobrachium parasitum</i> и двустворчатого моллюска <i>Macoma calcarea</i> (рук. В.М.Хайтов).....	46
Катасонова М. Проявление билатеральности в поведении беломорских морских звезд <i>Asterias rubens</i> (рук. В.М.Хайтов).....	58
Кириллов О. Поведение беломорских мидии в присутствии хищника (рук. В.М.Хайтов).72	
Кондрашева М. Особенности микрораспределения <i>Peringia ulvae</i> и <i>Ecrobia ventrosa</i> при совместных поселениях на литорали острова Ряжков и в супralиторальных лужах на островах Олений и Телячий Кандалакшского залива Белого моря (рук. Д.А.Аристов, А. В. Полоскин).....	92
Зенков Е. Связь между индивидуальной пищевой активностью мелких беломорских брюхоногих моллюсков <i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777) и их заражённостью trematодами (рук. Д.А.Аристов).....	102
Антропова М. Влияние <i>Amauropsis islandica</i> на литоральные сообщества в экспериментальных условиях (рук. Д.А.Аристов).....	110
Александрова А., Юрков Г. Оценка интенсивности питания <i>Amauropsis islandica</i> (Gmelin, 1791) в градиенте среды на Белом море (рук. Д.А.Аристов).....	121
Сизикова К. Особенности распределения <i>Ecrobia ventrosa</i> и <i>Peringia ulvae</i> в окрестностях о.Ряжков в вершине Кандалакшского залива Белого моря (рук. А.В.Полоскин).....	130

Ольга Карасёва

**Взаимоотношения полипов *Halitholus yoldiaeearcticae* (Birula, 1897)
и двустворчатого моллюска *Portlandia arctica* (Gray, 1824) в
Северной губе острова Ряжкова**

Было изучено поселение гидроидов *Halitholus yoldiaeearcticae* на поверхности раковин *Portlandia arctica* в Северной губе острова Ряжкова. Показано, что, чем больше на поверхности раковины гидрантов, тем более плоская она становится. Что возможно определяется негативным влиянием гидрантов на рост моллюска.

Введение

Симбиоз – одна из форм сосуществования двух организмов, при котором один партнёр (симбионт) вступает в непосредственный контакт с телом другого партнера (хозяина) (Полянский, 1976). Существует три формы симбиоза: мутуалистический, комменсалический и паразитический (Биологический энциклопедический словарь, 1986). *Мутуализм* – взаимополезные отношения между двумя организмами. *Комменсализм* – отношения двух организмов, при которых комменсал возлагает на хозяина регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные взаимоотношения. При этом комменсал извлекает пользу из этих отношений, а хозяин – нет. *Паразитизм* – вид взаимосвязей между двумя различными видами организмов, при котором паразит использует хозяина, частично или полностью возлагая на него регуляцию своих взаимоотношений с окружающей средой, принося при этом ощутимый ущерб организму хозяина.

В морских бентосных сообществах очень распространены так называемые седвазиозы (Наумов, Федяков, 1993) - системы, в которых в качестве субстрата (хозяина) выступают двустворчатые моллюски. При этом, по умолчанию, считается, что седвазиозы являются одним из примеров комменсалистических отношений. На поверхности раковин моллюсков поселяются многочисленные седвазионты (усоногие раки, кольчатые черви, другие двустворчатые моллюски и т.д.). К числу наиболее распространенных седвазионтов относятся гидроидные полипы (Наумов, Федяков, 1993). Среди гидроидов есть формы крайне специфичные, поселяющиеся только на живых моллюсках. На мертвых моллюсках такие формы не поселяются. Это говорит о том, что моллюск важен гидроидам не только как твердый субстрат, но имеет значение и некоторая физиологическая активность хозяина. В Белом море к числу таких форм относятся гидроидные полипы *Halitholus yoldiaeearcticae* (Birula, 1897), которые поселяются на живых особях двустворчатого моллюска *Portlandia arctica* (Gray, 1824) (Нинбург, 1975).

H. yoldiaeearcticae формирует гидроризу на задней части раковины, ближе к сифональному краю (Рис. 1). Гидрориза гладкая, ножки гладкие или членистые. Перисарк ножек иногда может быть толстым, но у основания тела полипа толщина перисарка невелика. Окраска перисарка бесцветная или светло-жёлтая. Полипы имеют очень короткую ножку, которая постепенно переходит в основание тела полипа. У более крупных полипов ножка достигает значительной длины и отчётливо граничит с телом. Медузы развиваются в гидроризе (Наумов, 1960).



Рисунок 1. Двустворчатый моллюск *P. arctica* и гидроидные полипы *H. yoldiaeearcticae*, заселяющие раковину моллюска.

Моллюск *Portlandia arctica* обитает в сублиторальной части моря, в илистом грунте. Моллюски, закапываясь выставляют заднюю часть раковины наружу, куда и оседают личинки гидроидов. Образующиеся в процессе почкования гидранты располагаются около сифонов и считается, что полипы питаются интерстициальными организмами, которые вымываются из грунта во время питания и ползания моллюска (Наумов, Оленев, 1981). Это приводит авторов к мнению, что *H. yoldiaeearcticae* являются комменсалами. Вместе с тем явных доказательств отсутствия вреда или пользы со стороны полипов для моллюсков до сих пор не выявлено. Если *H. yoldiaeearcticae* являются комменсалами, то явных физиологических изменений у хозяина при присутствии симбионта выявляться не должно. В противном случае отношения между симбионтами и хозяевами уже нельзя будет характеризовать как комменсализм.

Одним из показателей физиологического состояния двустворчатых моллюсков является их рост и пропорции раковины (Наумов, 2006). Если *H. yoldiaeearcticae* являются комменсалами, то существенной связи между ростовыми процессами и обилием симбионтов быть не должно. Проверка этой гипотезы и стала целью нашей работы.

Материал и методика

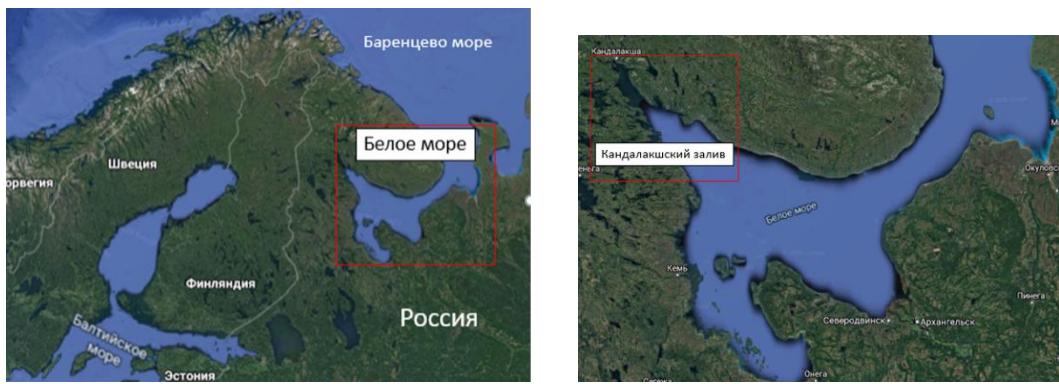
Полевые сборы

Материал для работы был собран в LV Беломорской экспедиции Лаборатории экологии морского бентоса. Сборы проводились на территории Кандалакшского государственного природного заповедника в сублиторали Северной губы острова Ряжков в июле-августе 2019 года (Рис. 2). Было взято 5 проб с помощью шлюпочной драги на глубине 8 - 18 м (Табл. 1).

Содержимое промывали через сито с диаметром ячеи 2 мм. Моллюсков, обнаруженных в пробах, определяли на месте и фиксировали в 75% спирте. Всего было обработано 320 моллюсков *Portlandia arctica*.

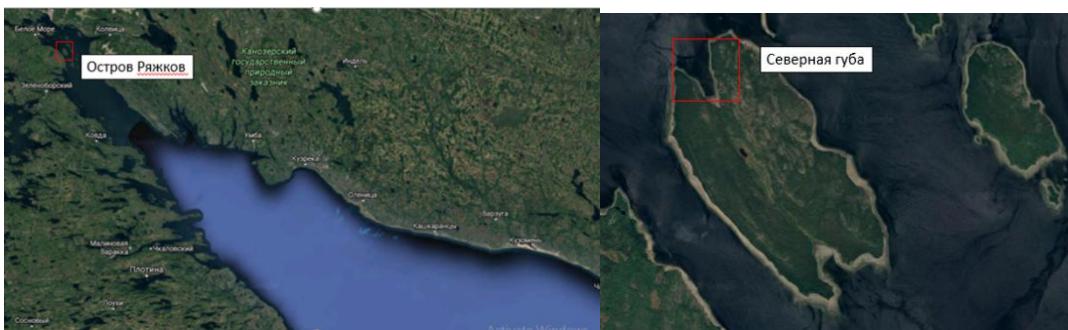
Таблица 1. Характеристика использованного материала

Проба	Глубина (м)	Количество моллюсков (шт.)
1	18-13	86
2	8-9,2	97
3	16-10	45
4	12-11	46
5	15-11	46



А)

Б)



В)

Г)



Д)

Рисунок 2. А) – Белое море и ближайшие страны. Б) – Кандалакшский залив в Белом море. В) – Остров Ряжков в Кандалакшском заливе. Г) – Северная губа острова Ряжков. Д) – Область взятия проб в Северной губе.

Обработка материала

В лаборатории моллюсков просматривали под бинокуляром при увеличении 1x8, 2x8, 4x8. На каждом моллюске было подсчитано количество гидрантов *H. yoldiae arcticae* отдельно на левой и правой створках моллюска. После этого у моллюсков определяли три параметра раковины (Рис. 3): длину (L), высоту (H), ширину (B).

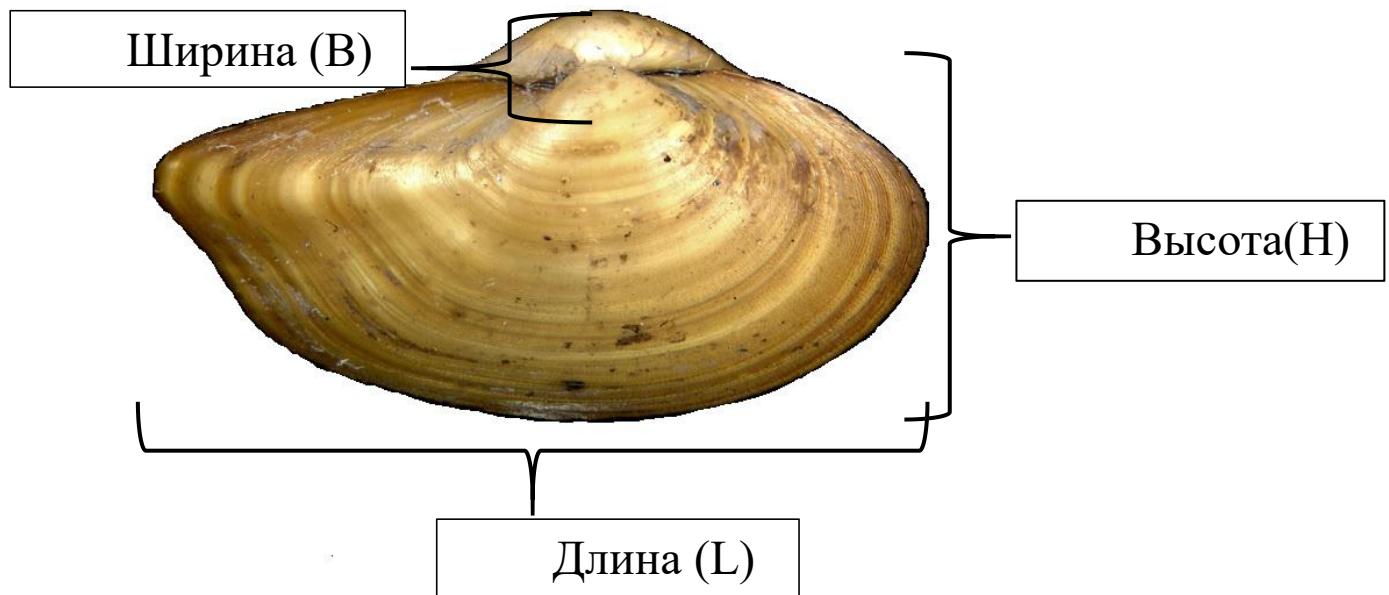


Рисунок 3. Ширина, высота, длина раковины моллюска *P. arctica*.

Измерение проводили точностью до 0,1 мм с помощью окуляра-микрометра бинокуляра МБС-10. Полученные измерения были занесены в электронные таблицы.

Математическая обработка материала

Всю обработку материала и визуализацию результатов проводили с использованием функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2019).

В качестве оценки степени зараженности моллюсков мы использовали два показателя. Во-первых, это доля зараженных особей в том или ином размерном классе. Во-вторых, мы рассматривали количество гидрантов (при этом суммировали количество на правой и левой створке).

У каждого моллюска мы определяли индекс уплощенности (далее индекс НВ), как отношение высоты раковины (H) к ее ширине (B). Чем больше значение этого индекса, тем раковина более плоская (Наумов, 2006).

Для выявления взаимосвязей между величинами мы применяли коэффициент корреляции Пирсона. Для вычисления коэффициентов и оценки их статистической значимости применялась функция `cor.test()` из пакета `stats` (R Core Team, 2019). В случае, когда было подозрение, что две величины, между которыми оценивалась корреляция были

связаны с третьей величиной мы использовали коэффициент частной корреляции. Этот коэффициент вычисляли с помощью функции `pcor.test()` из пакета `ppcor` (Seongho, 2015)

Изложение и обсуждение результатов

В таблице 2 приведены доли зараженных моллюсков разных размерных классов. Видно, что если среди мелких моллюсков заражены около 75% особей, то среди крупных заражены практически все. Сравнивая полученные результаты с работой Е.А Нинбурга (1975), можно сказать, что эти результаты полностью совпадают. В его работе было показано, что с ростом длины моллюска процент заражённых возрастает.

Таблица 2. Доля зараженных моллюсков среди особей разных размеров.

Размерный класс (мм)	Доля зараженных (%)
До 9	76,7
От 9 до 12	96,2
От 12 до 15	99,3
От 15	97,4
Всего	92,4

Количество гидрантов на поверхности раковины *Portlandia arctica* демонстрирует явную взаимосвязь с размером моллюска (Рис. 4-6).

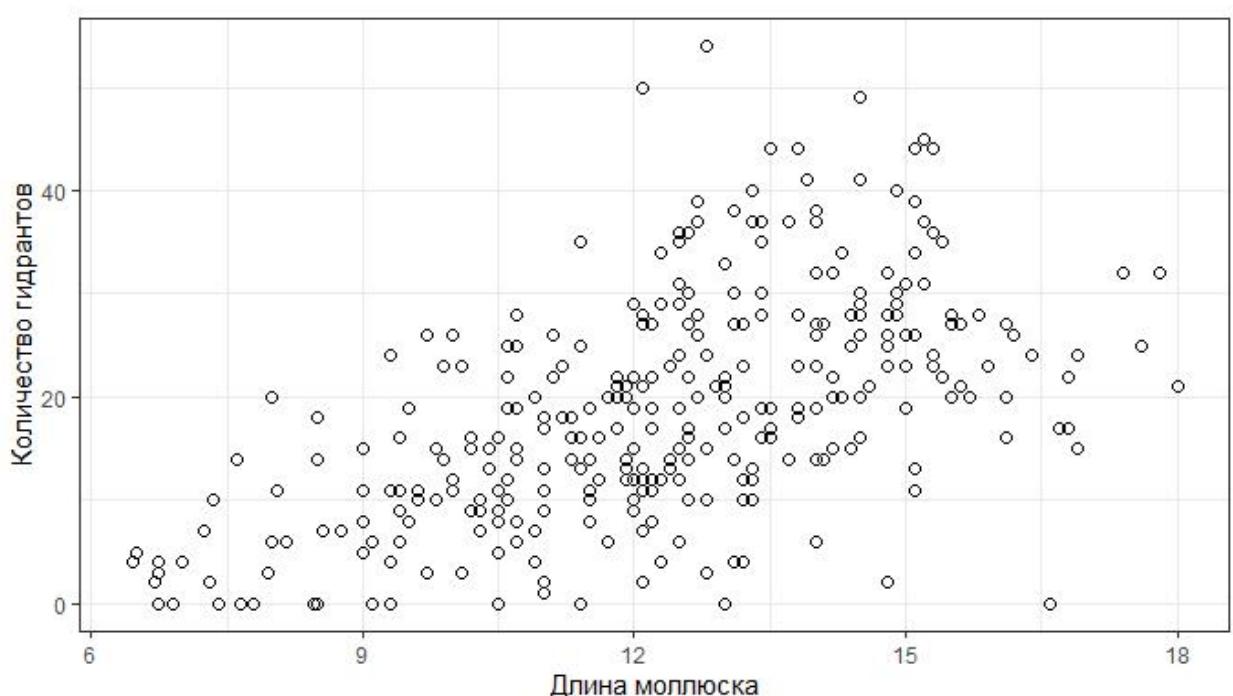


Рисунок 4. Зависимость между количеством гидрантов *H. yoldiaeearcticae* и длиной раковины *P. arctica*.

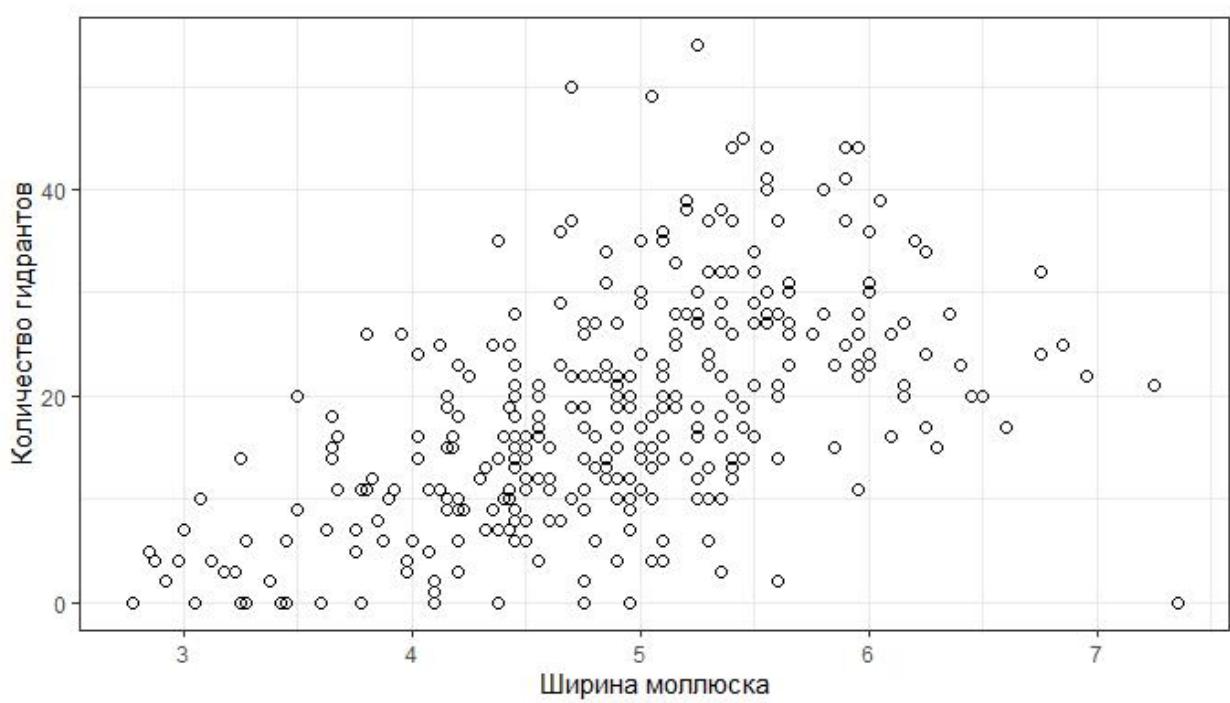


Рисунок 5. Зависимость между количеством гидрантов *H. yoldiae arcticae* и шириной раковины *P. arctica*.

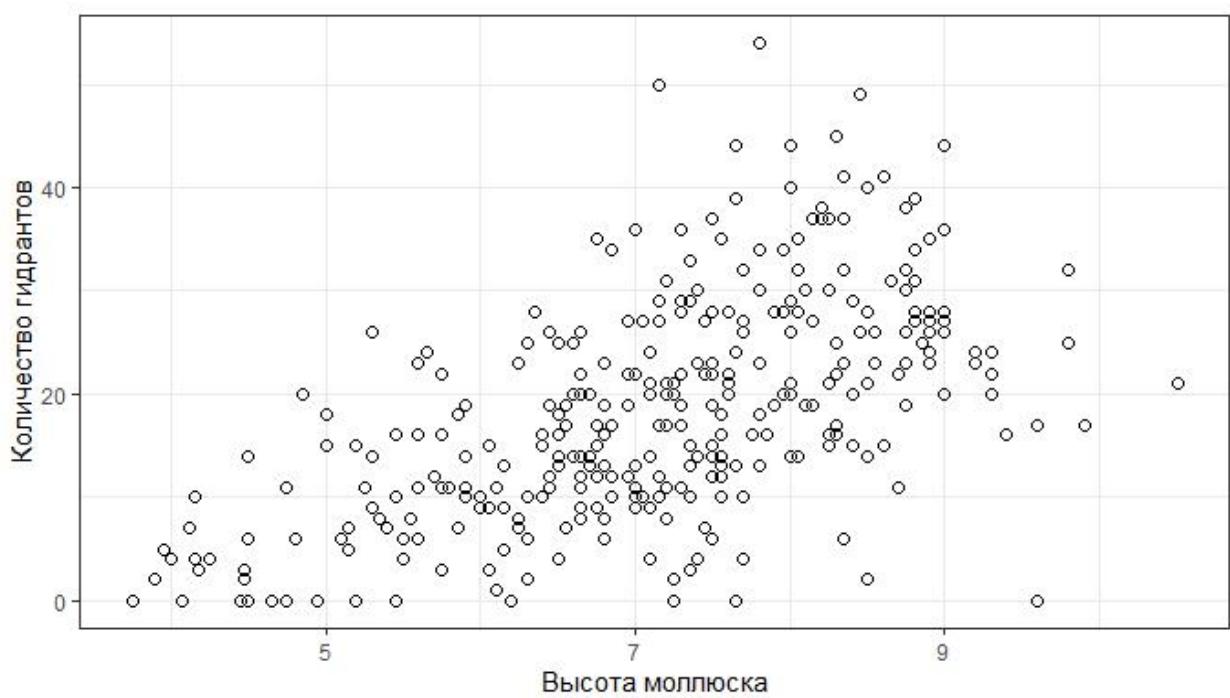


Рисунок 6. Зависимость между количеством гидрантов *H. yoldiae arcticae* от высоты раковины *P. arctica*.

На более крупных особях количество гидрантов больше. С очевидностью это связано, во-первых, с возрастом моллюска, то есть более крупные особи прожили дольше, чем более мелкие, а значит у гидроидов было больше времени на заселение раковины. Во-вторых, у более крупных моллюсков больше площадь, чем у мелких, а значит больше места для разрастания гидроризы.

Более интересные результаты удалось выявить при анализе связи пропорций раковины моллюска и количеством гидрантов. Чем больше на раковине полипов, тем более плоской она оказывается (Рис. 7).

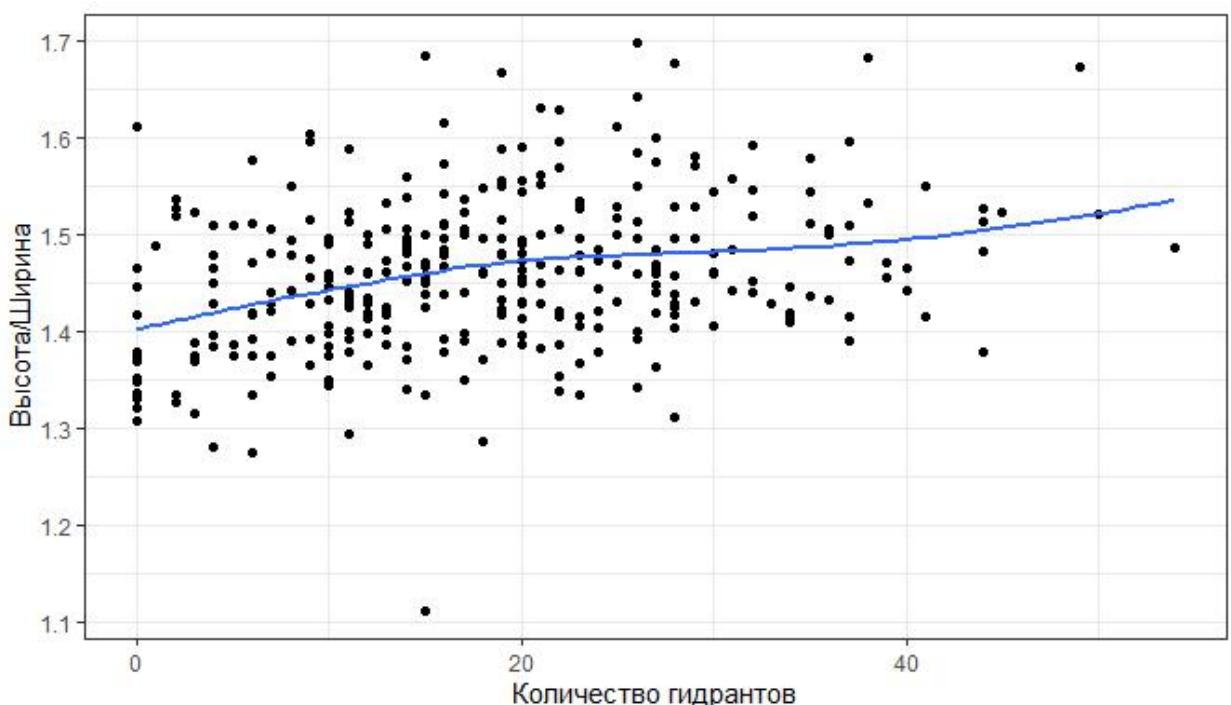


Рисунок 7. Зависимость индекса уплощенности раковины *P. arctica* от количества гидрантов *H. yoldiaeearcticae*. Приведена линия тренда.

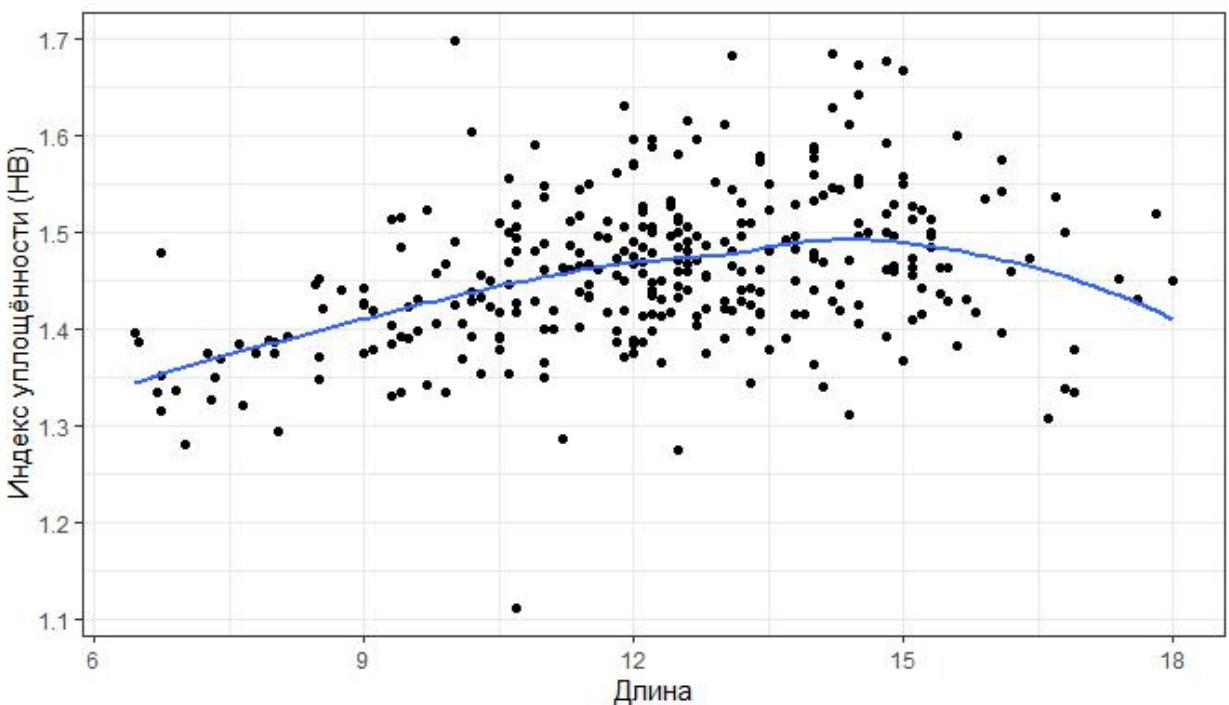


Рисунок 8. Зависимость между индексом уплощенности и длиной моллюска. Приведена линия тренда.

Вместе с тем, важно отметить, что между длиной моллюска и индексом HB выявлена значимая корреляция ($r = 0.35$, $p < 0.001$, Рис. 8), равно как и между длиной моллюска и количеством гидрантов тоже существует значимая положительная корреляция ($r = 0.56$, $p < 0.001$, Рис. +). Поэтому для анализа связи между формой раковины и количеством полипов мы использовали коэффициент частной корреляции, который составил $r_{part} = 0.13$ ($p = 0.021$). Поскольку полученная величина статистически значительно отличается от нуля, то мы можем утверждать, что, чем больше на поверхности раковины гидрантов, тем выше значение индекса HB, то есть раковина более плоская.

Важно заметить, что у самых крупных моллюсков индекс уплощенности немного снижается по сравнению с более мелкими моллюсками (Рис. +). При этом, мы знаем, что чем больше длина моллюска, тем больше на нем полипов. Из этих двух фактов можно сделать вывод, что крупные, то есть более старые моллюски, обладают более округлой раковиной и можно предположить, что до крупного размера доживаются только те особи, у которых более округлые раковины. Это в свою очередь может быть следствием того, что сильно зараженные и более плоские моллюски гибнут с большей вероятностью. Стало быть, можно сделать вывод, что гидроиды *H. yoldiae arcticae* могут оказывать негативное влияние на моллюсков *P. arctica*.

Механизмы этого предполагаемого негативного влияния не до конца понятны. Возможно, что гидроиды, воздействуя своими стрекательными клетками, мешают питанию

моллюсков, раздражая ткани сифонов. Чем больше полипов сидит на раковине, тем сильнее может быть это воздействие. В результате этого, моллюски едят меньше, а значит и растут хуже. Таким образом, полипы, с точки зрения вреда, наносимого хозяину, могут рассматриваться вовсе не как комменсалы, а, скорее, как эктопаразиты.

Наше исследование показало результат, отличающийся от работ других учёных, что позволяет взглянуть на эти взаимоотношения по-новому. Этим взаимоотношениям предстоит посвятить множество работ.

Благодарности

Автор выражает признательность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника за разрешение использования территории для сбора материала.

Благодарю Вадима Михайловича Хайтова и Александра Евгеньевича Горных за организацию LV Беломорской экспедиции 2019 года на территории Кандалакшского государственного заповедника острова Ряжков. Особенно я благодарна своему руководителю В. М. Хайтову.

Литература

1. Биологический энциклопедический словарь, 1986. Главный редактор М.С. Гиляров. М.: Советская энциклопедия.- 890 с. с.574
2. Наумов А.Д., Оленев А.В. (1981) Зоологические экскурсии на Белом море. Издательство Ленинградского университета. –174 с. с.51
3. Наумов А.Д., Федяков В.В. (1993) Вечно живое Белое море. Издательство Санкт-Петербургского городского дворца творчества юных. – 331с. с. 209
4. Наумов А.Д. (2006) Двустворчатые моллюски Белого моря. Главный редактор – директор Зоологического института РАН академик РАН А.Ф. Алимов. – 351с. с. 191
5. Наумов Д.В. (1960) Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватых и пресноводных бассейнов СССР. Издательство академии наук СССР. –585 с. с.184
6. Полянский Ю. И. (1976) Симбиоз // Большая советская энциклопедия. Главный редактор Прохоров А. М.-том 23. с. 384
7. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
8. Seongho Kim (2015). ppcor: Partial and Semi-Partial (Part) Correlation. R package version 1.1.
9. <https://CRAN.R-project.org/package=ppcor>

Анна Молодцова

Формирование агрегаций беломорских мидий

В садках, выставленных на лitorали, были высажены мидии Е-морфотипа (*Mytilus edulis*) и Т-морфотипа (*M. trossulus*). Через 4 дня садки были сняты. У каждой мидии был определён морфотип, и записаны координаты на площадках. Это позволило оценить степень агрегированности моллюсков. Показано, что мидии формируют друзы, не выбирая соседей в зависимости от морфотипа. Однако, мидии Е-морфотипа, находясь в чистых населениях, более агрегированы, чем в смешанных.

Введение

Поселение в виде плотных агрегаций наиболее встречаемое явление в природе (Jeanson et al., 2005; Liu et al., 2011). Оно присутствует в разных таксонах живых организмов (Parrish, Hamner, 1997; Parrish, Edelstein-Keshet, 1999; Parrish et al. 2002). Особую роль групповая организация играет у двустворчатых моллюсков, поскольку помимо коллективной защиты такая организация дает им преимущества в размножении, так как большинство двустворчатых моллюсков выбрасывают свои гаметы в воду, а при групповой организации увеличивается вероятность встречи гамет разных особей (Liu et al., 2011).

На лitorали и в сублitorали многих морей мира среди двустворчатых моллюсков наиболее обильными являются мидии (Buschbaum et al., 2009). Эти моллюски формируют плотные скопления, так называемые друзы и мидиевые банки (Seed, Suchanek, 1992), в которых моллюски прикрепляются биссусными нитями друг к другу. В этих агрегациях наблюдаются довольно сильные биотические взаимоотношения (Наумов, 2006; Хайтов, 1999). Мидии, находящиеся в центр друзы, не способны к передвижению из-за большого количества биссусных нитей, прикрепленных к ним, по этой причине центральные мидии быстро погибают (Хайтов, 1999).

Особую интригу в познание структуры плотных скоплений мидий привносит тот факт, что эти скопления могут формироваться особями разных видов. Так, в Белом море было показано, что мидии представлены двумя видами: *Mytilus edulis* L. и *M. trossulus* Gould (Katolikova et al., 2016), которые формируют смешанные поселения. Известно, что эти виды достаточно четко сегрегируются. Один вид (*M. trossulus*) тяготеет к опресненным кутовым частям заливов, в то время как другой вид - к открытym акваториям с нормальной соленостью (Хайтов и др., 2017). Другой аспект сегрегации — это заселение разных типов субстратов (Katolikova et al., 2016).

Описанная выше сегрегация происходит в масштабах нескольких километров или нескольких метров. При этом остается непонятным наблюдается ли какая-то сегрегация между этими видами на меньших масштабах. Формируются ли локальные друзы из особей одного вида или они свободно смешиваются друг с другом. Целью данной работы является изучение образования друз мидиями двух видов. Мы попытались ответить на следующие вопросы.

1. Формируют ли мидии разных видов отдельные агрегации?
2. Есть ли различия в степени агрегации у мидий разных видов?

Материал и методика

Материал для данной работы был собран в конце июля - начале августа 2019 года. Постановка эксперимента проводилась на илисто-песчаном пляже острова Ряжков (территория Кандалакшского государственного заповедника). Для эксперимента требовалось, чтобы животные как можно дольше находились в воде. В связи с этим было выбрано место, где во время отливов оставалась вода, литоральная лужа на выходе из Южной губы (рис.1).



Рис. 1 Место постановки эксперимента.

На выбранном месте 31 июля был поставлен эксперимент, состоящий из 18-ти садков, расположенных в две линии параллельно урезу воды (рис.2).

Садки были разделены на три типа в зависимости от количества в них мидий Т-морфотипа и мидий Е-морфотипа (Мы будем далее использовать термин «морфотип» вместо вида, так как вид определяется генетическими способами):

1. Площадки только с мидиями Т-морфотипа (*Tdominate*);
2. Площадки только с мидиями Е-морфотипа (*Edominate*);
3. Площадки с равным количеством мидий Т-морфотипа и мидий Е-морфотипа (*ET*).

Мидии для эксперимента были собраны с разных мест в зависимости от обилия на них разных морфотипов. Мидии Т-морфотипа были привезены с острова Овечий, а мидии Е-морфотипа из Вороньей губы.

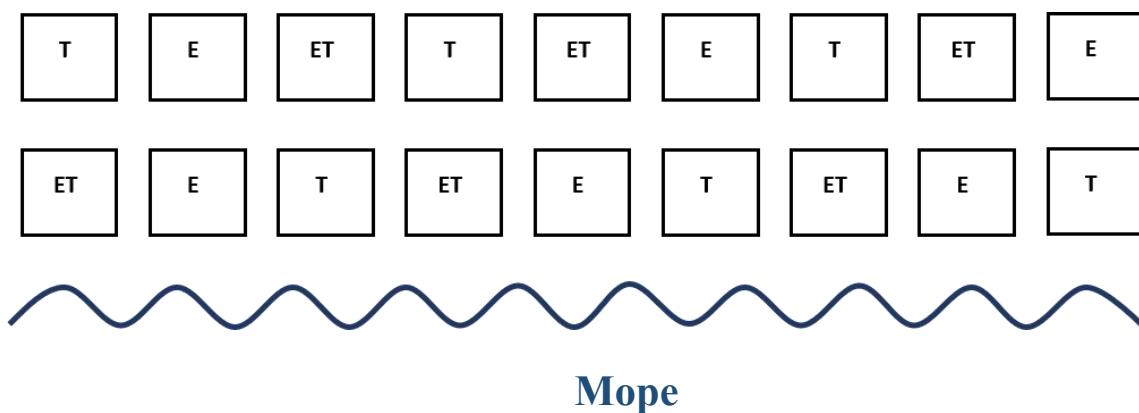


Рис. 2 Схема расположения садков. (Обозначения: Е - садки типа Edominate, Т – садки типа Tdominate, ET – садки типа ET)

На садки выкладывалось мидии, размером примерно 10-20 мм. На садки (Tdominate) выкладывалось 30 мидий Т-морфотипа, на садки (Edominate) выкладывалось 30 мидий Е-морфотипа, на садки (ET) 15 мидий Т-морфотипа и 15 мидий Е-морфотипа. Морфотип выкладываемых мидий определялся с помощью теста Бюмона (Beaumont et al., 2008), то есть различия толщины сворок раковин моллюсков. Все мидии случайным образом забрасывались на садок.

Через 4 дня 4 августа (в 11:00) было произведено снятие садков (Рис.3). Каждый садок был сфотографирован. В последствии каждой мидии был присвоен персональный номер, и определен ее морфотип. Для этого мидии сварили и удалили у них мягкие ткани. Так как было необходимо точно определить морфотип мидий использовался метод Золотарева: соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах у мидий разных морфотипов (Золотарев, Шурова, 1997; Katolikova et al., 2016). У каждой мидии были определены координаты ее расположения на площадке. В каждом из садков подсчитали количество агрегаций (рис.3).

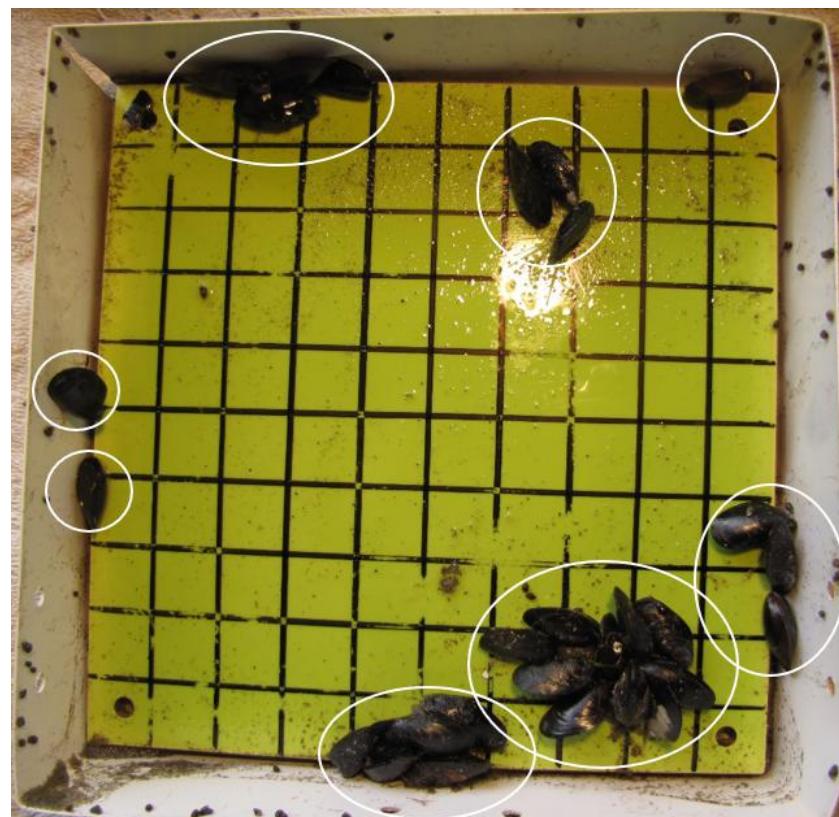
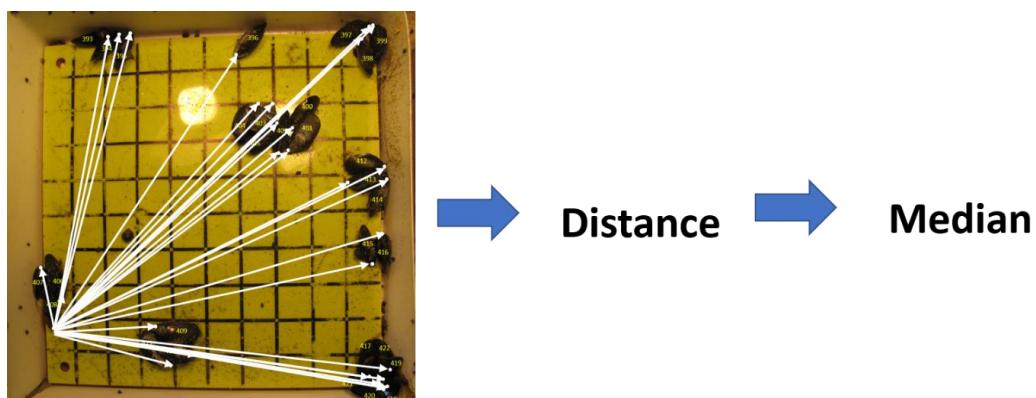


Рис. 3 Вид экспериментального садка в конце эксперимента, белым цветом выделены разные агрегационные группы мидий.

Агрегацией считается группа мидий, в которой присутствует соприкосновение особей.

Поскольку были известны координаты всех мидий (X , Y), мы смогли вычислить расстояние от каждой мидии до всех остальных мидий. Среди этих расстояний мы находили минимальное и оценивали морфотип мидии, находящейся на минимальном расстоянии. Помимо этого, для каждой мидии была вычислена Медиана расстояний от данной мидии до всех остальных мидий рассчитывались по представленной ниже схеме. Был рассчитан вектор расстояния от каждой мидии до всех остальных мидий, и на основе этого для каждой мидии была вычислена медиана расстояний. Эта медиана характеризовала то, насколько близко сидит каждая мидии относительно всех остальных мидий. Измерения проводились по следующей схеме:



Математическая обработка

Вся математическая обработка проводилась в среде статистического программирования R (R Core Team, 2019).

Для выявления зависимости между медианой расстояний от мидии до всех остальных мидий и типом садка был использован регрессионный анализ: построена линейная модель, в которой в качестве зависимой переменной выступала медиана расстояния от мидии до всех остальных мидий, а предиктором для данной модели стал тип садков.

Результаты и обсуждение

На рисунке 4 представлены значения минимальных расстояний от каждой мидии до ближайших мидий двух разных морфотипов. На данном графике видно, что все точки сконцентрированы около линии $y = x$.

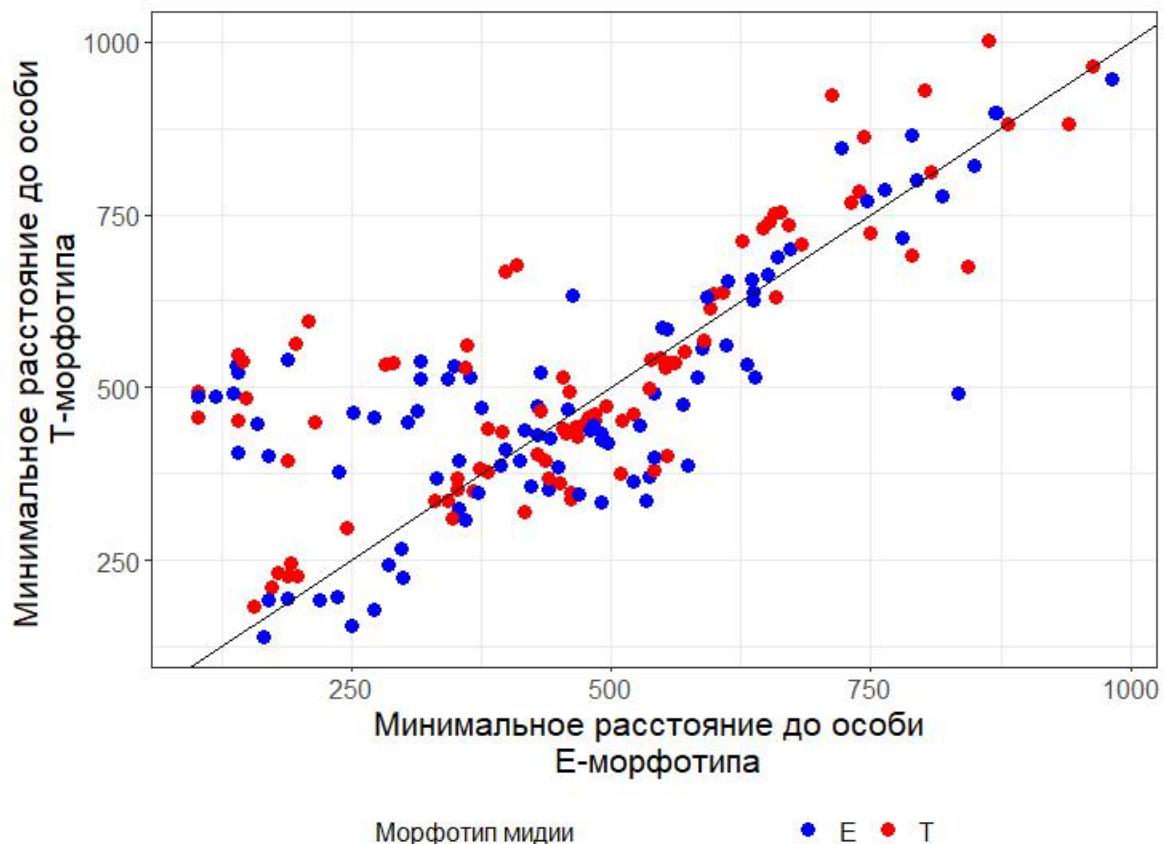


Рис.4 Зависимость минимальных расстояний от каждой мидии до особей разных морфотипов на садках ЕТ типа.

Если бы гипотеза про формирование дружественно мидиями своего морфотипа была верна, то наблюдалось бы скопление точек в двух углах (верхний левый и нижний правый) с минимальным расстоянием до мидии своего морфотипа и максимальным до мидии другого морфотипа. Также присутствовали бы точки одиночных мидий,

расположенных на большом расстоянии от других особей разных морфотипов (правый верхний угол).

Так как мы этого не наблюдаем можно сделать вывод, что гипотеза опровергнута и мидии формируют друзы из особей разных морфотипов, и отсутствует закономерность в поселении мидии рядом с мидиями своего морфотипа.

На рисунке 5 представлены значения медиан расстояний от мидии до всех остальных особей. Медиана расстояний в садках типа (Edominate) меньше, чем в садках других типов. Построенная линейная модель показывает, что данные различия имеют статистически значимый характер (табл. 1). Из этого можно сделать вывод, что в садках с преобладанием мидий Е-морфотипа формируются более плотные агрегации.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что мидии формируют друзы, не выбирая соседей в зависимости от морфотипа. Однако, Мидии Е-морфотипа, находясь в чистых населениях более агрегированы, чем в смешанных.

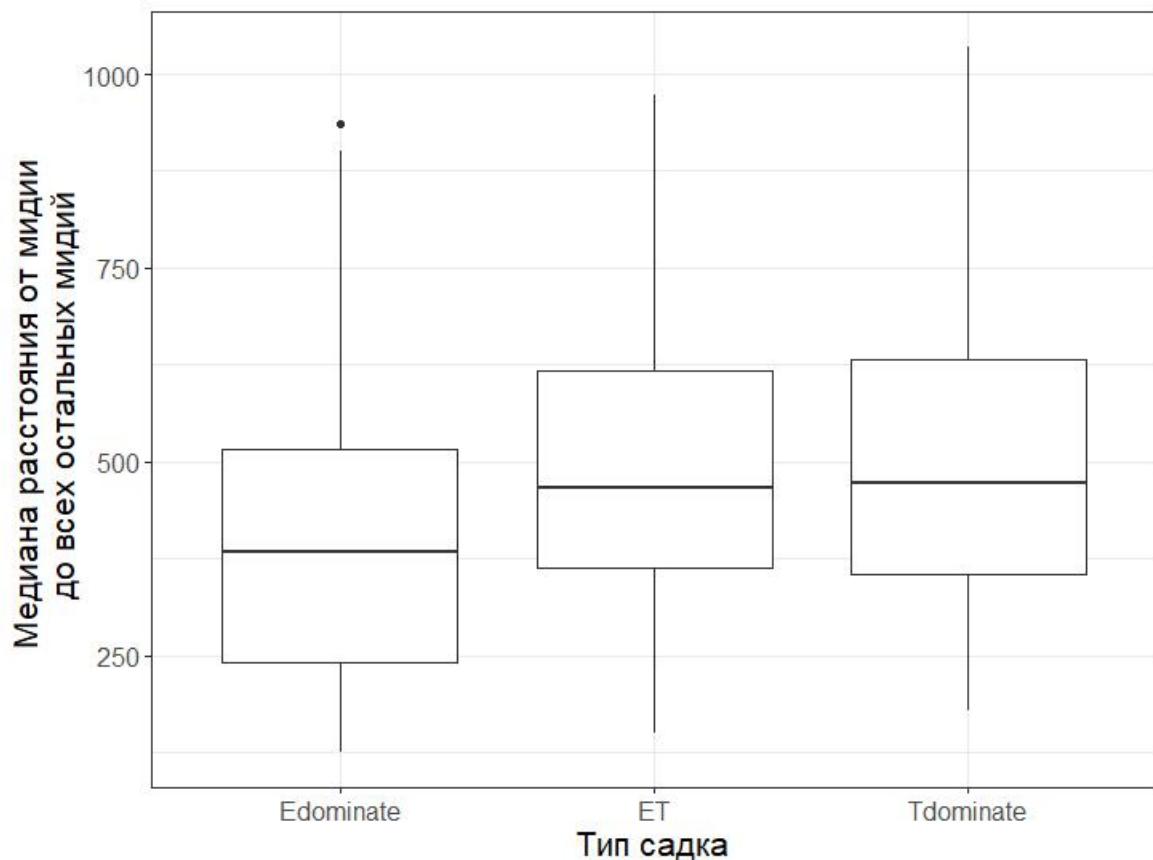


Рис.5 Распределение медиан до ближайшего соседа в садках трех типов.

Таблица 1. Параметры модели, описывающей связь между медианой расстояний от мидии до всех остальных мидий и типом садка. Базовым уровнем в модели является садки типа «Edominate».

	Оценка параметра модели	Стандартная ошибка оценки параметра	Уровень значимости
Intercept	402.30	13.89	< 2e-16 ***
ET	85.67	19.59	1.47e-05 ***
Tdominate	90.06	19.62	5.51e-06 ***

Статистически значимых различий по количеству агрегаций в садках разных типов выявлено не было. Однако на рисунке 6 видна тенденция: наибольшее количество агрегаций наблюдается в садках типа Tdominate. А в садках Edominate количество агрегаций ниже.

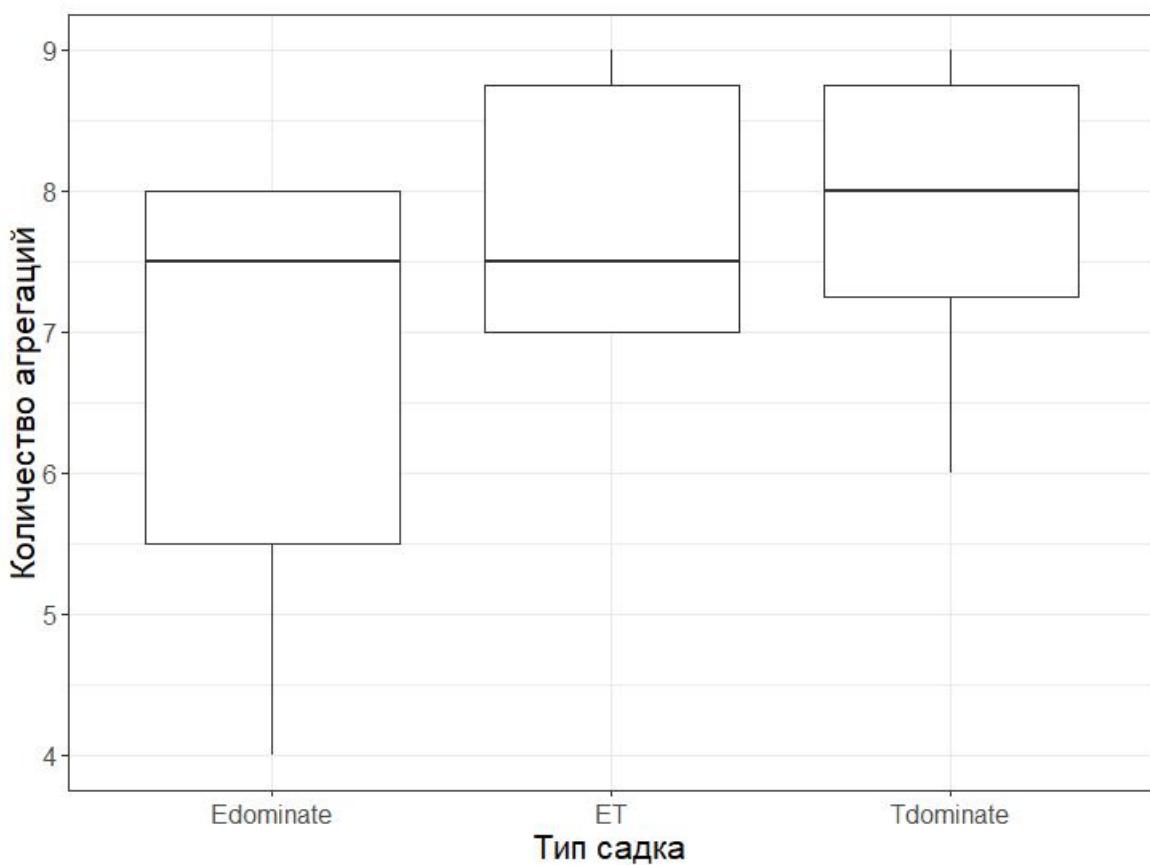


Рис.6 Количество агрегаций на садках разных типов.

Таким образом, следует, что агрегации мидий формируются, не основываясь на сходстве морфотипов особей. Мидии перемешиваются случайным образом. Однако, формирование агрегаций в чистых поселениях зависит от того, какие мидии их формируют. Мидии Е-морфотипа формируют более плотные агрегации. В то же время мидии Т-

морфотипа формируют агрегации менее плотные, но включающие в себя меньшее количество особей. Последнее может быть связано с тем, что у мидий разных морфотипов наблюдаются различные стратегии прикрепления к субстрату. Мидии Т-морфотипа выделяют больше биссусных нитей и прикрепляются крепче (Кириллов, 2017), используя в качестве субстрата любые предметы. Из-за этого мидии данного морфотипа, однажды прикрепившись, не имеют возможности менять место свое агрегации. Мидии Е-морфотипа более подвижны и имеют тенденцию прикрепляться к особям своего вида. Поэтому агрегации, формирующиеся мидиями Е-морфотипа более плотные и количество агрегаций в них меньше.

Выводы

1. Мидии формируют агрегации, не основываясь на морфотипы соседних мидий.
2. Агрегации, формируемые мидиями Т-морфотипа, отличаются от агрегаций мидий Е-морфотипа.

Благодарности

Выражаю огромную благодарность моему непосредственному научному руководителю Вадиму Михайловичу Хайтову за его неоценимую помощь. Также благодарю работников Кандалакшского заповедника, предоставивших возможность провести данный научный эксперимент. Благодарю всех участников 55-й Беломорской экспедиции лаборатории экологии морского бентоса, помогавших мне в сборе материала для исследований.

Литература

1. Золотарев, В. Н., & Шурова, Н. М. (1997). Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus*. Биология моря, 23(1), 26-30.
2. Кириллов О. Различие силы прикрепления мидий с разных субстратов в одинаковых условиях. Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). - Санкт-Петербург, 2017.
3. Хайтов В. М. Сообщество донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения): дис. ... канд. биолог. наук : 03.00.08 / В. М. Хайтов. – СПб., 1999. – 378 с.
4. Хайтов В. М., Зайчикова А. А. (2017). История формирования совместных поселений *Mytilus edulis* Linnaeus и *M. trossulus* Gould в Кандалакшском заливе Белого моря. Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. – СПб, 2017. 229-232.

- 5.Beaumont, A. R., Hawkins, M. P., Doig, F. L., Davies, I. M., & Snow, M. (2008). Three species of *Mytilus* and their hybrids identified in a Scottish Loch: natives, relicts and invaders?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(2), 100-110.
- 6.Buschbaum, C., Dittmann, S., Hong, J. S., Hwang, I. S., Strasser, M., Thiel, M., ... & Reise, K. (2009). Mytilid mussels: global habitat engineers in coastal sediments. *Helgoland Marine Research*, 63(1), 47.
- 7.Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J. L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., & Theraulaz, G. (2005). Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal behaviour*, 69(1), 169-180.
- 8.Katolikova, M., Khaitov, V., Väinölä, R., Gantsevich, M., & Strelkov, P. (2016). Genetic, ecological and morphological distinctness of the blue mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea. *PLoS One*, 11(4), e0152963.
- 9.Liu, G., Stapleton, E., Innes, D., & Thompson, R. (2011). Aggregational behavior of the blue mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus*: a potential pre-zygotic reproductive isolation mechanism. *Marine Ecology*, 32(4), 480-487.
- 10.Parrish, J. K., & Edelstein-Keshet, L. (1999). Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284(5411), 99-101.
- 11.Parrish, J. K., & Hamner, W. M. (Eds.). (1997). *Animal groups in three dimensions: how species aggregate*. Cambridge University Press.
- 12.Parrish, J. K., Viscido, S. V., & Grunbaum, D. (2002). Self-organized fish schools: an examination of emergent properties. *The biological bulletin*, 202(3), 296-305.
- 13.R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. RFoundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 14.Seed, R., & Suchanek, T. H. (1992). Population and community ecology of *Mytilus*. *The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture*, 25, 87-170.

Елизавета Владыченко

Многолетние изменения формы раковины двустворчатого моллюска *Macoma balthica* в мелководном заливе Белого моря

Проверяли гипотезу о том, что форма раковины моллюска *Macoma balthica* демонстрирует направленные многолетние изменения. Изучали индекс уплощённости, отношение высоты раковины к ее толщине, в пробах из Илистой губы, собранных в 1997-2018 гг. Было показано, что тренд действительно существует, раковина моллюсков становится все более вздутой.

Введение

Macoma balthica - морской двустворчатый моллюск, относящийся к семейству Tellinidae. Этот моллюск обитает на илисто-песчаных грунтах как в приливно-отливной зоне, так и в сублиторали. По типу питания является собирающим детритофагом. Питаются макомы, собирая длинными червеобразными сифонами детрит с поверхности грунта. Моллюски обычно закапываются в ил или мелкий песок на глубину от 2 до 10 см (Назарова, 2015).

Одной из важных черт популяций этого моллюска является их нестабильность (Наумов, 2006). Она проявляется, как в непостоянстве численности моллюсков (Назарова, 2015), так и циклических изменениях размерно-возрастной структуры (Наумов, 2006). Помимо широких вариаций демографической структуры, для поселений этого моллюска характерна высокая изменчивость окраски раковины и ее формы. Было показано, что раковины моллюсков с разных сторон Атлантического океана сильно отличаются как по окраске, так и по их форме (Beukema, Meehan, 1985). Как цвет, так и форма раковин варьирует и в широтном направлении в популяциях (Beukema, Meehan, 1985).

Помимо нестабильности демографических характеристик популяций *M. balthica* наблюдаться многолетние изменения в морфометрических характеристиках, описывающих форму раковины (Genelt-Yanovskiy et. al., 2017). При этом известно, что форма раковины может находиться под контролем факторов окружающей среды (Sokolowsky et al., 2008). Это означает, что многолетние изменения параметров среды могут приводить к изменениям и в форме раковин моллюсков. Например, в исследовании Е.А.Генельта-Яновского с соавторами (Genelt-Yanovskiy et. al., 2017) было показано, что форма раковины маком, населяющих один и тот же биотоп, может сильно различаться в разные годы. Так в эстуарии реки Лувеньга моллюски, собранные в 1997 году, были значимо более уплощенными, чем моллюски, собранные в 2015 г. (Genelt-Yanovskiy et. al., 2017).

В непосредственной близости о эстуария р. Лувенъга, где был описан феномен изменения формы раковины, в течении многих лет проводится мониторинг сообществ бентоса в сублиторали Илистой губы о. Горелого (Хайтов, 1999). Поскольку *M. balthica* является одним из самых массовых видов бентоса в этой акватории (Хайтов, 1999) и существуют коллекции, включающие сборы моллюсков из этого места в разные годы, появилась возможность проверить на материале многолетних наблюдений, действительно ли наблюдаются изменения формы раковины этого моллюска.

В связи с этим, целью данной работы было выяснить существуют ли многолетние тенденции в изменении формы раковины. В рамках этой цели были сформулированы следующие задачи:

1. Оценить на материале многолетних наблюдений действительно ли наблюдается тренд в изменении формы от более плоской к более округлой раковине.
2. Выяснить, связан ли этот тренд с изменениями демографических характеристик популяции.

Материал и методика

Описание места сбора материала

Сбор материала проходил на территории Кандалакшского Государственного заповедника в Илистой губе о. Горелого (Рис. 1).

Илистая губа – небольшой залив, вдающийся в остров Горелый. Остров входит в состав Лувенъгского архипелага (Кандалакшский залив Белого моря). Площадь литорали Илистой губы составляет около 5100м^2 , площадь сублиторали – 8100м^2 (Александров, Нинбург, 1983). Максимальная глубина достигает 7 метров. Акватория достаточно хорошо защищена от ветров и волн. Грунт Илистой губы достаточно однороден и представлен засыпанным песком с небольшой примесью камней.

Сбор и первичная обработка материала

Материалом для данной работы послужили результаты мониторинга сообществ Илистой губы в период с 1992 г. по 2018г. Взятие проб осуществлялось в зимний период 1992-2014 (конец декабря - начало января, годом взятия проб считался год января) и летом 2018 (июль) годов.

Пробы в зимний период собирались на стандартной сетке из 20 станций (Рис. 1), привязка которых осуществлялась по системе стационарных береговых колов (Хайтов, 1999). Поскольку в данной акватории *M. balthica* демонстрируют высокие обилия только на мелководьях, поэтому для дальнейшего анализа сборов, проведенных в зимние периоды, был использован материал только станций: 1, 5, 9, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20. Однако в разные годы был использован материал разных станций. Летом 2018 г. пробы располагались без привязки к стандартным станциям, но на глубине, соответствующей глубине стандартных станций (Рис. 1).

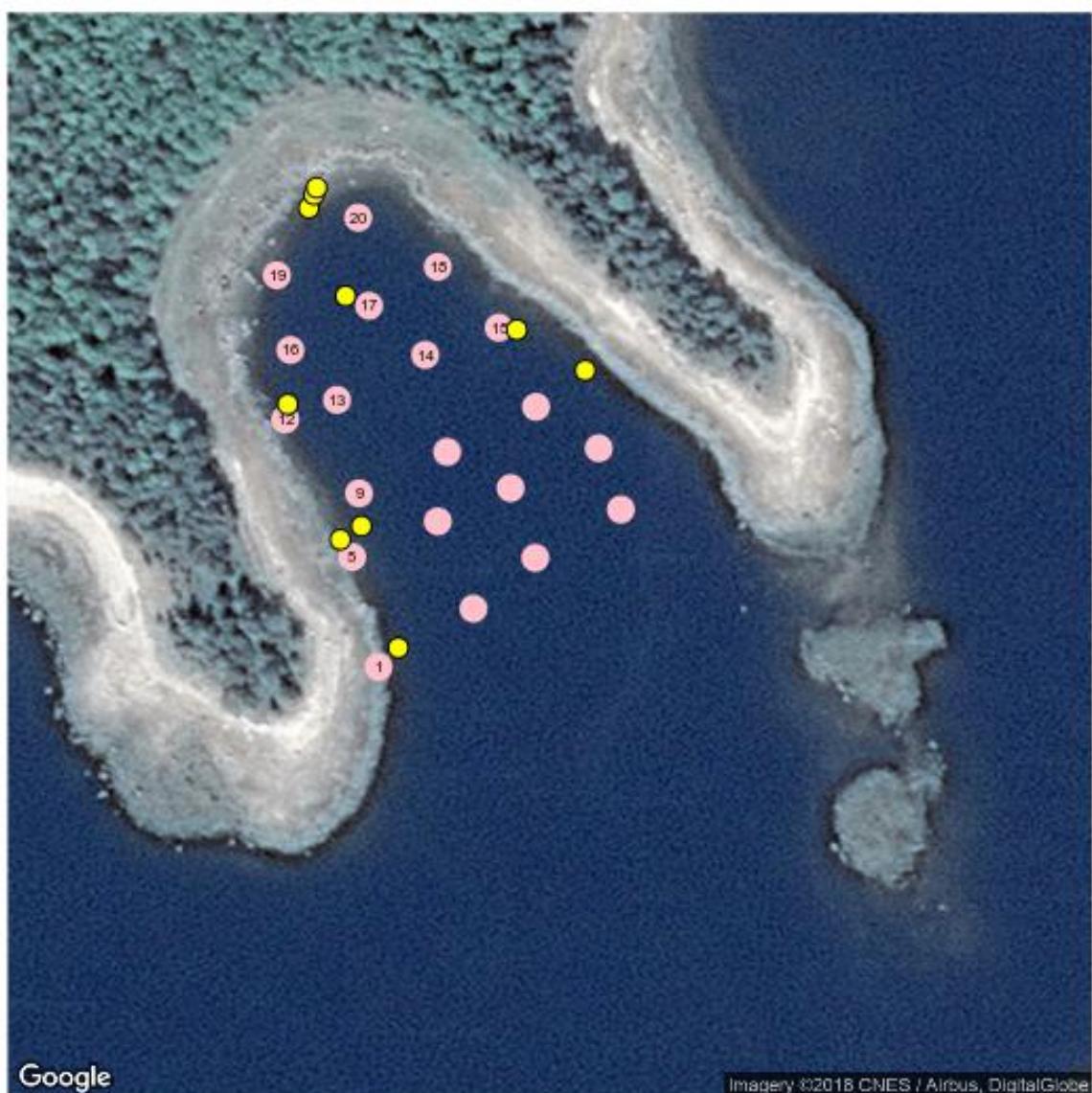


Рисунок 1. Расположение станций на акватории Илистой губы о. Горелого. Большиими кружками обозначена сеть стандартных станций, пронумерованы только станции, расположенные в мелководной части акватории. Маленькими кружками обозначены точки сбора проб летом 2018 года.

Для сбора проб применялся дночерпатель Петерсена с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$. Зимой на каждой станции бралось по 4 пробы, а летом 2018 г. – по 2 пробы. Пробы, взятые на каждой станции, объединялись. Таким образом, зимой на каждой станции материал был получен с площади $1/10 \text{ м}^2$, а летом - $1/20 \text{ м}^2$. Во всех случаях пробы были промыты через сито с диаметром ячей 0,5 мм. Из пробы были выбраны все моллюски *M. balthica* и зафиксированы в 4% растворе формалина.

Измерение раковин

У каждого моллюска, извлеченного из формалина и отмытого пресной водой, было измерено три параметра (Рис. 2):

- длина (L), как расстояние от переднего края раковины до сифонального края;
- ширина (B), как максимальное расстояние между левой и правой створками при рассмотрении со стороны вершины;
- и высота (H), как расстояние от вершины до противоположного ей брюшного края раковины.

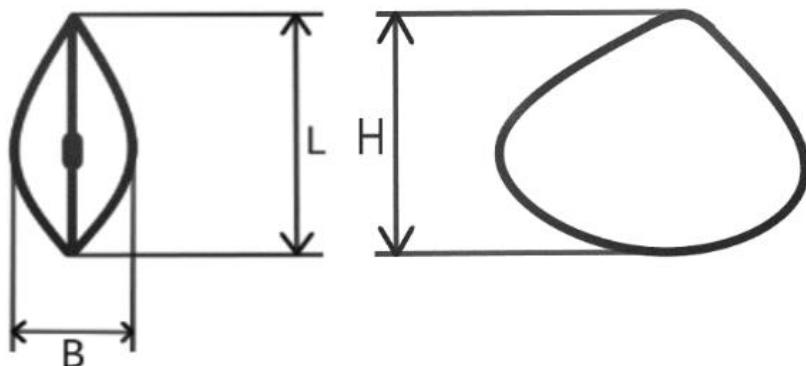


Рисунок 2. Схема измерения раковины *Macoma balthica*. Слева вид со стороны вершины. L - длина, B - ширина, H - высота раковины.

Результаты измерений далее были сведены в электронные таблицы. Количество проб и моллюсков в них в соответствии с годами приводится в Таблице 1.

Таблица 1. Количество дночерпательных проб и количества моллюсков в них в разные годы.

Год	Номера станций	Общее количество моллюсков
1992	1, 5, 12, 15, 16, 17, 18, 20;	149
1994	16;	14
1995	1, 13, 15;	154
1996	9, 16, 19, 20;	187
1997	12, 13, 17;	156
1998	5, 16;	161
1999	1, 13, 19, 20;	464
2000	5, 9, 15, 17;	460
2002	13;	250
2003	18, 20;	152
2004	16, 18;	99
2005	12, 15;	77
2006	16, 17, 18;	126
2014	5, 9, 14, 15, 18;	131
2018		593

Статистический анализ

В качестве исследуемой величины было взято отношение высоты раковины (H) к ее ширине (B) (здесь и далее HB). HB мы рассматривали, как «индекс уплощенности» - чем выше значение этого параметра тем более плоской является раковина, соответственно, чем меньше этот показатель, раковина более вздутая (Рис. 3).

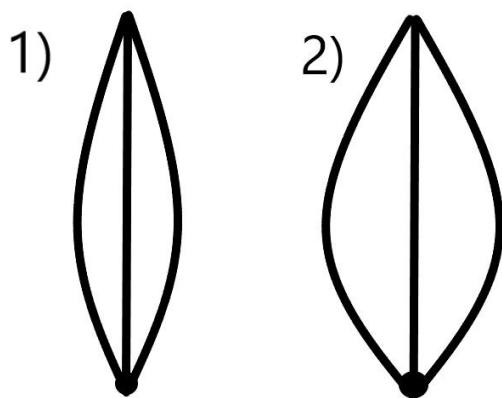


Рисунок 3. Схематичное изображение уплощённой (1) и вздутой (2) раковины.

На базе всего материала было вычислено среднее значение НВ с которым сравнивались частотные распределения НВ в каждый отдельный год. Это позволило оценить общие тенденции отклонений от общего среднего в те или иные годы. Если модальное значение в тот или иной год было выше среднего, то это рассматривалось, как положительная «аномалия», если модальное значение было ниже среднего – как отрицательная «аномалия». Далее мы рассмотрели соотношение положительных и отрицательных аномалий за весь период наблюдений.

Для оценки связи между возрастом и размером моллюсков мы воспользовались уравнением роста, приведенным в работе Н. В. Максимовича и соавторов (1992). Важно отметить, что параметры этого уравнения были подобраны для моллюсков, обитавших в сублиторали губы. Однако, поскольку нас интересовали лишь относительные изменения размера, происходящие с возрастными когортами от года к году, мы использовали это уравнение и для материала из сублиторали Илистой губы. На основе этого уравнения для каждой особи, для которой известен размер мы вычислили ее приблизительный возраст. Далее, используя вычисленные значения возраста, мы смогли приблизительно выделить из общей массы моллюсков особей, единовременно осевших в тот или иной год.

Для анализа связи индекса уплощенности (зависимая переменная) и теми или иными предикторами был применен регрессионный анализ. Для анализов мы использовали логарифмы индексов НВ (это было необходимо для стабилизации дисперсии), а в качестве предикторов в разных моделях выступали год взятия проб, длина раковины моллюска и возрастная группа.

Вся статистическая обработка данных производилась с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2019).

Изложение и обсуждение результатов

Многолетние изменения в размерно-возрастной структуре

На Рисунке 4 приведены частотные распределения длины раковины моллюсков в разные годы. Можно заметить, что размерная структура была нестабильна. В некоторые годы, например, в 1999 и 2018, явно наблюдается всплеск обилия молоди, а в другие годы большее количество моллюсков среднего размерного класса.

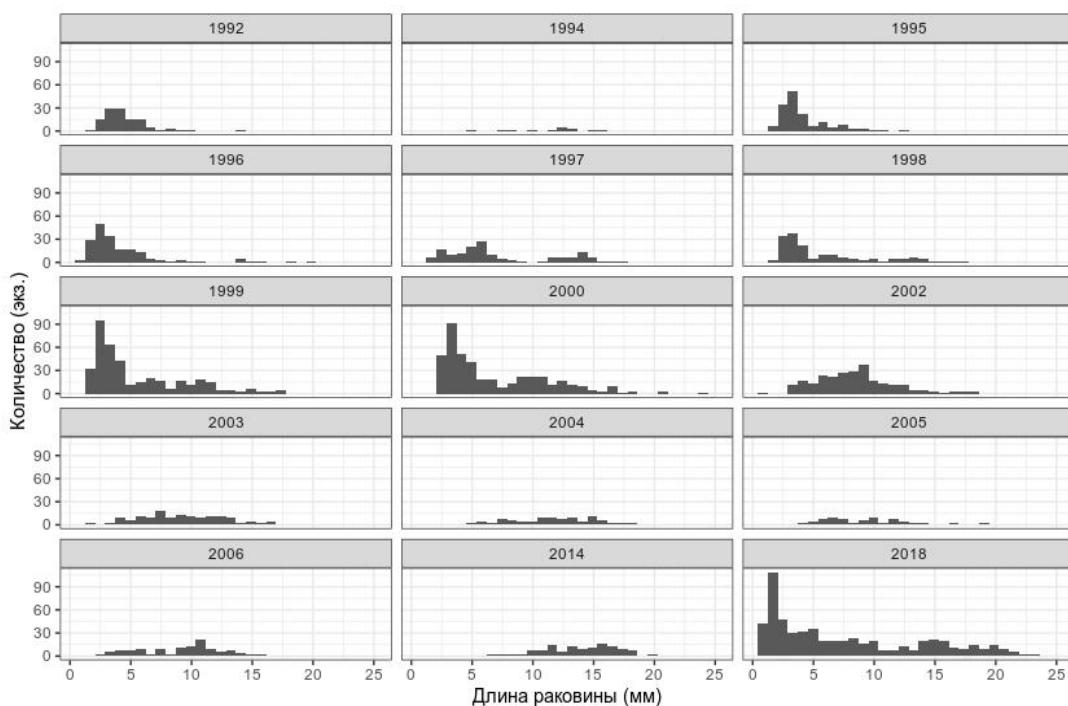


Рисунок 4. Частотное распределение длины раковины моллюсков в разные годы.

Многолетние изменения частотного распределения индекса НВ

Из данных, приведенных на рисунке 5, видно, что в распределении индекса НВ явных признаков полимодальности не наблюдается. То есть мы не можем говорить о том, что в популяции вида есть совокупность более шаровидных моллюсков, отделенная от совокупности более плоских. Однако степень преобладания тех или иных форм можно оценить по положению модального значения индекса НВ в тот или иной год наблюдений относительно общего среднего (Рис. 6). Можно выделить годы, в которые наблюдалась положительная аномалия и отрицательная аномалия. При этом в начале наблюдений (в 1992, 1995, 1997 годы) были в основном положительные аномалии (Рис. 6). Однако после 1999 года все аномалии стали отрицательные (Рис. 6). Это означает, что в начале наблюдений в популяции преобладали более плоские формы раковин, а в более поздние периоды

произошло смещение в сторону более шарообразных раковин. Соотношение положительных и отрицательных аномалий за весь период наблюдений составляет 5:10.

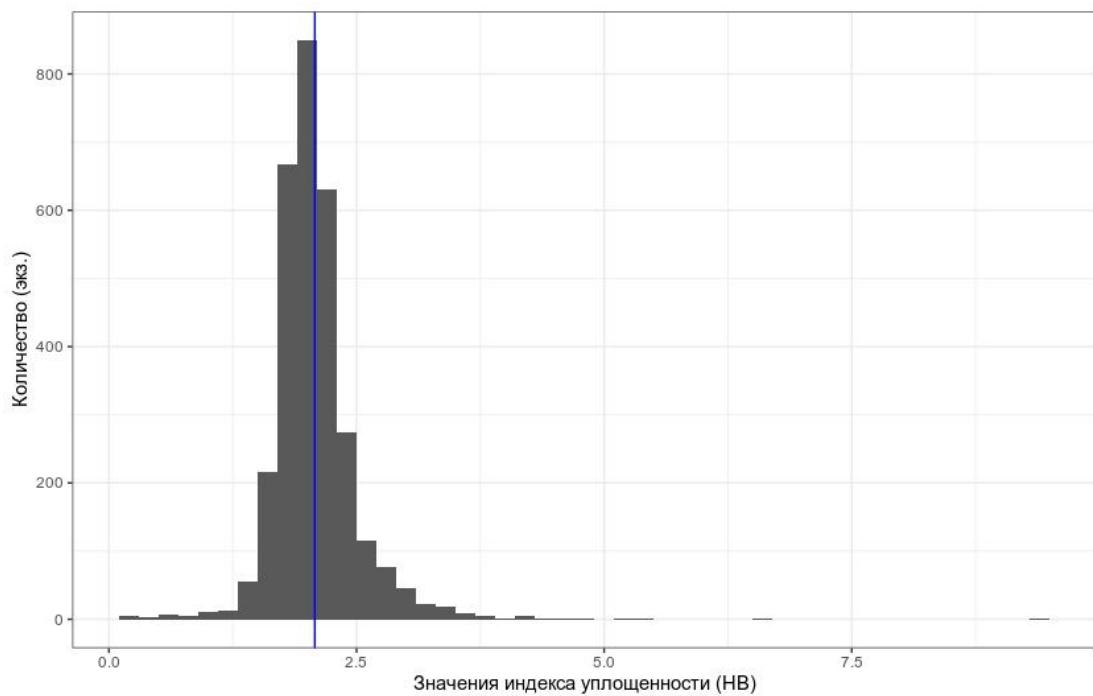


Рисунок 5. Частотное распределение индекса HB. Данные всех годов объединены. Вертикальная линия отражает общее среднее значение.

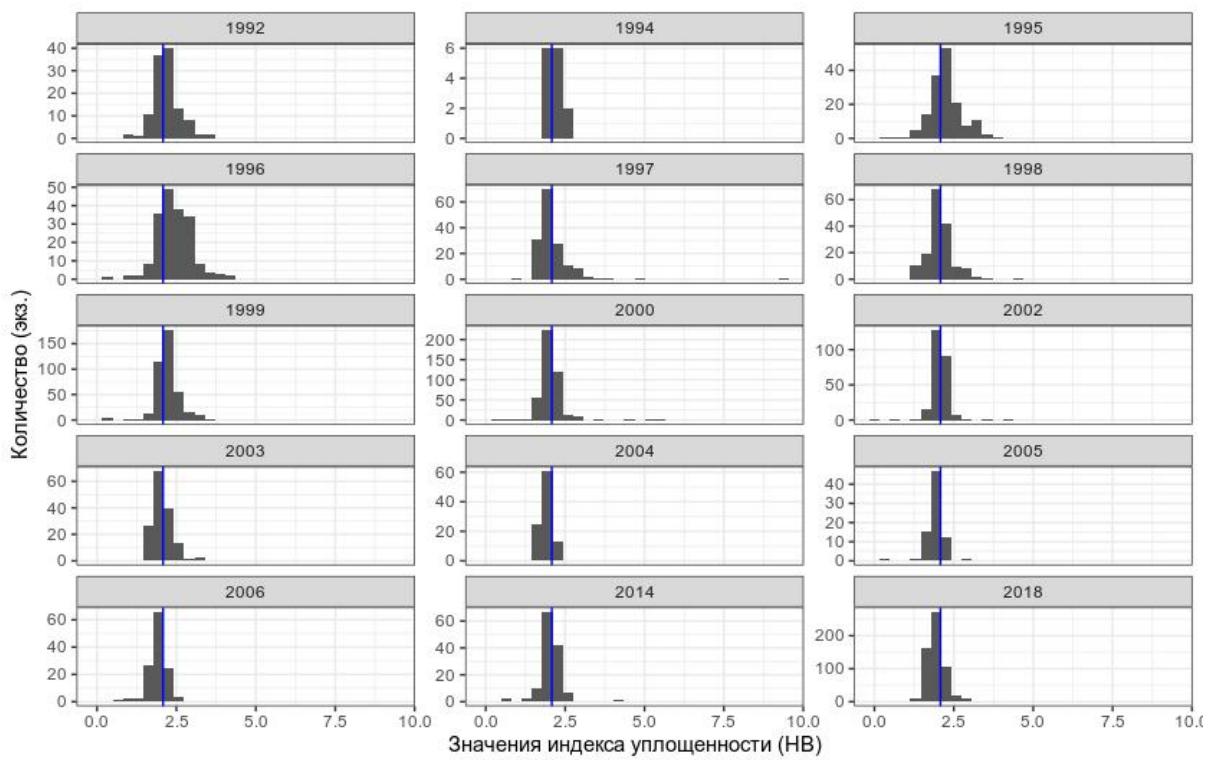


Рисунок 6. Частотное распределение индекса уплощённости. Синяя линия обозначает среднее значение в разные годы.

Для описания значимости многолетних тенденций к уменьшению индекса уплощённости был проведён регрессионный анализ, результаты которого демонстрирует Таблица 2.

Таблица 2. Параметры линейной модели, отражающей связь между индексом уплощённости, годом взятия проб и длиной моллюска.

Параметр модели	Значение параметра	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Свободный член	8.3932	0.9268	9.05	<0.001
Год	-0.0038	0.0005	-8.19	<0.001
Длина	-0.0104	0.0008	-13.175	<0.001

Из данных, приведённых в Таблице 2, видно, что переменная НВ сильно зависит от года: по мере увеличения времени происходит падение НВ. При этом включение в модель

длины говорит о том, что многолетние изменения формы раковины нельзя связать с изменением размера моллюсков.

Вместе с тем, с увеличением времени могут изменяться не только размеры, но и возраст. У старых моллюсков размеры могут отличаться слабо, но индекс уплощенности может существенно отличаться. Мы видели, что в некоторые годы в акватории были представлены только старые моллюски (Рис. 4), что и могло привести к появлению связи индекса уплощенности со временем. Поэтому мы решили проследить как меняется НВ в одной возрастной когорте.

Для выделения такой когорты мы воспользовались тем фактом, что в 1999 г. произошло массовое оседание молоди (Рис. 4). Далее эта возрастная когорта прослеживается в частотных диаграммах на протяжении нескольких последующих лет. Используя уравнение роста (см. главу “Материал и методика”) мы вычислили возраст моллюсков. Приняв, что особи, представленные в акватории в январе 1999 года, имеют возраст 1 год, мы можем отобрать особей этой же генерации в 2000, которые будут иметь возраст 2 года. В 2001 году - 3 года и т.д. Для этих особей мы провели регрессионный анализ и проанализировали связь между индексом уплощенности и возрастом (Табл. 3). Полученные результаты показывают, что между возрастом и индексом уплощенности существует значимая связь. По мере увеличения возраста НВ падает.

Таблица 3. Параметры линейной модели, отражающей связь между индексом уплощённости, годом взятия проб, возрастом и длиной моллюска.

Параметр модели	Значение параметра	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Свободный член	8.3836	0.928	9.034	<0.001
Год	-0.004	0.0005	-8.185	<0.001
Возрастная группа(молодь)	0.0033	0.0154	0.213	0.832
Длина	-0.0101	0.0015	-6.987	<0.001

Полученные данные, говорят о том, что в анализе многолетней динамики индекса уплощенности необходимо учитывать не только год и размер моллюсков, но и возраст последних. Поскольку возраст особей был оценен достаточно грубо, мы разделили всех моллюсков всего на две возрастные группы. Средний возраст всех моллюсков составляет 3

года. Исходя из этого, мы разделили популяцию на молодь (3 года и менее) и старые (больше 3 лет). Регрессионный анализ не выявил значимой связи индекса уплощенности с возрастной группой, но выявил отрицательную связь с размером моллюсков и годом.

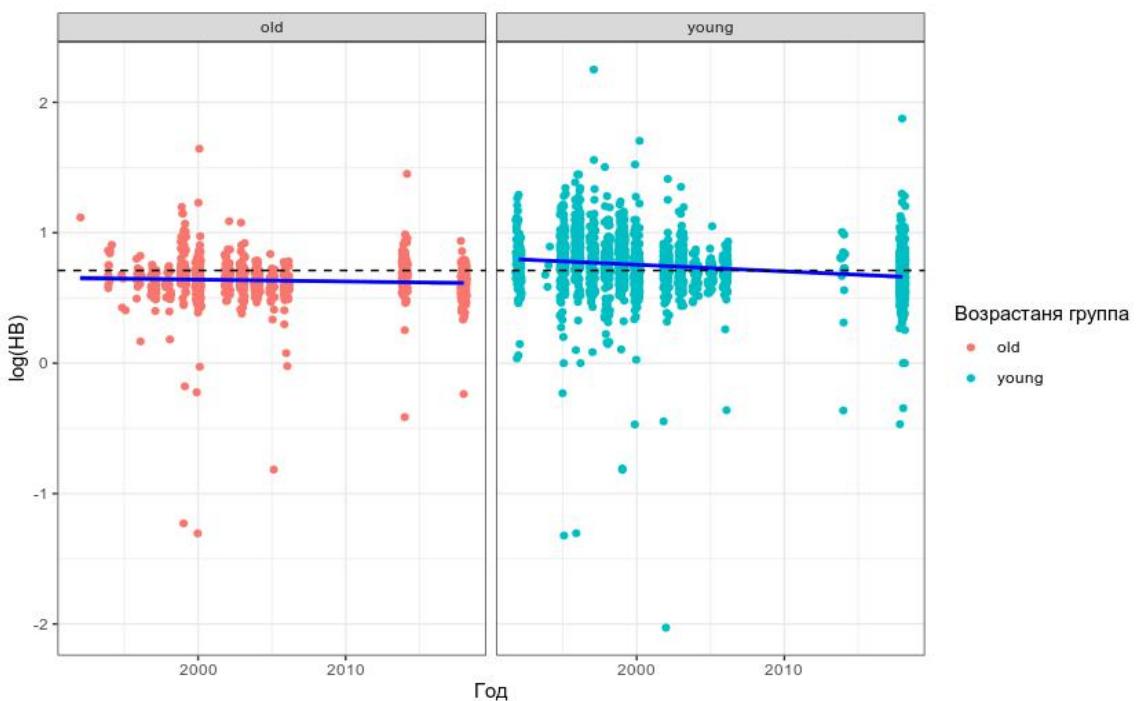


Рисунок 7. Многолетние изменения индекса уплощенности у старых и молодых моллюсков в соответствии с моделью, описанной в Таблице 3. Для построения графика размер моллюска был взят, как среднее значение. Сплошная линия, проходящая через облако точек, - линия регрессии. Пунктирная линия демонстрирует многолетнее среднее значение индекса уплощенности.

Таким образом, действительно, за время наблюдений индекс уплощенности снизился (моллюски стали более шаровидными) как среди молодых моллюсков, так и среди старых особей. Однако мы видим (Рис. 7), что у молодых особей в начале наблюдений индекс уплощенности был выше среднего, а в последние годы он стал ниже среднего. У старых моллюсков НВ во все годы было ниже среднего. То есть положительные аномалии в индексе НВ, которые мы наблюдаем в последние годы (рис. 7), скорее всего определяются изменениями именно молодой части популяции.

Таким образом, мы выявили статистически значимый тренд в многолетних изменениях формы раковины. Раковины, действительно, становятся более вздутыми. При этом эти изменения нельзя связать ни с динамикой размерной структуры, ни с динамикой возрастной структуры популяции. Финальная модель (Табл. 3, Рис. 7) включала в себя наравне со

временем еще и возраст и размеры моллюска, влияние последних таким образом, было исключено.

Причины перехода к более округлым формам моллюскам пока не ясны. Это может быть связано с изменениями климатических и гидрологических параметров (температура, соленость), которые могли повлиять на скорость роста моллюсков. Скорость роста может определять и форму раковины моллюска (Наумов, 2006). Другое объяснение — это отбор со стороны хищников. В Илистой губе живёт большое количество морских звёзд (Куклина, 2004), которые активно питаются макомами (Жернакова, 2003). Поэтому изменение формы раковины может быть результатом выедания более плоских моллюсков хищниками. Однако для проверки этой гипотезы необходимы дополнительные экспериментальные исследования.

Выводы

1. В результате исследований было выяснено, что тренд в изменении формы от более плоской к более округлой раковине от года к году существует.
2. Явной связи представленного тренда с демографической структурой популяции не наблюдается.

Благодарности

Благодарю Администрацию “Кандалкшского Заповедника” за предоставление возможности проведения ежегодной научной деятельности на территории заповедника. Так же выражаю огромную благодарность моему научному руководителю В.М. Хайтову за терпение и поддержку.

Список литературы

1. Александров Д. А., Нинбург Е. А. Исследования бентоса мелководных губ белого моря. - 1983.
2. Жернакова Д. Феномен питания морских звёзд *Asterias rubens L.* в сублиторали о. Ряжкова. - Санкт-Петербург, 2003.
3. Куклина Е. Механизм многолетней динамики численности морских звёзд *Asterias rubens L.* в сублиторали Илистой губы (Лувенъгский архипелаг, Кандалакшский залив, Белого моря). - Санкт-Петербург, 2004.
4. Максимович Н. В., Герасимова А. В., Кунина Т. А. производственные свойства поселения *Macoma balthica L.* в губе Чупа (Белое море). - Санкт-Петербург, 1992.
5. Назарова С.А. Организация поселений *Macoma Balthica* (Linnaeus, 1758) в осущененной зоне Белого и Баренцева морей. - Санкт-Петербург, 2015.
6. Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. - Санкт-Петербург, 2006.
7. Хайтов В.М. Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях Белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения). - 1999.
8. Beukema J.J., Meehan B.W. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*. - 1985.
9. Genelt-Yanovskiy E. A., Aristov D. A., Poloskin A. V., Nazarova S. A. Trends and drivers of *Macoma balthica L.* dynamics in Kandalaksha Bay, the White Sea. - 2017.
10. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
11. Sokolowski A., Pawlikowski K., M. Wolowicz, P. Garcia Shell Deformations in the Baltic Clam *Macoma balthica* from Southern Baltic Sea (the Gulf of Gdansk): Hypotheses on Environmental Effects. - 2008.

Алена Евдокимова, Рената Нематова

Хищники, как фактор, регулирующий структуру смешанных поселений *Mytilus edulis* и *M.trossulus* в Кандалакшском заливе Белого моря

Изучалась роль морских звезд и куликов-сорок в формировании структуры смешанных поселений мидий рода *Mytilus*. С различных мидиевых банок были собраны мидии и проанализировано соотношение долей Т-морфотипа среди живых и съеденных моллюсков. В результате было выяснено, что оба хищника предпочитают *M.trossulus*, эффективно сокращая их долю в смешанных поселениях. Тем самым хищники выступают в качестве биотического фактора, регулирующего структуру поселения мидий.

Введение

В Кандалакшском заливе Белого моря обитает два морфологически сходных вида мидий *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* (Стрелков и др., 2012). *M.trossulus* является инвазивным видом, который в XX веке был занесен кораблями с побережья Северной Америки (Стрелков и др., 2012). Эти виды образуют смешанные поселения в различном соотношении, что может объясняться воздействием либо абиотических факторов (Хайтов и др., 2017), таких как соленость, близость к портовым сооружениям; либо биотических факторов, то есть хищников, которые регулируют количество мидий в популяции (Khaitov et al, 2018). Одними из самых важных хищников, потребляющих мидий в сублиторали Белого моря, являются морские звезды (Наумов, Оленев, 1981). На литорали мидиями питаются многие виды птиц (Бианки и др., 1975). Однако к числу наиболее специализированных потребителей мидий относятся кулики-сороки (Nehls G. et al, 1997). Известно, что морские звезды могут выедать значительную часть популяции мидий. Кулики-сороки могут потреблять до 3% популяции мидий в год (Nehls G. et al, 1997).

Уже был проведен ряд исследований, выясняющих, мидий какого вида с большей вероятностью выберет хищник. Результаты работы о предпочтениях куликов-сорок (Нематова, Евдокимова, 2018) показали, что птицы выбирают моллюсков, близких к *M.trossulus*, однако в этой работе исследовалась только одна точка сбора материала, и нельзя было достоверно сказать, какие результаты были бы на мидиевой банке с другим соотношением видов. По предпочтениям морских звезд так же были проведены работы (Khaitov et al, 2018), указывающие на выбор звездами мидий, близких к *M.trossulus*, однако в них ставился эксперимент, поэтому неизвестно, можно ли перенести результаты на естественную среду.

В этой работе нашей целью было выяснить, способны ли эти два хищника регулировать структуру естественных смешанных поселений *M.edulis* и *M.trossulus*.

Материалы и методы

Места сбора

Материалом работы стали сборы, проведенные Лабораторией Экологии Морского Бентоса (гидробиологии) летом 2018 и 2019 года. Материал для исследования звезд в качестве хищников был собран с мидиевых банок, расположенных вблизи о. Куричек (66.99003 N, 32.58361 E) и между о. Горелый и о. Каменный (далее обозначается, как Лувеньга) (67.09726 N, 32.67953 E). Места сбора выбирались, исходя из большого количества морских звезд на мидиевых банках. Материал для описания питания куликов-сорок был собран с четырех точек, где по результатам наблюдений сотрудников Кандалакшского заповедника наблюдались массовые скопления куликов: Восточное побережье о. Ряжков (67.03016 N, 32.554416 E), корга на входе в Воронью губу (66.932523 N, 32.512762 E), мидиевая банка в проливе между о. Телячий и о. Олений (67.106342 N, 32.322750 E), мидиевая банка в Вороньей губе Vor 4 (66.934269 N, 32.506908 E) и мидиевая банка на о. Куричек (66.9833 N, 32.5833 E; материал, собранный с последней точки, был использован в нашей предыдущей работе, Нематова, Евдокимова, 2018).

Методика сбора материала в местах кормления морских звезд

Для сбора материала в местах кормления морских звезд привлекался водолаз, который, перемещаясь над дном на глубине около 1.5 м, выискивал точки, соответствующие трем типам. Точки первого типа – это участки дна, не занятые скоплениями звезд, на которых при визуальном наблюдении все мидии были живыми. На таких точках брали пробы с помощью рамки площадью 1/182 м². Точки второго типа – это участки дна, покрытые плотными агрегациями морских звезд. Водолаз помещал рамку 1/182 м² непосредственно на агрегацию так, чтобы в рамку попали и звезды, и мидии, находящиеся под скоплением звезд. Точки третьего типа – участки дна, на которых визуально звезд было мало, но при этом просматривались многочисленные открытые створки мертвых моллюсков. На таких участках бралась проба с помощью рамки 1/20 м². Выбор рамки большего размера в последнем случае был обусловлен тем, что обилие живых особей на таких участках было невелико. Далее пробы на участках первого типа будут обозначаться, как «Нет агрегации», второго типа – «Агрегация звезд» и третьего типа - «Z».

При дальнейшей обработке материал был промыт на сите с диаметром ячей 3 мм. Если в пробе находились морские звезды, они отделялись от моллюсков. Из каждой пробы мидий были выбраны живые и предположительно съеденные (мертвые моллюски с двумя соединенными створками и без мягких тканей) мидии больше 10 мм. Все живые моллюски были сварены, из них были удалены мягкие ткани, а створки высушены. Створки мертвых съеденных моллюсков были отмыты от ила и также высушены. Морские звезды были взвешены с точностью до одной десятой грамма.

Методика сбора материала в местах кормления куликов-сорок

В отливное время на поверхность подходящей мидиевой банки случайным образом располагалась квадратная рамка со сторонами 100 см, разделенная леской на квадраты со стороной 10 см. Эта рамка обозначала учетную площадку, с которой затем собирался материал.

Каждый квадрат площадки был осмотрен; из каждого собирались мертвые створки мидий, которые были соединены между собой лигаментом и были видны с поверхности. После этого со скоплений живых мидий в пределах данной площадки были взяты три пробы мидий рамкой 1/182 м². Каждая такая проба была пронумерована в соответствие со своей учетной площадкой. Всего таких площадок с разных точек было взято 18 и таким образом с каждой площадки собрано по 4 пробы (одна проба мертвых мидий со всей учетной площадки и три пробы живых мидий рамкой 1/182 м²).

Материал был промыт от ила на сите с диаметром ячей 3 мм. Из каждой пробы живых мидий были выбраны моллюски с длиной створки больше 10 мм. Затем все живые моллюски были сварены, из них удалили мягкие ткани, а створки высушили.

Пробы мертвых мидий были разделены на три группы:

1. Группа А – мидии, у которых на створках были обнаружены свежие остатки мускула-замыкателя; это характерно для мидий, съеденных куликами-сороками, которые перекусывают мускул, когда открывают створки (Norton-Griffiths, 1966).
2. Группа В – мидии, у которых на створках были обнаружены свежие остатки любых других мягких тканей (чаще всего обрывки мантийных складок), но не было остатков мускула-замыкателя.
3. Группа С – створки, полностью без мягких тканей.

Все створки мертвых мидий так же были высушены.

Обработка створок

Каждая особь была отнесена к одному из морфотипов: Т-морфотип или Е-морфотип (Khaitov et al., 2018), далее мы будем считать, что мидии Т-морфотипа с большей вероятностью *Mytilus trossulus*, а мидии Е-морфотипа – *M.edulis* (Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2018). Определение производилось по степени развития перламутрового слоя в районе лигамента (Золотарев, Шурова, 1997; Katolikova et al., 2016). У мидий Т-морфотипа перламутровый слой недоразвит, вследствие чего рядом с лигаментом просвечивает полоска призматического слоя, в то время как у мидий Е-морфотипа перламутровый слой хорошо развит, и призматического слоя не наблюдается.

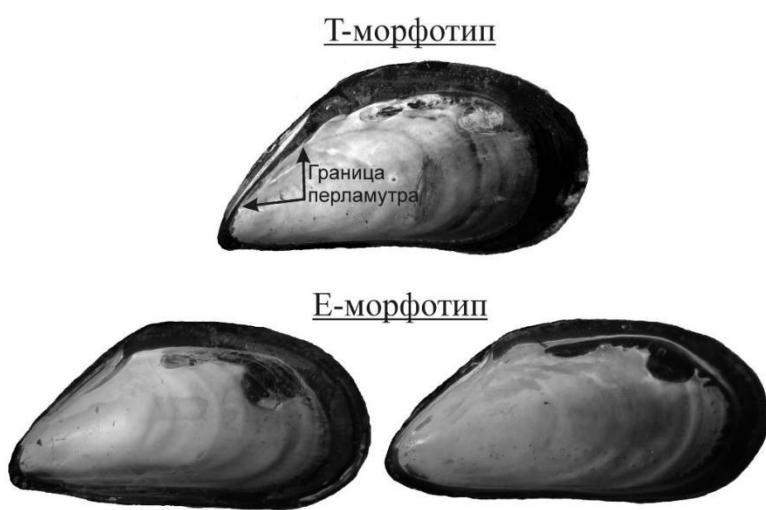


Рис. 1. Степень развития перламутрового слоя у Т- и Е-морфотипа.

Для дальнейшей обработки в каждой пробе было посчитано количество живых и мертвых мидий Т- и Е-морфотипа.

Статистические методы

Вся математическая обработка проводилась с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2015). Для визуализации результатов использовались функции из пакета ggplot2 (Wickham, 2009). Были рассмотрены следующие зависимые величины: биомасса морских звезд, доля Т-морфотипа среди живых и мертвых мидий и доля мертвых мидий.

Изложение и обсуждение результатов

Питание морских звезд

Три типа проб условно делили процесс кормления морских звезд: «Нет агрегации» - состояние мидиевой банки до появления звезд, «Агрегация звезд» - процесс кормления звезд, «Z» - состояние мидиевой банки после ухода звезд.

В каждом типе проб была рассмотрена биомасса звезд (рис. 2), результаты подтвердили условное деление – наибольшая биомасса была у «Агрегации звезд», наименьшая – у «Нет агрегации». Доля мертвых мидий в пробах закономерно возрастала в ряду «Нет агрегации» - «Агрегации звезд» - «Z» (рис. 3) Это хорошо соответствует нашему предположению о том, что этот ряд можно трактовать как последовательность событий, связанных с нападением звезд на определенный участок мидиевой банки.

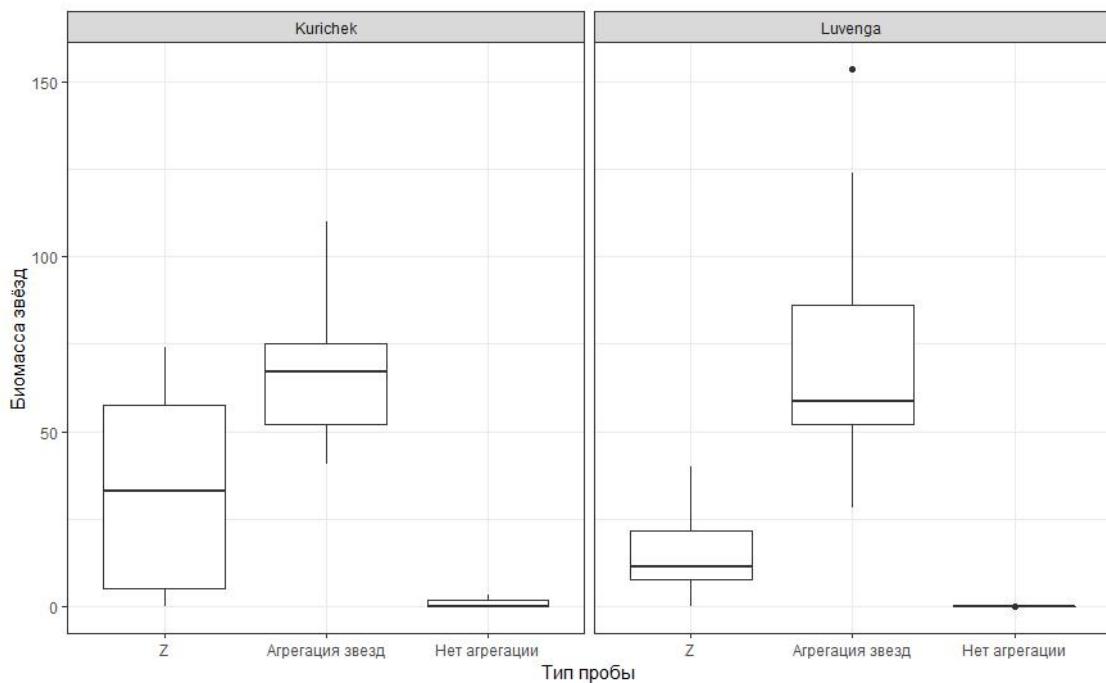


Рис. 2. Биомасса морских звёзд в Z-пробах (звезды уже закончили питаться), в пробах, собранных с агрегацией звёзд (хищники в процессе питания) и собранных с мест, где отсутствовали звёзды и мидии не были тронуты (звезды еще не начали питаться).

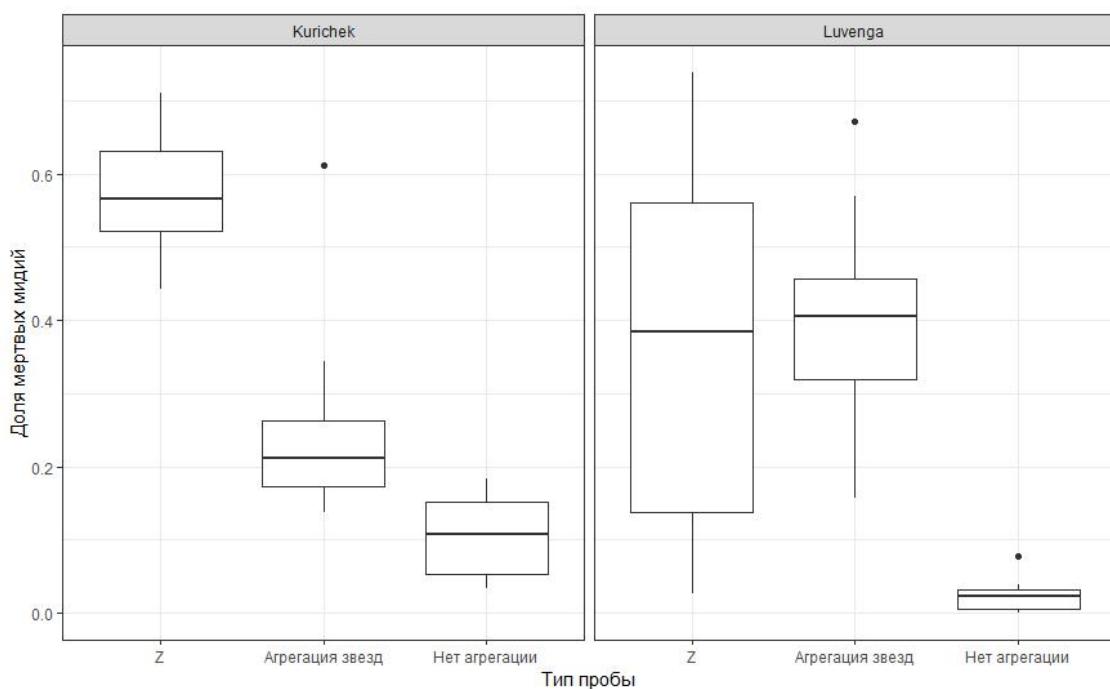


Рис. 3. Доля мертвых мидий в различных типах проб.

Доля Т-морфотипа среди живых мидий сильно отличалась в двух местах сбора (рис. 4). В пробах, взятых около о. Куричка она не превышала 40%, в то время как в пробах, собранных у р. Лувенъги, могла быть выше 60%. Скорее всего, это связано с тем, что второе

место сбора было более опресненным, вследствие чего там было гораздо меньше морских звезд, которые могли бы сильно уменьшить численность мидий Т-морфотипа (Casties et al, 2015). Однако во всех пробах доля Т-морфотипа среди живых моллюсков закономерно снижалась в ряду «Нет агрегации» - «Агрегации звезд» - «Z». При этом в точке, расположенной в эстуарии реки Лувенъга это снижение было более резким. Медианы у боксплотов, обозначающих долю Т-морфотипа в пробах «Z» в двух точках были на одном уровне, чуть выше 20%. Из этого можно сделать вывод, что звезды выедают Т-морфотип до определенного предела; когда их численность слишком мала, звезды перестают питаться в данной точке.

На графике, представленном на рисунке 5, видно, что доля Т-морфотипа среди мертвых моллюсков в большинстве случаев выше, чем среди живых. Это можно трактовать как то, что морские звезды направленно выедают мидий Т-морфотипа.

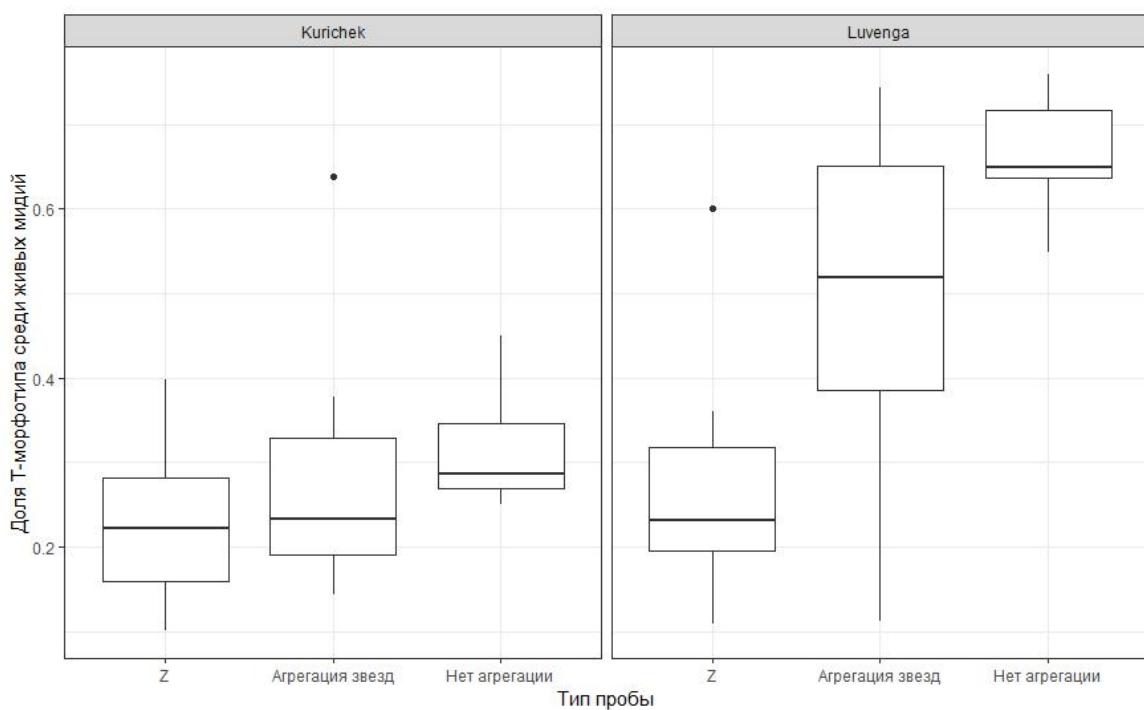


Рис. 4. Доля Т-морфотипа среди живых мидий в различных типах проб на двух местах сбора.

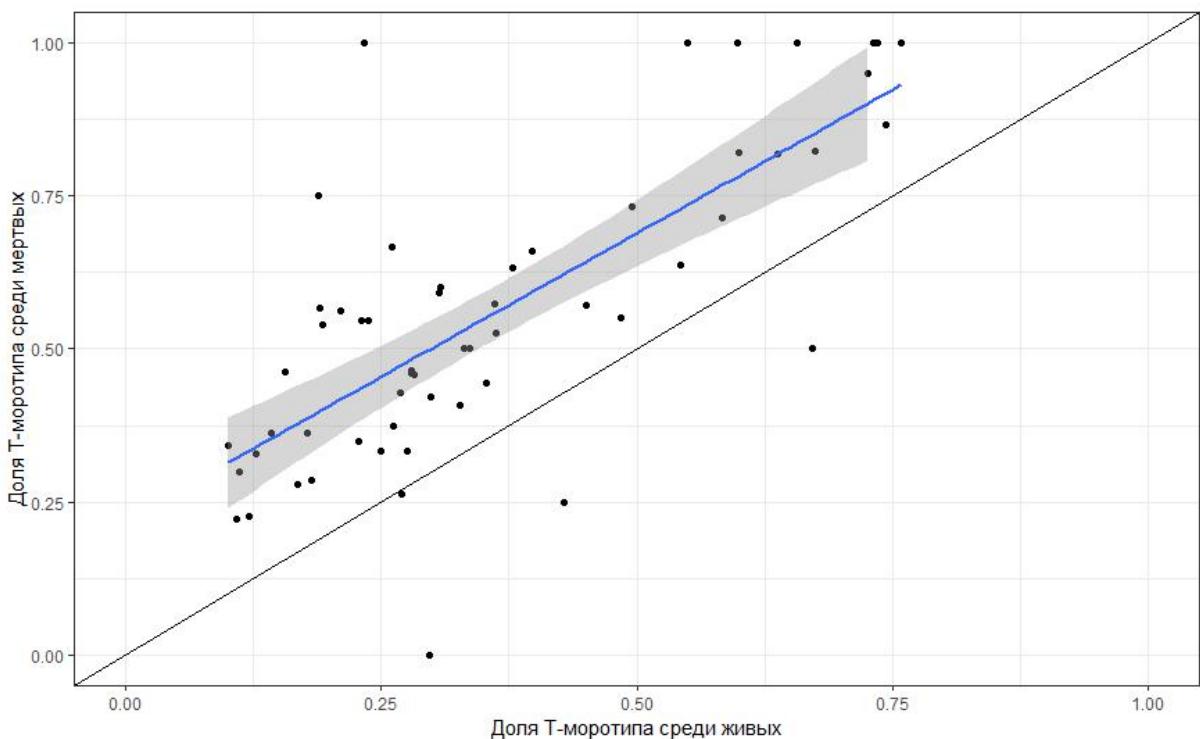


Рис. 5. Соотношение доли Т-морфотипа среди живых и мертвых мидий.

Питание куликов-сорок

Мы не можем прямо оценить количество кормящихся куликов на той или иной мидиевой банке, поскольку количество птиц изменчиво и не поддается простому учету. Поэтому интенсивность питания куликов мы можем оценивать по косвенным признакам: количеству мертвых створок на м^2 (рис. 6) График, приведенный на рисунке 6 позволяет заметить явную отрицательную корреляцию между интенсивностью питания куликов (оцененную по количеству мертвых створок) и долей Т-морфотипа среди живых мидий. Наблюдаемая картина может иметь две противоположные трактовки. Во-первых, при интенсивном питании куликов численность мидий Т-морфотипа значительно сокращается. Во-вторых, кулики могут интенсивно питаться на тех мидиевых банках, где доля мидий Т-морфотипа низка. В первом случае кулики предпочитают мидий Т-морфотипа и сокращают их численность. Во втором же они избегают поселений с доминированием мидий Т-морфотипа и предпочитают мидий Е-морфотипа. Для выбора между этими двумя альтернативами мы провели сравнение доли Т-морфотипа среди съеденных мидий и среди живых мидий в пределах одного квадрата (рис. 7) Приведенные данные позволяют заметить, что в большинстве случаев доля Т-морфотипа среди съеденных моллюсков была выше, чем среди живых. Это означает, что кулики целенаправленно выедают мидий Т-морфотипа.

Важно подчеркнуть, что линия регрессии, проходящая через облако точек, вплотную подходит к линии $y = x$ (означающей равенство доли Т-морфотипа среди живых и мертвых моллюсков) в области высоких значений доли Т-морфотипа. Это означает, что при высоком обилии Т-морфотипа в поселении кулики питаются без разбора. Однако, когда доля Т-морфотипа становится низкой, около 25%, линия регрессии далеко отходит от прямой $y = x$. То есть кулики-сороки целенаправленно выбирают мидий Т-морфотипа. Таким образом, моллюски Т-морфотипа оказываются предпочтительнее мидий Е-морфотипа. Стало быть, результаты, приведенные на рисунке 6 надо трактовать, как следствие предпочтения куликами мидий Т-морфотипа и результат эффективного сокращения доли Т-морфотипа на тех банках, где кулики-сороки кормятся наиболее интенсивно.

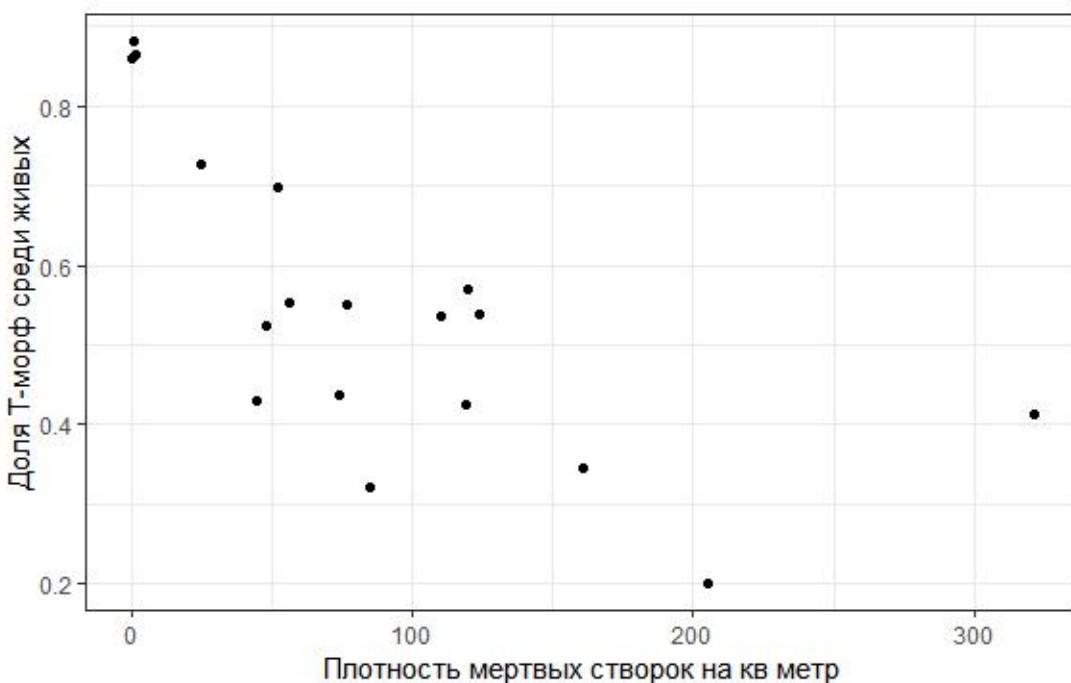


Рис. 6. Соотношение обилия мертвых мидий и доли Т-морфотипа среди живых мидий.

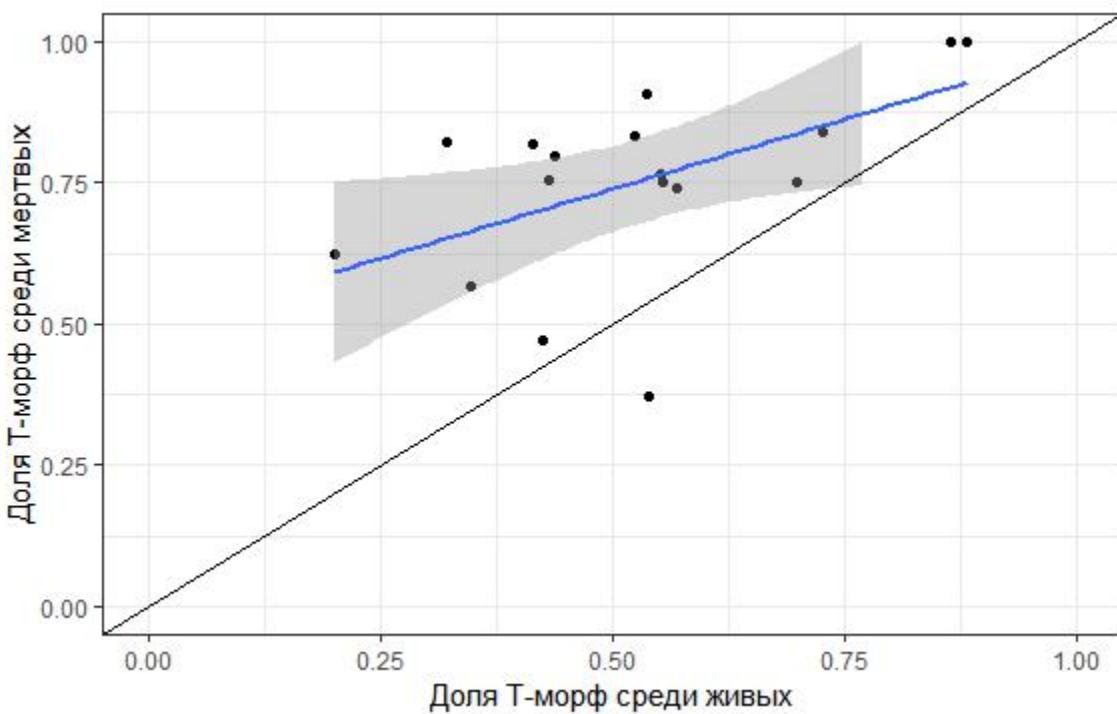


Рис. 7. Соотношение мидий Т- морфотипа среди живых и мертвых.

Влияние хищников на структуру смешанных поселений мидий

При сопоставлении результатов о питании двух хищников можно заметить, что их поведение сходно. Как морские звезды в сублиторали, так и кулики-сороки на литорали предпочитают мидий Т-морфотипа и значительно сокращают его долю в смешанных поселениях. То есть присутствие *M.trossulus* (Т-морфотипа) действительно регулируется биотическими факторами. Поскольку для морских звезд критическим фактором является соленость (Casties et al, 2015), эти хищники не могут проникнуть в опресненный кут Кандалакшского залива. Аналогично массовые скопления куликов-сорок не могут формироваться в куту Кандалакшского залива, береговая линия которого в этой области густо застроена портовыми сооружениями и прочими антропогенными объектами. Таким образом, если хищники являются мощным фактором, сдерживающим *M.trossulus*, кут залива является для этого вида наиболее безопасным местом. Это, возможно, и определяет наблюдаемое распределение этого вида (Хайтов и др., 2017; Katolikova et al, 2016).

Выводы

1. И *Asterias rubens*, и *Haematopus ostralegus* предпочитают мидий Т-морфотипа (*M.trossulus*).
2. И *Asterias rubens*, и *Haematopus ostralegus* эффективно сокращают долю Т-морфотипа (*M.trossulus*).
3. И *Asterias rubens*, и *Haematopus ostralegus* могут являться важными факторами, сдерживающими расселение *M.trossulus* из кута Кандалакшского залива.

Благодарности

Мы хотели бы выразить благодарность администрации Кандалакшского заповедника за разрешение на сбор материала на территории заповедника и участникам LV Беломорской экспедиции за помощь в обработке материала. Отдельно хотелось бы поблагодарить В.М. Хайтова – нашего научного руководителя – за огромный вклад в написании научной работы и А.Е. Горных за проделанные водолазные работы.

Литература

1. Золотарев В.Н., Шурова Н.М. (1997) Отношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus* // Биология моря том 23, №1.
2. Бианки В.В., Карпович В.Н., Пилипас Н.И., Татаринкова И.П. (1975) О суточной потребности некоторых морских птиц севера // Труды Кандалакшского заповедника, выпуск IX, 100-101.
3. Наумов А.Д., Оленев А.В. (1981) Зоологические экскурсии на Белом море: Пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных
4. Стрелков П.П., Хайтов В.М., Католикова М.В. (2012) Голубые ракушки // Природа №6.
5. Хайтов В.М., Зайчикова А.А., Иванов М.В., Католикова М.В. и др. (2017) История формирования совместных поселений *Mytilus edulis* Linnaeus и *M. trossulus* Gould в Кандалакшском заливе Белого моря // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря, 229-236.
6. Casties I., Clemmesen C., Melzner F., Thomsen J. (2015) Salinity dependence of recruitment success of the sea star *Asterias rubens* in the brackish western Baltic Sea
7. Katolikova M., Khaitov V., Strelkov P. (2016) Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M.edulis* L. in the White Sea
8. Khaitov V., Makarycheva A., Gantsevich M., Lentsman N. et al. (2018) Discriminating M. Eaters: Sea Stars *Asterias rubens* L. Feed Preferably on *Mytilus trossulus* Gould in Mixed Stocks of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* L. // Biol. Bull. 234: 85–95.

9. Nehls G., Hertzler I., Scheiffarth G. (1997) Stable mussel *Mytilus edulis* beds in the Wadden Sea—They're just for the birds // *Helgolander Meeresunters* Vol. 51.—P. 361–372.
10. Norton-Griffiths M. (1966) Some ecological aspects of the feeding behavior of the oystercatcher *Haemotopus ostralegus* on the edible mussel *Mytilus edulis* // *Ibis*, 109(3), 412-424.
11. R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
12. Wickham H. (2009) ggplot: Elegant Graphics for Data Analysis // Springer-Verlag New-York.

Елизавета Малашичева

Исследование взаимоотношений гидроидного полипа *Monobrachium parasitum* и двустворчатого моллюска *Macoma calcarea*

Введение

В природе все организмы взаимодействуют между собой тем или иным образом. Выделяют несколько типов взаимодействия друг с другом или различных форм сожительства разных видов, которые несут для одного или обоих взаимодействующих видов какие-либо позитивные или негативные последствия или не несут никаких преимуществ или осложнений в жизни организма вообще (Догель, 1962). В данной работе рассматривается такое взаимодействие как симбиоз. Этот тип отношений выражается в том, что организмы одного вида (симбионты) поселяются на/в теле или около тела организмов другого вида (хозяине), то есть вместе существуют. При этом симбионт возлагает частично или полностью задачи регуляции своих отношений с окружающей средой на организм хозяина (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Выделяют три типа симбиозов: мутуалистический, паразитический и комменсалистический (Wikipedia contributors, 2019).

Мутуалистический симбиоз – взаимодействие, при котором присутствие партнёра обязательно для выживания и приносит пользу обоим организмам.

Комменсалистический симбиоз – взаимоотношение, в котором комменсал получает пользу, никак не воздействуя на хозяина, благодаря которому получает пищу.

Паразитический симбиоз – тот вид симбиоза, при котором один организм проживает на/в теле другого организма и питается за его счёт. Паразит получает пользу, при этом оказывает негативное воздействие на хозяина.

Вид симбиоза определяется в зависимости от того, какое воздействие получает тот или иной взаимодействующий организм. Чаще всего происходит какое-либо физическое проявление взаимодействия. Однако часто бывает, что вид взаимодействия определить сложно.

Одним из примеров неопределенного типа симбиоза можно рассматривать систему, в которой хозяином является двустворчатый моллюск *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791), на сифональной части раковины которого проживает гидроидный полип *Monobrachium parasitum* (Mereschkowsky, 1877) (Нинбург, 1975). В некоторых источниках отношения между этими партнерами классифицируются как комменсалистические. Считается, что полипы питаются, захватывая интерстициальных животных, вымываемых сифонами моллюска (Наумов, Оленев, 1981). Однако никаких прямых свидетельств, говорящих о том, что у моллюска присутствие симбионта не вызывает никаких физиологических ответов нет. Таким образом, целью работы стало выяснение особенностей этого взаимодействия. Мы попытались ответить на следующие вопросы.

Выявляются ли те же закономерности, которые были описаны Е. А. Нинбургом (1978) в новой акватории, спустя много лет после указанного исследования?

Существуют ли какие-то изменения в параметрах тела моллюска в ответ на присутствие на поверхности раковины полипов?

Объекты исследования

1.*Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) по Наумов и др. (1987)

Царство: Animalia

Тип: Mollusca

Класс: Bivalvia

Отряд: Cardiida

Семейство: Tellenidae

Род: *Macoma*

Двусторчатый моллюск, проживающий преимущественно в морях Северного Ледовитого океана. В Атлантическом океане распространён до Балтийского моря, а в Тихом океане до залива Посьета и Монтеррей .

Моллюск имеет вытянутую, овальную, белую, неравностороннюю раковину. Периостракум (наружный слой) тонкий, блестящий, покрыт концентрическими морщинками. Обычно светло-розовый или светло-коричневый, но у молодых моллюсков он прозрачный, а у более старых может быть почти полностью утрачен. На раковине хорошо видны линии нарастания.

Макома проживает на глубине примерно от 1 до 200 метров на илисто-гравийном грунте, является собирающим детритофагом, то есть добывает пищу, зарываясь в грунт и выставляя свой сифон наружу. Водной сифон довольно длинный, моллюск совершает им кругообразные движения и собирает со дна детрит. Выводной сифон маленький.

Моллюск очень подвижный и активно перемещается в грунте.

2.*Monobrachium parasitum* (Mereschkowsky, 1877) по Наумову (1960)

Царство:Animalia

Тип:Cnidaria

Класс:Hydrozoa

Отряд:Limnomedusae

Семейство:Monobrachidae

Род: *Monobrachium*

Вид:*Monobrachium parasitum*

Monobrachium parasitum – гидроидный полип, живущий преимущественно на *Macoma calcarea*, на которых полипы образуют стелющиеся колонии в задней части раковины. Данный вид является единственным в семействе Monobrachidae, которое распространено в арктических морях.

Полипы имеют вытянутую форму, ножки у них нет. В основании полипа есть перетяжка, которая отделяет гипостом; под перетяжкой находится единственное, довольно длинное шупальце, которое в растянутом состоянии превосходит длину полипа. Половое поколение представлено прикрепленными медузиодами. Нижняя часть желудочного отдела сужена, её опоясывает тонкий перисарк. Гидрориза – гладкая и нитевидная, образует плотный настил на субстрате, на котором сидят гидранты и медузиоды. Вокруг ротового отверстия образуется большое скопление стрекательных клеток.

Материал и методика

Пробы были взяты в Северной Губе острова Ряжков (рис. 1, территория Кандалакшского государственного заповедника), который находится в Кандалакшском заливе Белого моря.

Таблица 1. Характеристика материала, использованного в работе.

Номер пробы	Глубина, м (от начальной до конечной)	Объем выборки, шт. <i>Macoma calcarea</i>
MAC2	8-9.2	18
MAC3	17-11	3
MAC4	12-11	14
MAC5	15-11	8
MAC6	16-10	7

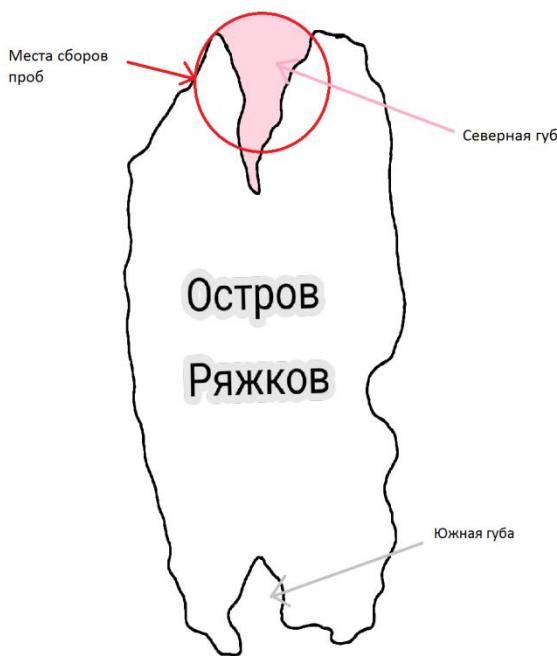


Рисунок 1. Расположение точки взятия проб.

В Северной губе острова Ряжков были взяты 6 проб (Табл. 1), которые были собраны с помощью шлюпочной драги. Пробы были промыты через сито с диаметром ячей 2 мм и разобраны в кюветах. Из проб были выбраны *Macoma calcarea*, которые сразу были зафиксированы в 4% формалине.

На фиксированных моллюсках, после отмывки от фиксатора, производили подсчет количества гидрантов и медузиодов *M.parasitum*. После подсчетов все гидранты были удалены.

Далее у каждого моллюска были измерены следующие параметры (рис. 2): ширина (B) и высота (H). Помимо этих параметров были измерены еще две величины, которые характеризуют соотношение длин передней и задней части моллюска: 11 и 12 (рис. 2). Мы располагали моллюска под бинокуляром с окуляр-микрометром так, чтобы ось шкалы проходила через максимально удаленные точки на переднем и заднем (сифональном) крае моллюска. Далее на эту ось опускали перпендикуляр из вершины раковины. Полученная линия разделяла раковину на две части: заднюю (направленную в сторону сифонального края) и противоположную ей переднюю. Далее мы измерили длину этих двух частей (11 и 12, рис. 2). Длина раковины (L) была вычислена как сумма 11 и 12. Все измерения производились с точностью до 0.1 мм с помощью бинокуляра с окуляр-микрометром.



Рисунок 2. Схема измерения параметров раковины *M.calcarea* (изображение моллюска взято с сайта <https://artfakta.se/naturvard/taxon/macoma-calcarea-102741>)

После этих измерений от раковины отделяли мягкие ткани моллюска. Раковины и мягкие ткани далее были высушены на предметных стеклах при комнатной температуре (высушивание осуществлялось не менее недели). После высушивания для каждого моллюска измеряли вес сухих створок и вес высушенных мягких тканей. Взвешивание осуществляли с точностью до 0.001 г с помощью электронных весов. На основе этих данных мы измеряли индекс состояния (CI) – отношение веса мягких тканей к весу створок.

Статистическая обработка

Полученные данные были переведены в электронный вид: внесены в таблицу программы Exel. Затем была проведена статистическая обработка с помощью языка программирования R (R core team, 2019). С помощью этой программы также была проведена визуализация тех или иных зависимостей. Для установления взаимосвязей между величинами был использован регрессионный анализ. Для подбора моделей использовали функцию lm() из пакета stats (R Core Team, 2019). В случае модели 1 мы не разбирали подробно параметр модели, а ограничились только визуализацией связи, основанной на результатах применения сглаживающих функций из пакета ggplot2 (Wikham, 2016).

Результаты

Зависимость параметров поселения гидроидов от параметров раковины моллюска

Доля заражённых моллюсков в разных размерных группах была разной (рис. 3). Среди мелких моллюсков частота зараженных не превышает четверти. Однако среди крупных особей подавляющее большинство заражено полипами. При этом доля моллюсков, несущих медузоидов обычно меньше, чем доля моллюсков, несущих гидрантов. В предыдущих работах (Нинбург, 1975) была показана аналогичная связь: моллюски маленького размера заражены меньше, чем моллюски большего размера.

Число гидрантов и медузоидов закономерно возрастает по мере увеличения длины моллюска (рис. 4). При этом количество гидрантов возрастает быстрее, чем количество медузоидов.

На макомах маленького размера нет медузиодов и/или гидрантов. У моллюсков большего размера возрастает общее количество полипов, а также возрастает отношение количества медузиодов к количеству полипов на раковине (рис. 5).

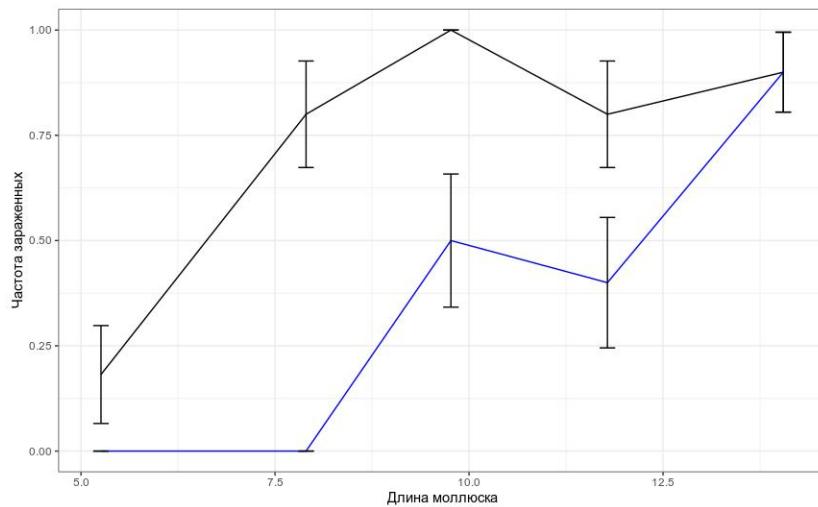


Рисунок 3. Зависимость частоты зараженности гидрантами (чёрная линия) и медузиодами (синяя линия) *Monobrachium parasitum* среди моллюсков разных размерных классов. Усы отражают стандартные ошибки.

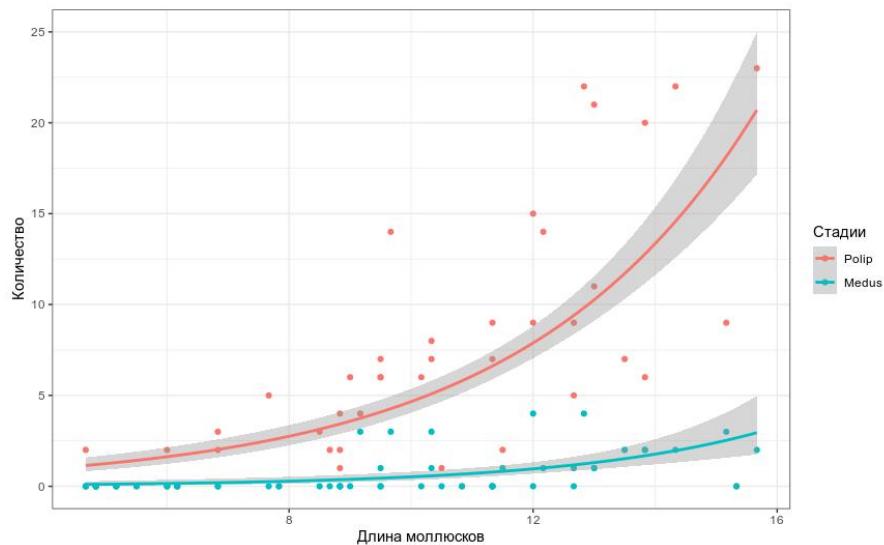


Рисунок 4. Зависимость количества гидрантов и медузиодов от размера раковины (длины) *Macoma calcarea*. Приведены линии тренда: красная линия - число гидрантов, синяя линия - число медузиодов. Приведенные линии регрессии отражают регрессионные модели, основанные на распределении Пуассона.

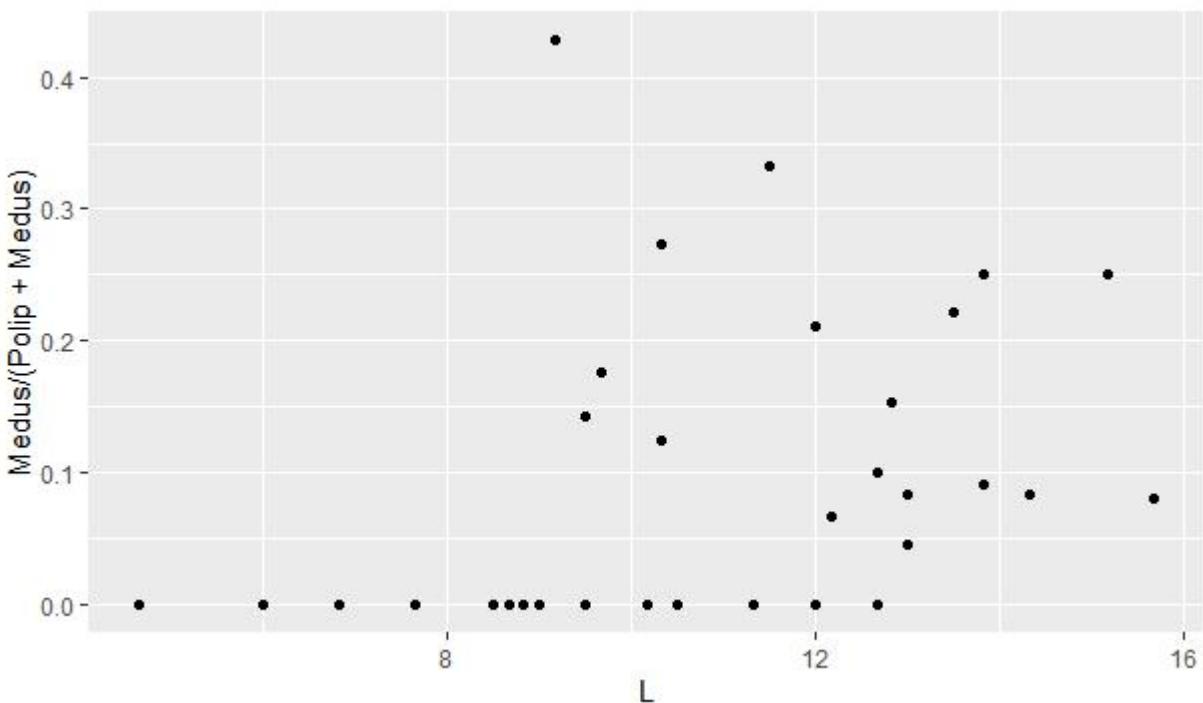


Рисунок 5. Зависимость доли медузиодов в общем количестве гидрантов от длины раковины *Macoma calcarea*.

Зависимость параметров тела моллюска от обилия гидроидов на раковине

Форма раковины – её выпуклость (отношение В к Н (ширины к высоте)) – не зависела от длины раковины, количества полипов и медузоидов (таблица 2). Если описывать форму раковины в терминах смещения вершина раковины в ту или иную сторону относительно её центра (соотношение параметров 11 и 12), то и в этом случае не выявляется явной зависимости ни от одного из предикторов (таблица 3). Аналогично индекс состояния (CI) – отношение веса мягких тканей к весу створок – не зависел ни от одного из изученных предикторов (таблица 4).

Единственной значимой зависимостью оказалась связь между весом створок, длиной моллюска и количеством полипов (таблица 5). Поскольку в модель включена длина моллюска, то это учитывает действие длины (чем больше моллюск, тем больше он весит – не является причиной данной зависимости). Стало быть достоверное влияние количества полипов на вес раковины не является следствием того, что обилие полипов возрастает по мере увеличения размера моллюска (Рис. 4). Таким образом, чем больше на раковине полипов тем тяжелее створки (рис. 6)

Таблица 2. Анализ зависимости формы раковины (отношения ширины раковины к высоте (ВН)) от её длины. Анализ зависимости количества полипов и медузиодов от формы раковины.

	Оценка параметра модели	Стандартная ошибка	Т-критерий	Уровень значимости
Свободный член	0.4842481	0.0293609	16.493	<2e-16 ***
Полипы	0.0013484	0.0020447	0.659	0.513
Медузиоды	0.0030266	0.0096413	0.314	0.755
Длина	-0.0005321	0.0035227	-0.151	0.881

Таблица 3. Зависимость формы раковины (отношения передней части раковины (11) к задней части (12)) от длины моллюска, количества полипов и медузиодов.

	Оценка параметра модели	Стандартная ошибка	Т-критерий	Уровень значимости
Свободный член	0.568228	0.049402	11.502	2.9e-15 ***
Полипы	-0.004083	0.003301	-1.237	0.222
Медузиоды	0.021996	0.016137	1.363	0.179
Длина	0.004035	0.005950	0.678	0.501

Таблица 4. Зависимость индекса состояния (CI) от длины раковины, количества полипов и медузоидов.

	Оценка параметра модели	Стандартная ошибка	Т-критерий	Уровень значимости
Свободный член	0.185388	0.034984	5.299	3.38e-06***
Полипы	-0.001822	0.002451	-0.743	0.461
Медузоиды	0.006935	0.011496	0.603	0.549
Длина	0.001095	0.004211	0.260	0.796

Таблица 5. Параметры, описывающие зависимость веса раковины, количества полипов и медузоидов от индекса состояний. Анализ отношения веса раковины к длине.

	Оценка параметров модели	Стандартная ошибка	Т-критерий	Уровень значимости
Свободный член	-51.4524	6.2195	-8.273	1.18e-10 ***
Полипы	1.0906	0.4357	2.503	0.0159 *
Медузоиды	-0.9590	2.0432	-0.469	0.6410
Длина	9.6381	0.7490	12.867	< 2e-16 ***

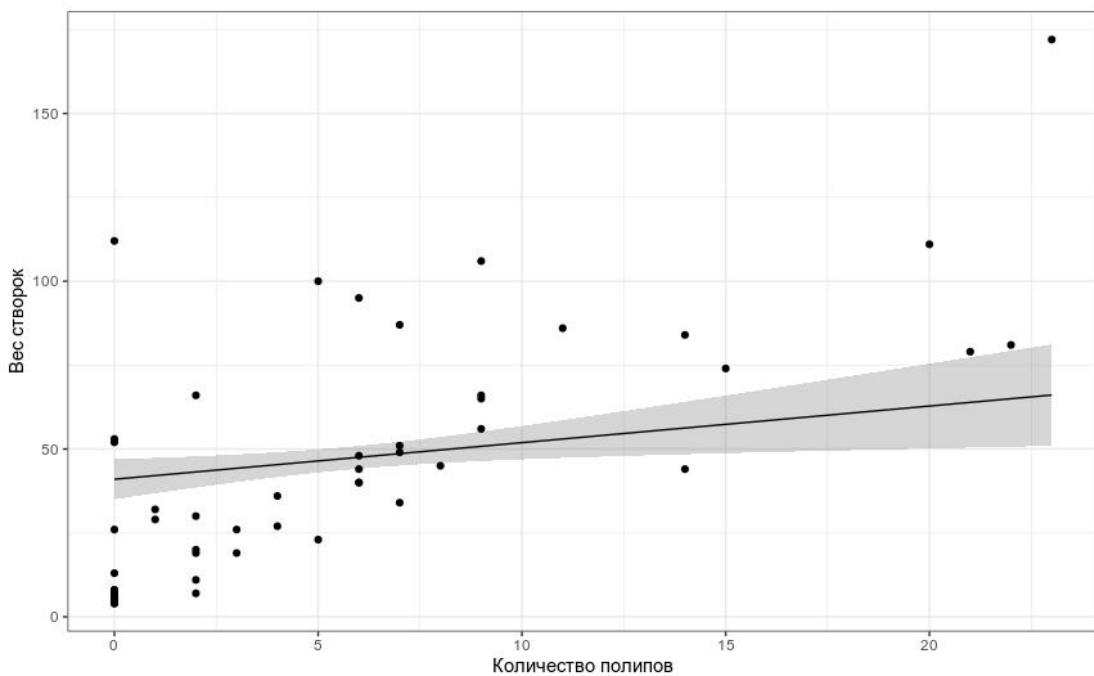


Рисунок 6. Зависимость веса створок раковины моллюска *Macoma calcarea* от количества полипов. Линия регрессии проведена в соответствии с моделью, описанной в таблице 5, значение длины раковины и количества медузоидов взято равным среднему значению.

Обсуждение

Полученные нами данные лишь отчасти совпадают с результатами, полученными в предыдущих исследованиях (Нинбург, 1975). Нинбург показал, что на маленьких и больших макомах полипы поселяются реже, чем на моллюсках среднего размера. Из результатов, изложенных выше, следует, что в целом процент заражённых моллюсков, то есть тех, на которых отмечено именно присутствие полипов вне зависимости от количества, больше на моллюсках большого размера, а на слишком маленьких макомах полип не селится. У этого может быть несколько причин. Во-первых, на маленьких моллюсках еще не успели поселиться гидроиды. Во-вторых, моллюсках меньше места, что мешает полипам, так как они живут колониями. Молодые моллюски неудобны для проживания, так как у них более высокая смертность, чем у моллюсков большего размера. Таким образом, наблюдение, сделанное Е. А. Нинбургом (1975), что полипы предпочитают маком среднего размера, подтверждается. Возможно, что это связано с тем, что маленькие моллюски имеют слишком слабую пищевую активность, что не обеспечивает необходимого для полипов поступления пищевых частиц. Вместе с тем, отмеченного Е. А. Нинбургом снижения зараженности у крупных особей мы не наблюдали. Это связано с тем, что в исследованной акватории крупных, старых моллюсков обнаружено не было. Были встречены лишь створки мертвых особей.

Вместе с тем, мы обнаружили новую закономерность. Чем больше размер моллюска, тем большее количество гидрантов и медузоидов на нём располагается (что очевидно связано с большей площадью раковины более крупных моллюсков). Однако доля медузоидов в общем количестве гидрантов не возрастает по мере роста раковины с той же

скоростью, что и количество полипов. Медузоид - стадия полового размножения. Возможно, что их появление говорит о том, что колония перешла к размножению из-за того, что она была достигнута некоторая критическая «ёмкость среды», то есть полипы начали чувствовать недостаток каких-то ресурсов. Возможно, это означает, что на раковине моллюска кончается место для расселения полипов, и они начинают испытывать острую необходимость в переселении на новый субстрат, поэтому переходят в стадию размножения, чтобы открепиться и освободить место. Поскольку полипы селятся исключительно на задней части моллюска, то, вероятно, при большом количестве полипов на большой раковине начинается борьба за ресурсы и за место на субстрате. Если появление медузоидов действительно свидетельствует об ограничениях, которые испытывают полипы, то можно ожидать, что поселение полипов на раковине моллюска ограничивается не только площадью поверхности моллюска, но также и физиологической активностью хозяина. Вместе с тем, никаких откликов параметров формы раковины или индекса состояния в ответ на увеличение обилия полипов и медузоидов мы не выявили. Однако вес створок раковины связан с количеством *Monobrachium parasitum*, обитающего на моллюске. И этот результат является статистически достоверным. У этого явления может быть несколько объяснений. Первое – вес прибавляет гидрориза, которая остаётся после отрыва гидрантов и медузоидов. Однако раковины взвешивали в высшенном состоянии, поэтому гидрориза не может прибавлять так много веса и так сильно влиять на результаты, следовательно, изменение веса не только её заслуга. Второе, видимо, полипы воздействуют на маком, которые начинают «вкладываться» в строительство более прочной, крепкой и толстой раковины. Это можно трактовать по-разному. С одной стороны это может быть защитная реакция моллюска в ответ на раздражения со стороны полипов. И в этой ситуации полипы могут вредить моллюску. Однако с другой стороны более крепкая раковина, возможно, свидетельствует о большем здоровье моллюска. Например, моллюски с более толстой раковиной менее подвержены нападению со стороны хищников. Теперь обратимся к видам симбиоза, упомянутым в начале: паразитический (негативно воздействие на хозяина, польза паразиту), мутуалистический (полезное влияние обоих организмов друг на друга) и комменсалистический (комменсал получает пользу, никак не воздействуя на хозяина). Стало быть, здесь мы можем говорить о каком-то положительном или отрицательном влиянии со стороны полипов. Для выбора между этими двумя альтернативами нужны дополнительные исследования. Однако уже сейчас можно отвергнуть идею о том, что взаимодействия этих полипов и моллюсков является примером комменализма, так как моллюски все-таки демонстрируют реакцию на присутствие симбионта.

Выводы

Результаты предыдущих исследований в целом подтверждаются. Однако было показано, что рост обилия симбионта может быть ограничен ресурсами хозяина.

Взаимоотношения *Monobrachium parasitum* и *Macoma calcarea* нельзя считать примером комменсалистического симбиоза, так как хозяин не индифферентен к присутствию симбионта.

Литература

13. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. — М.: Советская энциклопедия, 1986. — 831 с.
14. Догель В. А. Общая паразитология / Переработано и дополнено Ю. И. Полянским и Е. М. Хейсиным. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. — 464 с.
15. Наумов А.Д., Оленев А.В. Зоологические экскурсии на Белом море: Пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных. Под ред. А. А. Стрелкова. —Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. 176 с.
16. Наумов А. Д., Скарлато О. А., Федяков В. В. Класс Bivalvia. Моллюски Белого моря. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. № 151. «Наука». Л. 1987. 328 С.
17. Наумов Д. В., Гидроиды и гидромедузы морских солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР, М. — Л., 1960
18. Нинбург Е. А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachium parazitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Berula Кандалакшского залива // Труды КГЗ. 1975. вып. 9. с. 228—234.
19. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
20. H. Wickham. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016
21. Wikipedia contributors. (2019, December 17). Symbiosis. In Wikipedia, The Free Encyclopedia. Retrieved 19:58, December 21, 2019, from <https://en.wikipedia.org/w/index.php?title=Symbiosis&oldid=931226250>

Марина Катасонова

Проявление билатеральности в поведении беломорских морских звезд *Asterias rubens*

Целью данной работы было выяснить имеет ли морская звезда предпочтения при выборе лучей во время переворота, передвижения и растяжения раковин жертвы. Для этого отлавливали кормящихся морских звезд, проводили три теста: на переворот, на движение и на растяжение. Было выяснено, что при перевороте и растяжении морская звезда использует определенные лучи и ведет себя как билатеральный объект, при анализе передвижения следов билатеральности выявлено не было.

Введение

Один из самых важных параметров животного — это симметрия. Многие организмы имеют определенную симметрию благодаря среде, в которой они обитают и образу жизни, который ведут (Human, 1940). Так, например, билатеральную симметрию имеют подвижные животные (Догель, 1981), такие как кольчатые черви, радиальную же симметрию имеют организмы, которые ведут сидячий или прикрепленный образ жизни (Беклемишев, 1984), например, гидроидные полипы. Однако, в природе есть примеры, когда в пределах одной группы у животных имеются разные типы симметрии. Такое уникальное сочетание демонстрируют иглокожие.

Общий предок всех иглокожих был билатерально-симметричным организмом. Однако перейдя к сидячему образу жизни предковая форма приобрела черты радиальной симметрии (Беклемишев, 1984). Дальнейшая эволюция иглокожих была связана с вторичным переходом к подвижному образу жизни, что привело вторичной утрате радиальной симметрии и приобретению черт билатеральности: голотурии, неправильные морские ежи (Малахов, 2004). Однако у морских лилий, морских звезд, офиур и шаровидных ("правильных") ежей радиальная симметрия преобладает над билатеральной симметрией (Шарова, 2002).

Несмотря на то, что подвижный образ жизни предполагает приобретение черт билатеральности, морские звезды внешне этих черт практически не проявляют. Однако морские звезды обитают в среде, в которой значение симметрии жизненно-важный фактор, они часто сталкиваются с задачами, которые способно решить только билатерально-симметричное животное. Так, например, когда морская звезда оказывается перевернутой на аборальную сторону внешним воздействием (например, волнами) – ей нужно перевернуться обратно, это можно сделать только, оперившись двумя противоположными лучами в субстрат и оттолкнувшись еще одним лучом. Возникает вопрос – какие лучи будет использовать животное для отталкивания. Если это будет делать радиально-симметричное животное, то выбор луча для переворота будет случайным и использование их скорее всего равновероятным. В предыдущих работах уже показано, что при решении этой задачи морская звезда проявляет черты билатеральности (Ji et al., 2012)

Такая же ситуация наблюдается при выборе направления передвижения. У морской звезды отсутствуют органы зрения, она передвигается по дну в поисках пищи вслепую, осязая только амбулакральными ножками, здесь возникает тот же вопрос – есть ли у морской звезды предпочтительные направления движения.

Морские звезды, в отличие от своих предков (*Pelmatozoa*), которые питались пассивно (были фильтраторами), их источником пищи являлась толща воды, имеют ротовое отверстие, направленное вниз. Питаются животные активно, ползая по дну в поисках пищи, которую часто составляют билатерально-симметричные животные, такие как мидии. Найдя пищу, звезда растягивает створки моллюска, прикладывая усилия к двум створкам. Эта задача не может быть решена всеми лучами одновременно, усилие должно быть приложено к двум створкам. Какими лучами звезда захватывает и растягивает створки моллюска? Могут ли быть любые комбинации лучей?

В данной работе мы попытались ответить на следующие вопросы.

Есть ли у морской звезды разделение функций между лучами во время переворота сaborальной поверхности, какие лучи наиболее часто используются для совершения переворота?

Есть ли у морской звезды предпочтительное направление при передвижении?

Имеет ли морская звезда предпочтительные направления при растягивании створок мидии или все направления равновероятны?

Материалы и методы

Номенклатура лучей

В теле морской звезды различают линии, идущие от центра к концу лучей (радиусы) и линии, заканчивающиеся на краю диска между соседними лучами (интеррадиусы). (Догель, 1981). Каждый луч имеет свое обозначение, однако устоявшейся номенклатуры нет, и разные авторы обозначают радиусы и интеррадиусы по-разному (Hotchkiss, 2000). Если смотреть с оральной стороны: лучи, находящиеся около мадрепорита обозначаются буквами D и E (рис.1), следующие после луча E называются по алфавиту — A B C (Hotchkiss, 1998). Если принять за ноль направление луча, исходящего из центра аборальной поверхности и проходящего через интеррадиус, в котором находится мадрепоровая пластинка, каждый их лучей будет иметь следующие параметры: Луч A=108°, луч B=180°, луч C=252°, луч D=324°, луч E=36°

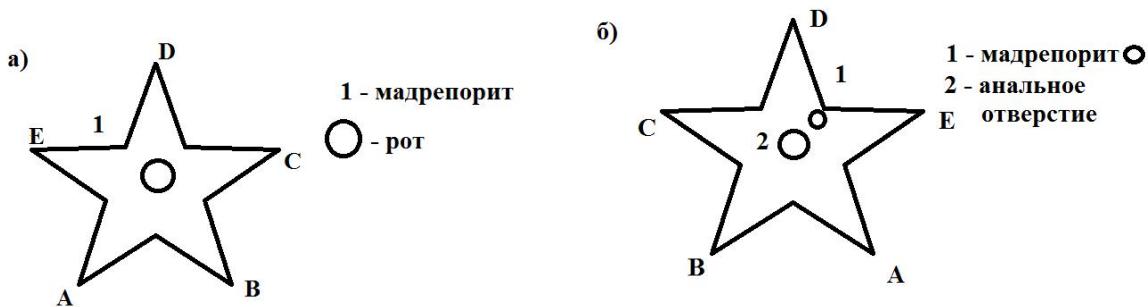


Рисунок 1. Обозначение радиусов, согласно схеме, предложенной Ф. Ходчкиссом (Hotchkiss, 1998). а) с оральной стороны б) с аборальной стороны

Методика сбора материала

Полевые работы были проведены на территории Кандалакшского заповедника летом 2019 года. Материал был собран на шести точках: в Южной (67°0', 345, 32°34', 462) и Фукусовой губе (67.007241, 32.582904) острова Ряжков, в устье реки Лувеньги (67°05'48.7"N 32°40'48.8"E), в Илистой губе, остров Горелый (67°05'42.9"N 32°40'56.0"E), возле о. Бережной Власов (67.091017, 32.686733) (рис. 2). Сбор материала проводился следующим образом: водолаз, передвигаясь над дном, находил кормящуюся морскую звезду, и осторожно, чтобы не изменить положения мидии, поднимал ее на поверхность и передавал ее человеку, находящемуся на борту лодки. Последний переворачивал звезду так, чтобы можно было сфотографировать положение мидии, захваченной амбулакральными ножками звезды. При фотографировании напротив интеррадиуса, где располагался мадрепорит, клалась этикетка с порядковым номером (рис. 3).

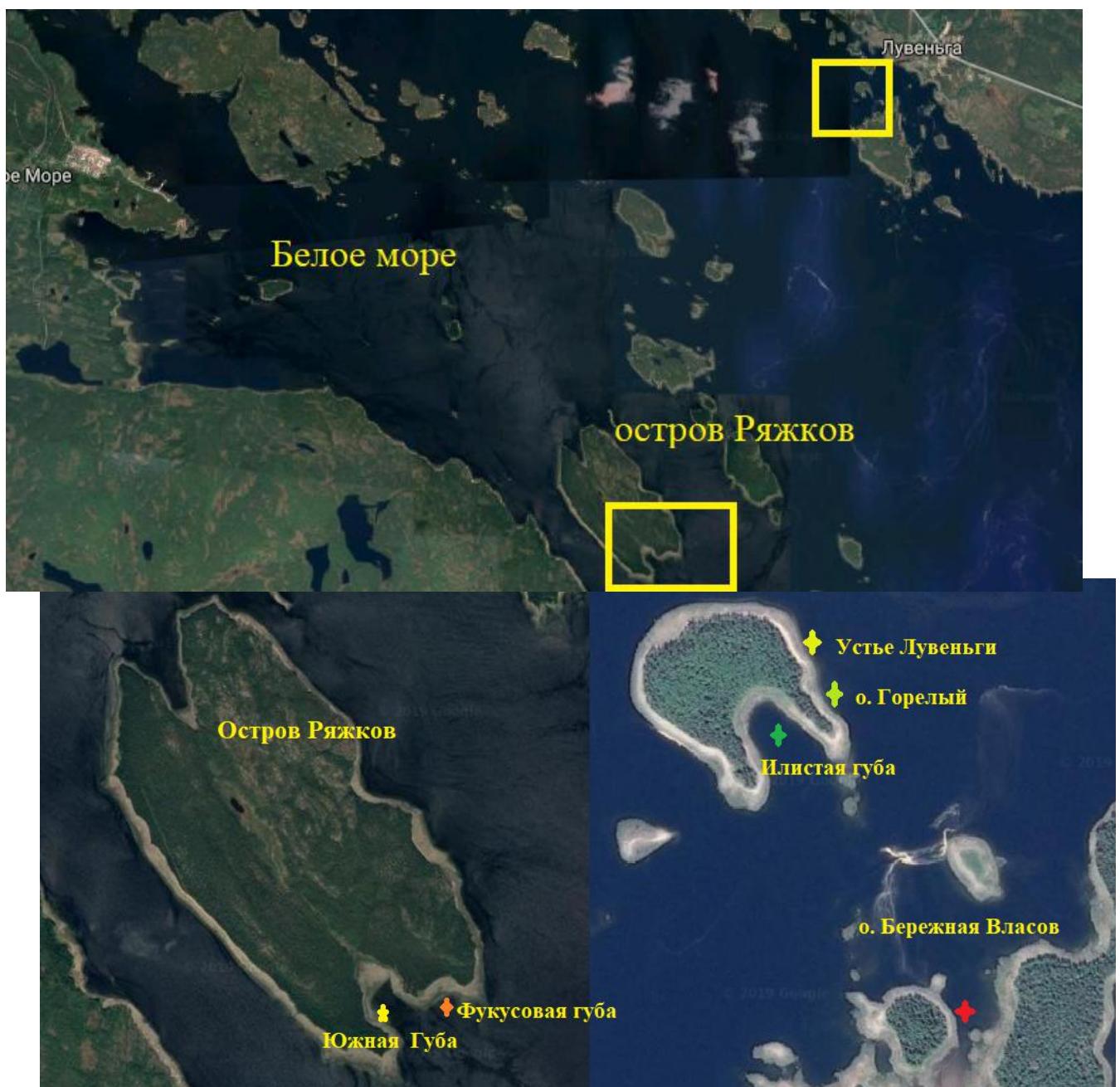


Рисунок 2. Места сборов материала.



Рисунок 3. Положение морской звезды и этикетки.

После фотографирования морских звезд помещали в индивидуальные контейнеры и спустя некоторое время подвергали двум тестам. Первый тест, который мы назвали «переворот», заключался в следующем: морская звезда клалась на дно пластикового контейнера объемом 10 л на аборальную сторону. После того, как она начинала переворачиваться, в полевой дневник фиксировались обозначения лучей, которыми она начинала совершать переворот (Рис. 4а). Во втором teste, «передвижение», звезда выкладывалась на дно того же контейнера в естественном для животного положении (оральная поверхность вниз). Далее мы отмечали лучи, которые совпадали с направлением движения животного (рис. 4б). Всего было собрано и измерено 87 морских звезд.

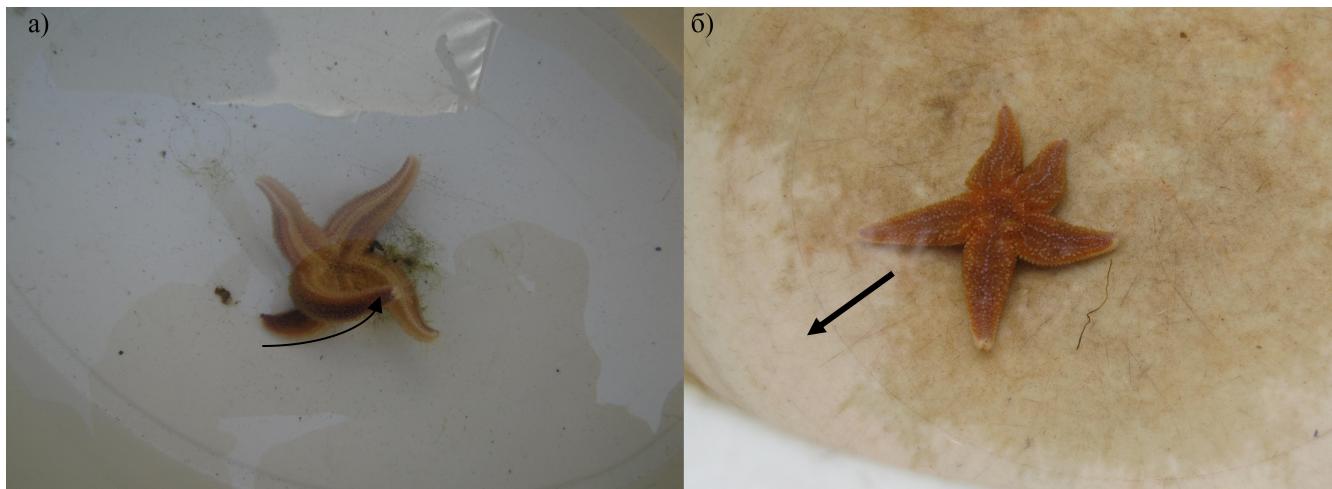


Рисунок 4. Проведение тестов (а) «переворот» и (б) «движение».

Третий анализ («растяжение») мы проводили с использованием фотоснимков (Рис. 5 а), которые были доработаны в программе Powerpoint по следующей схеме. На фотографии мы наносили две стрелки, которые характеризовали направления, в которых должны были бы быть приложены усилия для растяжения створок (Рис. 5б). Далее приблизительно из центра аборальной поверхности мы проводили вектор, проходящий через интеррадиус DE, в котором располагается мадрепорит (Рис. 5в). Потом через стрелки, обозначающие направление приложения усилий, проводили вектор, направление которого выбиралось так, чтобы угол между вектором, исходящим из центра и данным вектором, был бы минимальным (рис. 5г). Полученное изображение сохраняли для дальнейшей обработки с помощью программы «ImageJ». В этой программе мы измеряли минимальный угол между двумя описанными векторами (Рис. 5д).

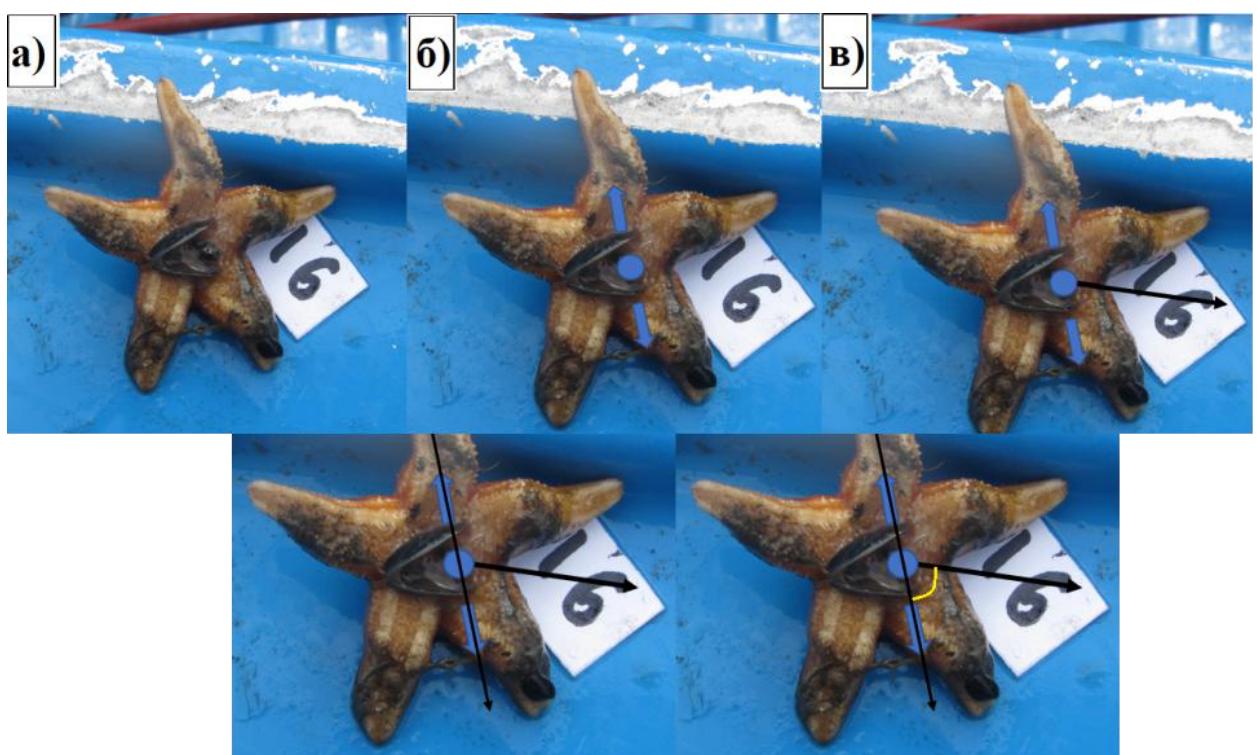


Рис 5. Схема обработки изображений для анализа направления усилий, прилагаемых звездой для растяжения створок мидий.

Статистическая обработка

Данные заносились в общую таблицу «Exel» и обрабатывались с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2019). Во всех тестах зависимой переменной были углы. В teste «переворот» — это градусные меры лучей, которыми звезда совершила переворот. В анализе «движение» также градусные значения лучей, которыми

звезда двигалась. В тесте «растяжение» это был угол между примерной осью растяжения створки мидии и направлением на мадрепоровую пластинку. Поскольку для угловых величин непригодны обычные статистические тесты, мы использовали так называемую угловую статистику. Для этого мы использовали функции пакета *circular* (Agostinelli, Lund, 2017).

В наших данных были два принципиально разных случая. Во-первых, результаты анализа «переворота» и «движения» имели вид частотных распределений углов, которые имели значения градусных мер лучей, то есть только значения от 0 до 360 градусов (если в тесте одновременно было задействовано два луча, расположенных рядом, то за направление принималось значение биссектрисы между значениями углов соответствующих лучей). Углы же при «растяжении» имели вид векторов, расположенных только в одной части окружности от 0 до 180 градусов, так как мы знаем, что морская звезда тянет створки, используя два противоположных направления, которые будут зеркальным отражением друг друга.

В связи с этим статистический анализ для этих двух случаев выглядел по-разному. Для анализа «переворота» и «движения» мы сравнивали наблюдаемое частотное распределение углов с равномерным распределением. Сравнение осуществлялось с помощью теста Уотсона (Cremers, Klugkist, 2018). Указанный тест осуществляли с помощью функции *watson.test()* из пакета *circular*. Мы считали распределение значимо отличающимся от равномерного при уровне значимости $p < 0.05$.

В случае анализа «растяжения» нам важно было понять существует ли какое-то предпочтительное направление растяжения створок мидии. Для этого мы анализировали так называемые результирующие длины векторов (*Rho*) (Cremers, Klugkist, 2018). Схему получения этой величины объясняет Рис. 6. Все векторы из выборки были ранжированы от 0 до 180. И далее производилось последовательное векторное сложение всех следующих друг за другом векторов. Длина вектора, соединяющего центр с последним из векторов в данной сумме, и рассматривалась как результирующая длина. Вычисление *Rho* осуществлялось с помощью функции *arrows.circular()* из пакета *circular*. Для оценки статистической значимости полученной величины мы использовали следующий подход. С использованием функции *r uniform()* из пакета *base* (Becker, R. A. et al., c1988) мы генерировали 76 (у такого количества звезд удалось однозначно установить направление растяжения) равномерно распределенных единичных векторов. Векторы исходили из одной точки в направлениях от 0 до 180 градусов.

Далее мы вычисляли для них величину результирующей длины. Эту процедуру мы повторяли 999 раз. В результате мы получили ряд результирующих длин, которые производятся в результате случайного процесса, порождающего равномерно распределенные векторы. Эти случайно сгенерированные величины мы сравнивали с наблюдаемым значением *Rho* и подсчитывали количество случаев, когда сгенерированная величина была больше или равна наблюдаемого значения *Rho*. Доля таких случаев в общем количестве случайных генераций может рассматриваться как оценка уровня значимости для эмпирической величины *Rho*. Мы считали *Rho* статистически значимым, если уровень значимости, полученный данным способом, не превышал 0.05.

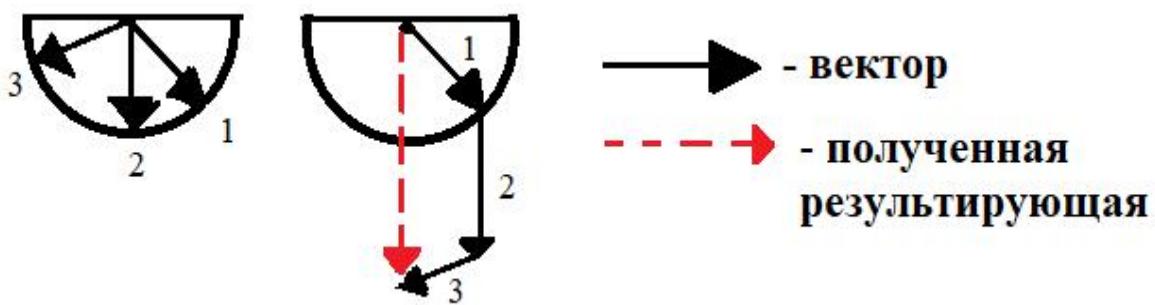


Рисунок 6. Схема получения результирующего вектора.

Результаты и обсуждения

На рисунке (рис. 7, а) показано частотное распределение углов в тестах «переворот». Применение статистического теста Уотсона выявило значимое отличие от равномерного распределения (Test Statistic: 0.2024, $p < 0.05$). Чаще всего морская звезда начинает переворачиваться лучом С и почти не использует лучи D, E.

В работе Джи с соавторами (Ji et al., 2012) была выявлена сходная тенденция, что при перевороте морская звезда использует определенные лучи, данные об этом распределении так же приведены на рисунке 7 синими цифрами. Наши результаты совпадают с результатами работы Джи и соавторов (Ji et al., 2012), для переворота чаще используются лучи С, D.

На рисунке (рис. 7, б) показано распределение значений в teste «движение» мы видим, что использование всех лучей при движении практически равномерно. Применение теста Уотсона не выявило статистически значимых отличий от равномерного распределения. (Test Statistic: 0.1579, P-value < 0.10). В работе Джи с соавторами (Ji et al., 2012) авторы выявили ось, по которой происходит движение морской звезды, эта ось проходит через интеррадиусы AB и CD, однако стоит отметить, что их выборка составляла 694 морских звезды, у нас же всего было протестировано 87 животных.

Таким образом при перевороте животное проявляет билатеральные признаки, а при передвижении у морских звезд каких-либо преимущественных направлений, свидетельствующих о билатеральности животного, не выявляется.

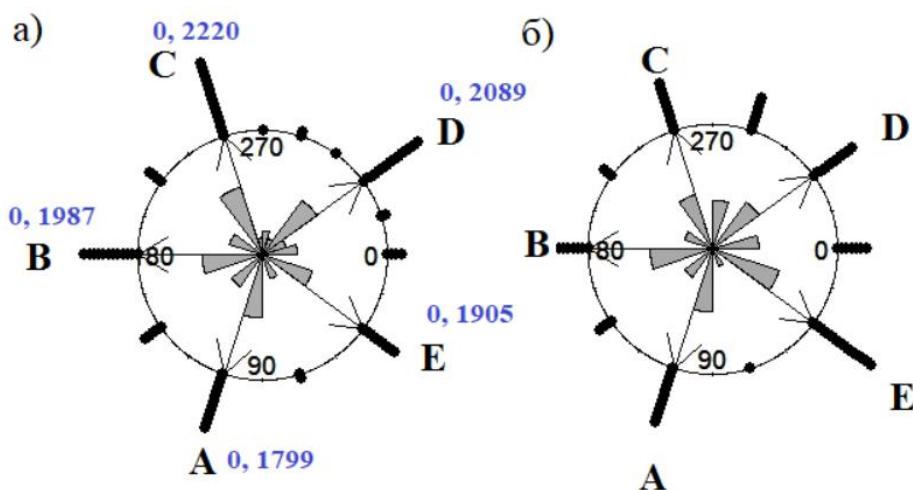


Рисунок 7. Частотно-угловые распределения в тестах «переворот» (а) и «движение» (б). Латинскими буквами обозначены названия лучей. Нулевое направление – направление на мадрепорит. Синим цветом показаны частоты использования лучей в teste «переворот», взятые из работы Джи и соавторов (Ji et al., 2012, Таблица 3.)

На рисунке (рис. 8) приведены данные анализа «Удержание». Точками показано количество измерений, попавших в промежуток, стрелка указывает результирующий вектор. На рисунке мы видим, что углы распределены неравномерно. Практически отсутствуют значения в точках 0° и 180° . Длина результирующего вектора составила 0.73. Для оценки статистической значимости этой величины мы построили частотное распределение результирующих длин, которые получаются при случайной генерации векторов (Рис. 9). Можно заметить, что в случайном процессе в большинстве случаев результирующие векторы будут иметь заметно меньшую длину, чем получена нами. Лишь 0,9 % случайных величин были больше или равны наблюдаемому значению. То есть наблюдаемое значение Rho маловероятно может быть полученным случайно. Это означает, что некоторое предпочтительное направление существует. При этом, если значение результирующей стремится к единице, то это означает что все векторы собраны в пучок (не рассеяны). В нашем случае такого однозначного согласования нет, но сонаправленность наблюдаемых векторов присутствует. Для того, чтобы понять, какие лучи чаще используются для растяжения створки было вычислено среднее значение (Рис. 8), которое составило 92,8 градуса. Если мы мысленно построим зеркальное отображение нижней полуокружности, мы сможем заметить, что при захвате участвуют лучи А и противоположный ему луч С, и очень редко используются лучи В и D. Таким образом, ось захвата перпендикулярна оси, проходящей через луч и мадрепорит.

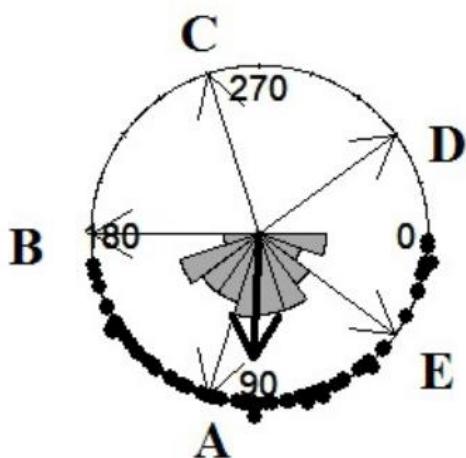


Рис 8. Распределение направлений осей захвата морскими звездами мидий (вид с оральной стороны). Точками показаны значения полученных углов, латинскими буквами названия лучей, стрелка – направление результирующей. Нулевое направление – направление на мадрепорит.

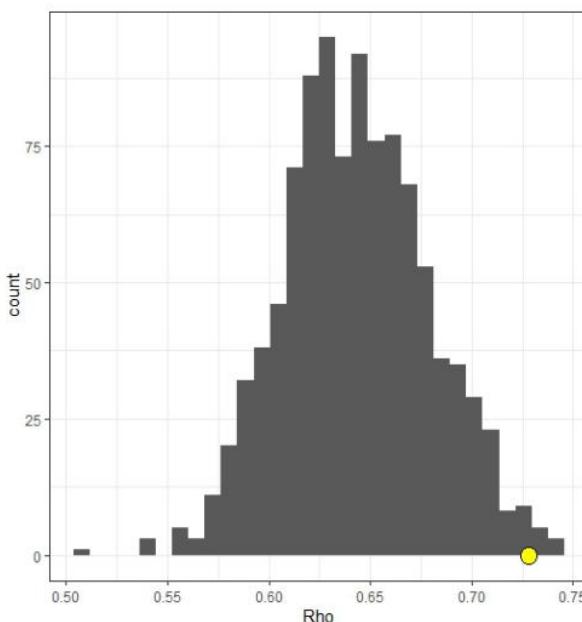


Рисунок 9. Частотное распределение значений Rho, полученных в случайном процессе. Желтым показано полученное значение.

Итак, попробуем объяснить результаты с помощью схемы развития и строения морских звезд. Мы знаем, что в процессе развития от личинки до взрослой особи морская звезда меняет свою симметрию и имеет радиальную симметрию вторично. Преобразование симметрии у морских звезд можно проследить на примере развития их личинок. Данные,

приведенные в книгах В.Н. Беклемишева (1964) и О.М Ивановой-Казас (1978), позволяют сопоставить стороны тела морской звезды со сторонами тела личинки.

Первая стадия – личинка бипиниария билатеральна (рис. 10), что свидетельствует о том, что радиальная симметрия у морских звезд появилась позже, чем билатеральная. На этой стадии личинка свободноплавающая. Следующая стадия – брахиоллярия, на этой стадии жизненного цикла происходит прикрепление личинки к субстрату. (Рис. 11) Перед прикреплением на границе преоральной полости и остального тела личинки появляется глубокая перетяжка, в этом месте потом происходит изгибание преоральной лопасти на левую сторону и ее скручивание в направлении часовой стрелки. Личинка прикрепляется предротовой лопастью к субстрату, передняя часть вытягивается в стебелек, и личинка утрачивает право и лево, приобретая передне-заднюю ось, на левой стороне затем образуется рот и амбулакральные ножки, а на правой аборальный диск. После атрофии личиночных органов прикрепления новообразованная морская звезда вновь становится подвижной. (Иванова-Казас, 1978)

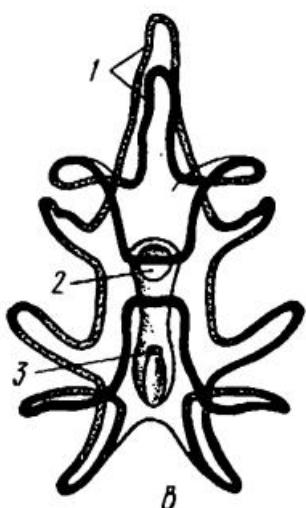


Рисунок 10. Бипиниария - билатерально симметричная личинка морских звезд (Догель, 1981). 1 – ресничный шнур, 2 – рот, 3 – анус.

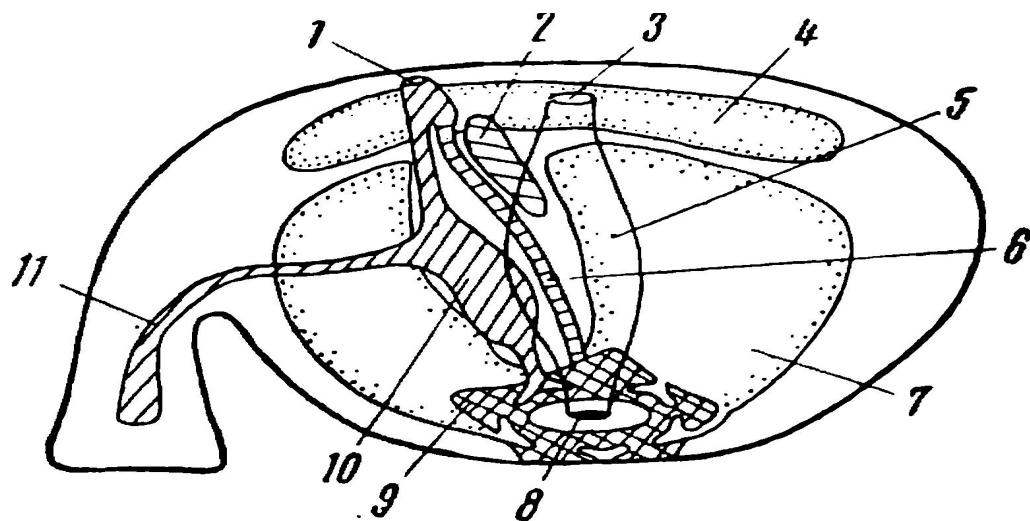


Рисунок 11. Схема метаморфоза личинки звезды (Беклемишев, 1964). 1 – поровой канал; 2 – правый аксоцель; 3 – задний проход; 4 – правый задний целом; 5 - кишечник; 6 – каменистый канал; 7 – левый задний целом; 8 - рот; 9 - гидроцель; 10 – левый аксоцель; 11 – его стебельковая часть (по К.Н Давыдову, видоизменено)

Стоит отметить, что при ползании морская звезда выбирает любое направления, и для передвижения использует амбулакральные ножки. Эти органы формируются из левого гидроцеля, а стало быть каких-либо следов билатеральности в этой системе просто быть не может.

Однако при растяжении и перевороте используются мышцы всего тела, которые вполне могли сохранить иннервацию билатеральной личинки. Из-за этого в этих действиях и может проявляться билатерализм.

Сравнивая наши результаты с положением передне-задней оси морской звезды, проходящей через луч А и лучи CD (Hotchkiss, 1998) (рис. 11), мы можем сказать, что при растяжении жертвы хищник использует лучи луч А и противоположный этому лучу интеррадиус CD, что соответствует предложенной Хотчкиссом схемой прохождения передне-задней оси животного. При перевороте использует все лучи, исключая луч Е, при этом довольно редко используя район мадрепорита, отдавая предпочтение лучам, находящихся по другую сторону.

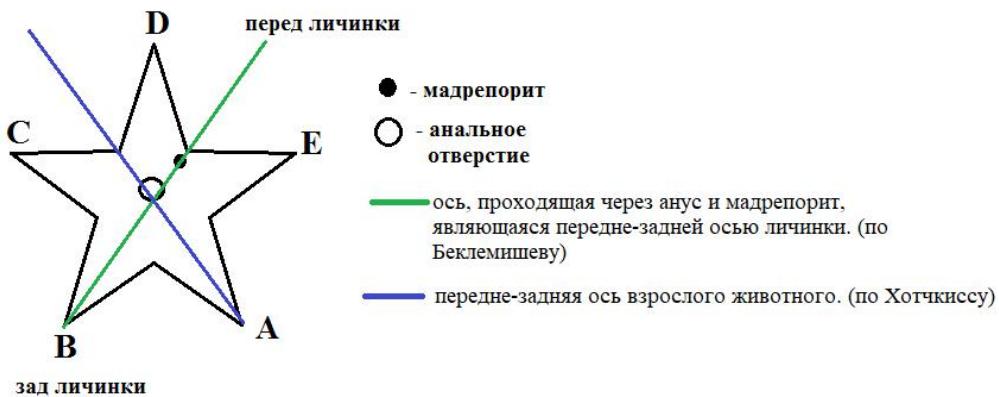


Рисунок 11. Оси личинки и взрослой особи.

Благодарности

Я выражаю благодарность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника за предоставленное место для проведения полевых работ. Так же я благодарю Александра Евгеньевича Горных за помошь и проведение водолазных работы по сбору кормящихся мидий. И благодарю моего научного руководителя и наставника Вадима Михайловича Хайтова и всех участников 54 беломорской экспедиции ЛЭМБ

Список литература

22. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., Наука, 1964, Том. 1,2 432 с.
23. Беклемишев Д.В. Курс аналитической геометрии и линейной алгебры / Д.В.Беклемишев. М.: Наука, 1984.
24. Догель В. А. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов/Под ред. проф. Полянского Ю.И. – 7–е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 1981. – 606 с., ил
25. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полуходовые. М., «Наука», 1978, 163 стр.
26. Малахов. В.В. Новые взгляды на происхождение билатерально-симметричных животных, в журнале Биология моря, издательство Наука (Владивосток). 2004, том 30, № 5, с. 335-346
27. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: Учеб. Для студ. высш. учеб. заведений. — М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002. — 592 с: ил.
28. Becker, R. A., Chambers, J. M. and Wilks, A. R. (1988) The New S Language. Wadsworth & Brooks/Cole.

29. Cremers J and Klugkist (2018) One Direction? A Tutorial for Circular Data Analysis Using R With Examples in Cognitive Psychology. *Front. Psychol.* 9: 2040. doi: 10.3389/fpsyg.2018.0240
30. Hyman L.H. 1940. *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. N.-Y., London: McGraw-Hill book comp. 26 p.
31. Hotchkiss, F. H. C. 1998. A “rays-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms. *Paleobiology* 24:200-214.
32. Hotchkiss F. H. C. 2000. On the number of rays in starfish. *American Zoologist* 40: 340–354.
33. Ji C, Wu L, Zhao W, Wang S, Lv J (2012) Echinoderms Have Bilateral Tendencies. *PLoS ONE* 7(1): e28978. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028978>

Олег Кириллов

Поведение беломорских мидий в присутствии хищника

В этой работе было проведено сравнение поведенческих реакций двух видов беломорских мидий на различные химические сигналы от хищников (*Asterias rubens* L (голодные звезды, звезды, питающиеся мидиями одного вида, звезды, питающие мидиями другого вида). Для этого был поставлен эксперимент, который проводился в течении 11 дней, в это время моллюски находились в непосредственной близости от хищника. Для измерения реакции мы использовали силу прикрепления и расположение моллюска относительно хищника на момент окончания эксперимента. В итоге было выяснено, что сигналы, исходящие от звезд, питающихся разными видами мидий, различаются моллюсками. Различия в силе прикрепления, в отличие от прошлого года, обнаружено не было

Введение

Отношения хищников и жертв имеют двусторонний характер. С одной стороны, хищник, нападая на жертву, наносит ей урон, но с другой, большинство потенциальных жертв имеют хорошие средства защиты, которые могут навредить, отпугнуть, отвлечь или даже убить хищника. Примеров такого рода очень много: ядовитые, яркие лягушки (Williams et al. 2000), отбрасывание хвоста у ящериц (Arnold, 1988) и другие механизмы. Труднее всего приходится прикрепленным организмам, в частности сессильному бентосу. Самый знаменитый пример смертельно опасного оружия у таких организмов - это стрекательные клетки кишечнополостных, которые используются как для охоты на добычу, так и для защиты от хищников (Van Alstyne et al. 1992). Другой пример, мшанки *Bugula neritina* для защиты своих личинок вступают в симбиоз с бактериями, секрецирующими сильные токсины, которые отпугивают хищников (Lopanik et al, 2004).

Одним из представителей прикрепленного бентоса на мелководье побережья северной Европы является мидии. Они являются пищей для многих организмов как позвоночных (куликов-сорок (Медведева, 2014), медведей (Wickham, Proudfoot, 2014)), так и беспозвоночных (морские звезды (Khaitov et al. 2018)). Мидии, так же как и другие представители сессильного бентоса, выработали в ходе эволюции несколько методов защиты от хищников, например, утолщение створки, синтез биссуса и поведенческие реакции: миграция, агрегация. (Reimer, Tedengren, 1997).

Раньше считалось, что в северной Европе обитает только один вид мидий – атлантическая, или *Mytilus edulis* L. Но позже выяснилось, что под этим названием скрывается группа видов: атлантическая, тихоокеанская и средиземноморская мидии (*M. edulis*, *M. trossulus* и *M. galloprovincialis* соответственно). Внешне эти виды почти неразличимы и могут формировать смешанные поселения (Стрелков и др., 2015; Katolikova et al., 2016). Однако биологические отличия видов (физиологические и этологические реакции) могут быть достаточно сильными. Например, демонстрируется тяготение *M. trossulus* к опреснённым участкам, в то время как *M. edulis* предпочитает участки с более высокой солёностью (Katolikova et al., 2016). Также эти два родственных вида предпочитают заселять разные субстраты (Зайчикова, 2011; Katolikova et al., 2016): относительное обилие *M. trossulus* выше на талломах фукоидов, в то время как на грунте обилие этих форм ниже. Хищники тоже по-разному реагируют на этих мидий: кулики-сороки и морские звезды предпочитают тихоокеанскую мидию (Медведева А. 2014; Lowen et al, 2013; Khaitov et al, 2018).

Как было показано, в Белом море исконным видом является атлантическая мидия (*M.edulis*), однако в послевоенные годы в эту акваторию вселились мидии тихоокеанского происхождения, *M.trossulus* (Стрелков и др., 2015). При этом известно, что при трансплантации *M.trossulus* из Балтийского моря, где в основном представлен именно этот вид (Riginus, Cunningham, 2005), в Северное море, где также исконно обитают *M.edulis*, вселенцы более интенсивно выедаются морскими звездами (Kautsky et al., 1990). При этом вид-вселенец пришедший из местообитаний, где отсутствуют морские звезды (Балтика), возможно, не имеет механизмов защиты от нападения хищников. В своей эволюционной истории, прошедшей в условиях отсутствия хищников, эти мидии могли не выработать (или утратить) соответствующие механизмы защиты (Arnold, 1988).

Одним из основных способов защиты у мидий – это усиленное выделение биссуса, которое позволяет моллюску прикрепиться, так что хищник не сможет отделить его от субстрата и раскрыть створки. (Norberg, Tedengren, 1995).

В прошлых исследованиях нами было показано, что тихоокеанские мидии прикрепляются сильнее, чем атлантические (Кириллов, 2017; Кириллов, 2018). И в присутствие химического сигнала от голодных звезд оба вида прикрепляются более сильно, чем в условиях его отсутствия (Кириллов, 2018). На основе этих исследований, мы предположили, что эти два вида пользуются разными стратегиями выживания. В то время как Тихоокеанская мидия в случае опасности усиленно секрецирует биссус, то есть сильнее прикрепляется к субстрату, Атлантическая предпочитает «уйти» из зоны опасности. В связи с этим нами был поставлен вопрос: какие поведенческие реакции будут проявлять эти два вида мидий на различные химические сигналы от хищника?

Обзор литературы

О объекте исследований – мидии

Mytilus edulis, мидия съедобная (Mytilidae), длина раковины до 9, редко до 15 см; раковина изнутри частично перламутровая; передний аддуктор маленький; живут плотными скоплениями на банках у нижней границы приливно-отливной зоны; прикрепляются биссусом к твёрдому субстрату, в том числе к особям своего вида; благодаря высокой интенсивности фильтрации играет очень важную роль в очищении воды; важный продукт питания (Вестхайде, Ригер, 2008).

Раньше считалось, что в морях Северной Атлантики обитает только один вид мидий – *Mytilus edulis*, он же мидия атлантическая, но уже около 20 лет известно что под этим названием скрывается 3 вида морфологически очень похожих друг на друга: тихоокеанская (*M.trossulus*), средиземноморская (*M.galloprovincialis*) и, собственно, атлантическая (*M.edulis*). Эти виды распределены в мировом океане следующим образом. Атлантическая мидия обитает на атлантическом побережье Северной Америки и в северной части побережья Европы. Средиземноморская - в Средиземном море, на побережье восточной Европы, в Калифорнии и западной Азии. Тихоокеанская - в Балтийском море, на западном побережье Канады, восточном побережье Северной Америки, на побережье Тихого океана и на северном побережье Европы (Стрелков и др., 2015; McDonald et al., 1991; Riginos, Cunningham, 2005). В течение тысяч лет эти виды мидий эволюционировали в разных

акваториях: *M.trossulus* - в Тихом океане, *M.edulis* - в Атлантике, а *M.galloprovincialis* - в Средиземном море. После освобождения Берингова пролива от ледника, сковавшего северную часть Тихого океана около 11 тысяч лет назад, началась миграция морской биоты через Северный Ледовитый Океан. Этим путем тихоокеанская мидия попала в Атлантику и обосновалась на побережье Северной Америки. После средиземноморская мидия была занесена случайно или умышленно в целях разведения марикультуры в Калифорнию, Восточную Азию и Южное полушарие (Стрелков и др., 2015). Распространение тихоокеанской мидии, вероятно, происходило тоже за счёт деятельности человека: в балластных водах кораблей их личинки были завезены с атлантического побережья Северной Америки во время курсирования судов по программе «Лендлиз» во время II Мировой Войны (Стрелков и др., 2015).

Белом море на данный момент встречаются только два вида мидий из трех представленных. Это тихоокеанская и атлантическая. Здесь они образуют смешанные поселения, из-за чего становятся конкурентами. Среди этих двух видов возможна гибридизация (Katolikova et al, 2016), поэтому их отношения значительно усложняются. Эти виды внешне почти не различимы, но отличаются предпочтениями в выборе среды обитания. Было проведено много исследований, в которых сравнивались эти два вида мидий. Например, в работе Павла Сафонова (Сафонов, 2011) демонстрируется тяготение *M.trossulus* к опреснённым участкам, в то время как *M.edulis* предпочитает участки с более высокой солёностью. Также эти два родственных вида могут заселять разные субстраты (Зайчикова, 2011): относительное обилие *M.trossulus* выше на талломах фукоидов, в то время как на грунте обилие этих форм ниже (Katolikova et al., 2016). Неоднократно было показано, что тихоокеанская мидия прикрепляется сильнее, чем атлантическая (Кириллов, 2017; Бабуров, 2014; Young, 1985).

Значение биссуса в жизни мидий

Биссусные нити - это биополимерные волокна, обладающие высокой прочностью, устойчивостью к истиранию и способностью к самосборке (Trapaide A. et al, 2018; Primel T. et al, 2017).

С помощью биссуса мидии крепятся к субстрату (Bell, Gosline, 1996), а мелкие мидии могут использовать его для перемещения, дрейфуя в толще воды (Lane, 1985). Также биссус используется мидиями для защиты от врагов: мидии плотно прикрепляются к субстрату, чтобы хищник не смог раскрыть створки (Leonard, 1999). При этом моллюски прикрепляются и друг к другу, формируя друзы, что также затрудняет атаку хищника (Brown et al., 2011).

Хищные морские звезды

Морских звёзд насчитывают около 1600 видов; это вторая по величине группа иглокожих. Они встречаются во всех зонах морской бентали, от литорали до самых больших глубин (Вестхайде, Ригер, 2008).

Белом море обитает несколько видов морских звезд (Оленев, Наумов, 1981), однако на мелководьях обильно встречается только один вид, *Asterias rubens* L. (Оленев, Наумов, 1981)

Численность этого вида может колебаться в очень широких пределах, достигая иногда нескольких сотен особей на квадратный метр (Anger, 1977). Питаются маленькие морские звезды брюхоногим моллюском *Hydrobia ulvae* при жизни на песочном дне, но при обитании на мидиевой банке они питаются мидиями (Anger, 1977). Морская звезда является одним из основных врагов мидий. Как было показано в исследование Беттины Сайер (Saier, 2001) в Ваттовом море, количество мидий на сублиторали гораздо меньше, чем на литорали, что автор связывает с мощным влиянием *A.rubens*.

О методах защиты и реакции на присутствие хищника у мидий

Для двустворчатых моллюсков характерна реакция на присутствие хищников в виде усиленной секреции биссуса, что позволяет им объединяться в друзы и делает их менее доступными для хищников (Brown et al. 2011).

В 1999 году в Великобритании провели исследования о реакции мидий на присутствие лобстера. В результате 22 часового эксперимента, было показано, что мидии усиливали выделение биссусных нитей и образовывали друзы на 5 часов раньше, чем в контрольных садках без хищника. Результаты этого эксперимента показывают, что мидии реагируют на химические сигналы хищника (Cote, 1999)

В 1997 году шведские ученые Олаф Реймер и Майкл Теденгрин (Reimer, Tedengren, 1997) в лабораторных условиях показали, что мидии реагируют на присутствие хищников усиленным выделением биссуса. В качестве хищников они использовали морских звезд и крабов. Результаты эксперимента показали, что после 24 часов выделение биссуса сильно увеличивается. Через 4 суток в присутствие хищника количество биссуса становится в два раза больше. Но на протяжении первых 10 часов хищник способен блокировать выделение биссуса у мидий.

Канадскими учеными в 2013 году были проведены похожие исследования (Lowen et al, 2013), в которых сравнивалась разница реакции на хищника у двух видов: тихоокеанской и атлантической мидий. В роли хищников выступили морские звезды *Asterias rubens* и крабы *Cancer irroratus*. В результате этого исследования было показано, что тихоокеанская мидия реагирует на присутствие хищника менее сильно, чем атлантическая, выделяя меньше биссуса. То есть, при взаимодействии двух близкородственных видов мидий наблюдаются межвидовые отличия.

Материалы и методы

В основе данного исследования лежит эксперимент проведенный в августе 2019 года, на литорали Фукусовой губы острова Ряжков, расположенного на территории Кандалакшского государственного природного заповедника, в вершине Кандалакшского залива Белого моря

($N = 67.006943$, $E = 32.579364$) (рисунок 1) во время LV Беломорской экспедиции лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии).

Сбор и подготовка материала

Для эксперимента нами были отобраны мидии из двух точек: половина была взята из Вороньей губы а другая – с острова Овечий. Мидии были взяты с этих мест, так как известно, что в поселении на литорали острова Овечий ($N = 67.094690$, $E = 32.453182$) преобладают особи *M.trossulus*, а в Вороньей губе ($N = 66.927977$, $E = 32.490989$) - особи *M.edulis* (Katalikova et al. 2016) (Рисунок 1).

Далее среди собранных мидий производилась дополнительная селекция особей. Для этого был использован признак, предложенный в работе Бюмона с соавторами (Beaumont et al., 2008), который основан на том, что Атлантическая мидия имеет более толстую створку, чем тихоокеанская. Поэтому при сдавливание моллюска в спинно-брюшном направлении у тихоокеанской мидии створки приоткрываются, а у атлантической - нет. В связи с этим, при отборе мидий мы старались подобрать моллюсков так, чтобы мидии, собранные из Вороньей губы по этому признаку соответствовали *M.edulis*, а мидии, собранные с поселения на острове Овечий - *M.trossulus*. Всего было отобрано 200 моллюсков: 100 особей из Вороньей губы и 100 с о. Овечий. Помимо мидий было отловлено 45 морских звезд *Asterias rubens*, которые были собраны водолазом в верхней сублиторали Южной губы острова Ряжков ($N = 67.007513$, $E = 32.574579$). До начала эксперимента моллюски и хищники содержались порознь в садках, подвешенных к плавучему причалу, садки находились на глубине 1,5 метров.

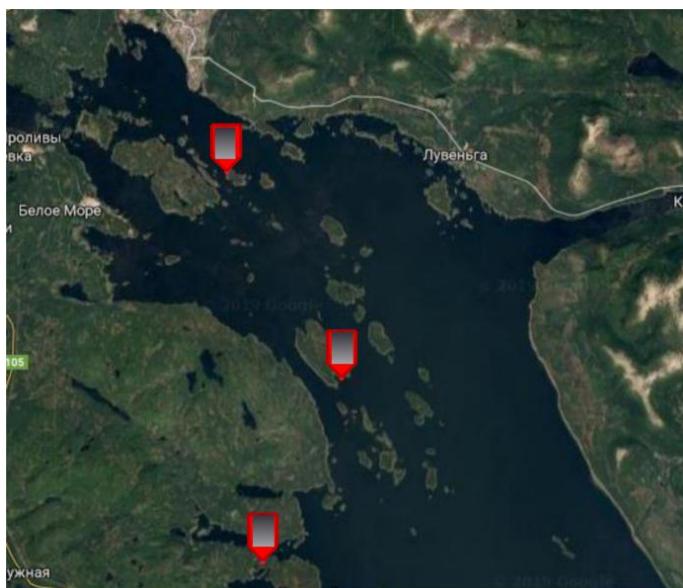


Рисунок 1. 1 - место сбора моллюсков тихоокеанского вида, 2 - место сбора моллюсков атлантического вида, 3 - место проведения эксперимента.

Дизайн эксперимента

Для эксперимента было использовано 20 садков, которые представляли собой кафельную плитку 20×20 см. Каждая плитка была окружена бортиком, сделанным из пластикового уголка высотой 3 см. С одного края на плитке был закреплен перфорированный пластиковый контейнер 20×7 см, состоящий из двух одинаковых частей, одна из которых служила дном, а другая крышкой (рисунок 2). Во всех садках на поверхность, не занятую контейнером, помещали по 20 моллюсков: 10 особей, собранных в Вороньей губе, 10 особей с острова Овечий. Моллюски при этом были распределены по поверхности более или менее равномерно.

В 15 из 20 садков, отобранных случайно, внутрь контейнеров было помещено по 3 морских звезды. В остальные 5 садков звезд не помещали. Садки были выставлены в литоральной луже (Литоральная лужа – участок литорали, остающийся затопленным во время отлива), в 2 линии параллельно урезу воды.

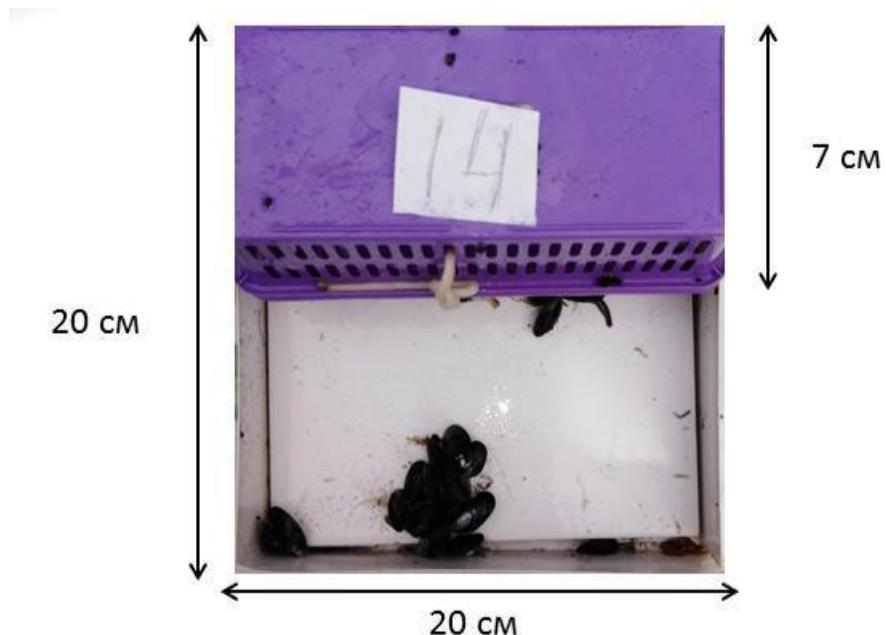


Рисунок 2. Устройство садка.

В первые 5 садков звезд не помещали – контрольные садки (A0), в следующие 5 садков помещались хищники не имеющие доступа к пище (Ah), в следующие 5 садков помещалось по 3 звезды, которых мы кормили каждые 3 дня тихоокеанскими мидиями (AT), в последние 5 садков также помещались хищники, которых мы кормили одновременно с садками AT, но моллюсками атлантического вида (AE). Во время кормления мидий старые створки убирались и внутрь контейнера со звездами помещалось по 10 моллюсков определенного вида. Таким образом, мы разделили все садки на 4 типа : контрольные, без звезд, садки с голодными звездами, садки в которых находились звезды, питающиеся Атлантическими мидиями и садки в которых хищники питались тихоокеанскими мидиями. Эксперимент проводился 11 суток. (рисунок 3)



Рисунок 3. Расположение садков, на литорали во время проведения эксперимента.

Снятие эксперимента

После окончания периода экспозиции садки поочередно снимали (в случайном порядке). Во время снятия эксперимента все садки были сфотографированы. При фотосъемке камера располагалась так, чтобы садок занимал стандартное положение в кадре камеры, установленной под углом 90° к поверхности садка.

Сразу после снятия у всех мидий была измерена сила прикрепления. Для измерения был использован пружинный динамометр с точностью 0.2 Н. В конструкцию динамометра была внесены следующие модификации. Вместо крюка на динамометре была закреплена затягивающаяся петля из рыболовной лески диаметром 0.2 мм. Эта петля обхватывала все нити биссуса в точке выхода их из створок. Кроме того, к ходовой части динамометра была прикреплена тонкая хлопчато-бумажная нить, которая вытягивалась вместе с ходовой частью динамометра во время растяжения пружины. Когда после отрыва мидии от субстрата пружина уходила в исходное положение, длина вытянутой части нити оставалась неизменной. Далее нить фиксировалась пальцем и вытягивалась пружина до момента натяжения нити (рис. 4). Во время измерения отмечалось приблизительное расположение моллюска относительно контейнера со звездами

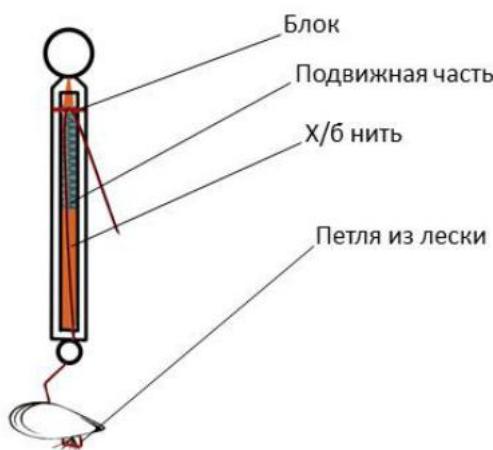


Рисунок 4. Модифицированный динамометр.

Морфометрические измерения

После снятия эксперимента у всех мидий были удалены мягкие ткани и измерены следующие параметры: длина створки, длина лигамента и расстояние от вершины раковины до конца призматического слоя в районе лигамента (рисунок 5). Последние два параметра использовались для определения морфотипа мидии.

Надежная идентификация моллюсков до видового уровня возможна только при использовании генетических методов (Katolikova et al; 2016), поэтому при идентификации моллюсков по морфологическим признакам уместнее использовать термин не «вид», а «морфотип». Морфотип мидий определяется с помощью признака, основанного на степени развития перламутрового слоя в районе лигамента (Золоторев, Шурова, 1997; Katolikova et al., 2016; Khaitov et al., 2018). У тихоокеанской мидии перламутровый слой раковины развит хуже, чем атлантической мидии (Khaitov et al., 2018), вследствие чего в районе лигамента прослеживается полоска призматического слоя (Золоторев, Шурова, 1997). Степень выраженности этого признака можно оценить с помощью так называемого Z-индекса (Katolikova et al, 2016; Khaitov et al., 2018), который вычисляется как отношение расстояния от вершины раковины до переднего конца полоски призматического слоя к длине лигамента. Ранее было показано, что мидии с $Z=0$ с высокой вероятностью относятся к *M.trossulus*, а мидии с $Z>0$ к *M.edulis* (рисунок 5). По мере увеличения значения Z от 0 к 1 увеличивается и вероятность отнесения мидии к *M.edulis* (Khaitov et al., 2018).

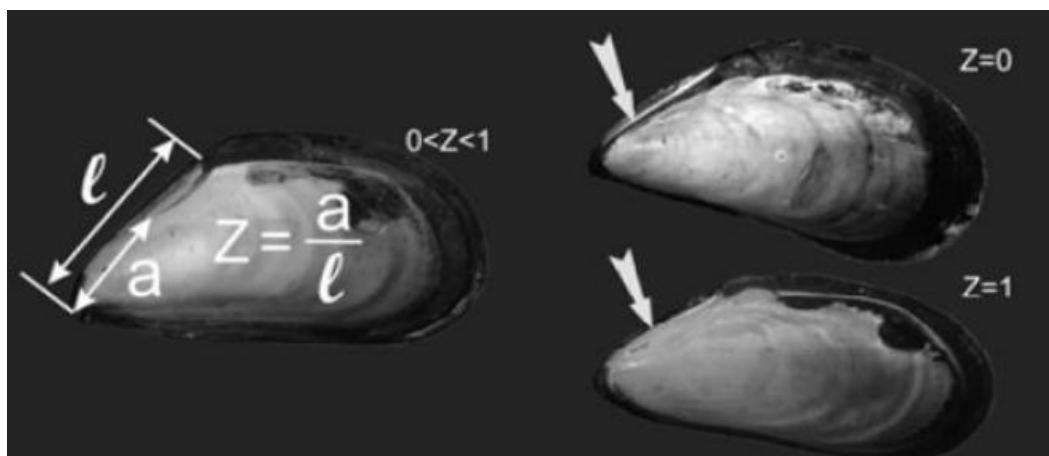


Рисунок 5. Морфотипы мидий.

Обработка фотографий

Фотографии всех садков обрабатывались следующим образом. В графическом редакторе на фотографию наносились номера мидий, путем сравнения фотографии и записей на которых обозначено приблизительное расположение моллюска. После в программе ImageJ (Abramoff et al, 2004) у каждой мидии были определены координаты на поверхности плитки (x и y, Рисунок 6). Все фотографии были одного размера, поэтому все координаты были сопоставимыми.



Рисунок 6. Определение координат положения мидий в конце эксперимента.

Математическая обработка

Для статистического анализа нами было построено 2 регрессионных модели, которые отличались друг от друга зависимой переменной. В модели 1 зависимой переменной являлся логарифм силы прикрепления (мы производили логарифмирование для того, чтобы снизить влияние неравномерности дисперсии и тем самым избежать нарушений условий применимости регрессионного анализа (Zuur et al., 2009)), а в модели 2 – координата положения Y, которая по сути отображает расстояние до контейнера с хищником.

Для статистического анализа была построена смешанная регрессионная модель (Zuur et al., 2009), включающая случайный эффект садка. Случайный фактор определял варьирование свободного члена модели.

Модель 1

В качестве предикторов в модели были взяты следующие переменные: индекс Z (непрерывная величина), тип садка (дискретный фактор с 4 градациями: со звездами, без звезд, со звездами, которые питались моллюсками Т-морфотипа и со звездами, которые питались мидиями Е-морфотипа.), длина моллюска (непрерывная величина) и дистанция от места прикрепления мидии до контейнера, то есть коррдината Y (непрерывная величина). Также в модель были включены взаимодействия первого порядка между предикторами.

Модель 2

В качестве предикторов в модели были взяты следующие переменные: индекс Z (непрерывная величина), тип садка (дискретный фактор с 2 градациями: со звездами, без звезд, со звездами, которые питались моллюсками Т-морфотипа и со звездами, которые питались мидиями Е-морфотипа.), длина моллюска (непрерывная величина) и сила прикрепления (непрерывная величина). Также в модель были включены взаимодействия первого порядка между предикторами.

Модель для проверки результатов предыдущих работ

Для проверки совпадения результатов прошлогодних исследований в которых было показано, что оба вида мидий в садках с голодными звездами прикреплялись сильнее, чем мидии в контрольных садках, с результатами этого года, нами была построена модель, аналогичная использованной в предыдущей работе (Кириллов, 2018). В ней отражена зависимость силы прикрепления моллюсков из садков с голодными хищниками и контрольных садков от тех же факторов, которые были использованы в предыдущей работе (Кириллов, 2018): индекс Z (непрерывная величина), тип садка (дискретный фактор с 2 градациями: со звездами, без звезд), длина моллюска (непрерывная величина) и дистанция от места прикрепления мидии до контейнера (непрерывная величина).

Вся обработка материала производилась с помощью функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2018). Для регрессионного анализа использовали функцию `lme()` из пакета `nlme` (Pinheiro et al, 2018). После построения полной модели, включающей в себя все предикторы и их взаимодействия, проводилось упрощение модели в соответствии с протоколом обратного отбора, `backward selection` (Zuur et al., 2009) с использованием функции `drop1()`. Для оценки значимости тех или иных предикторов в финальной модели использовали анализ девиансов: применялась функция `Anova()` из пакета `car` (Fox, Weisberg, 2011).

Для попарного сравнения средних значений зависимой переменной при условии выявления статистической значимости влияния предиктора, был проведен апостериорный анализ (post hoc analysis) с использованием критерия Тьюки (Pohlert, 2014).

Для визуализации результатов использовали функции пакета `ggplot2` (Wickham, 2016).

Результаты

В результате эксперимента нами было получено, что медиана силы прикрепления в садках типа A0 = 0.9 Н, Ah = 1.1 Н, AT = 1.5 Н и AE = 1.2 Н (Рисунок 7).

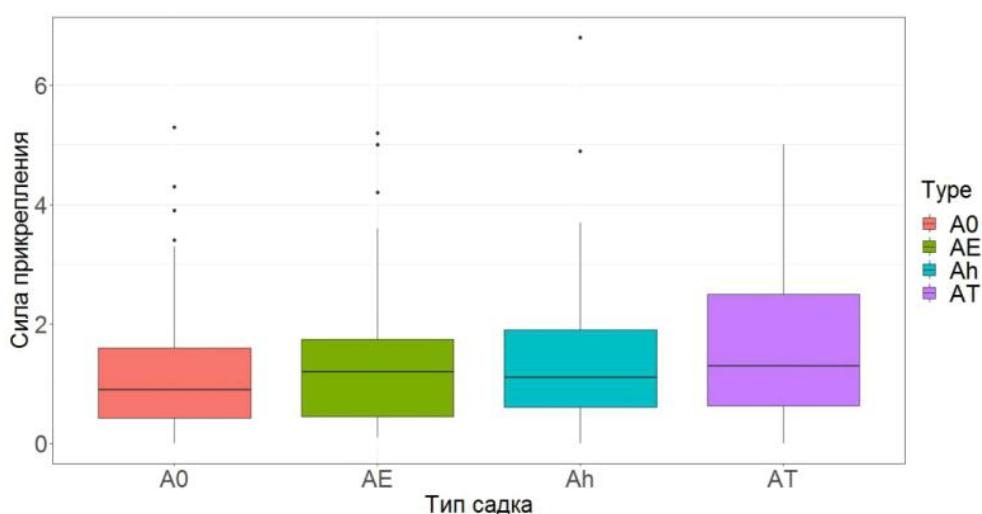


Рисунок 7. Сила прикрепления мидий (Н) в садках четырех типов. Горизонтальная черта соответствует медиане выборки; высота прямоугольника равна расстоянию между первым и третьим квартилями; длина «усов» равна 1.5 межквартильным расстояниям.

После подбора оптимального варианта модели 1 (backward selection) были исключены все взаимодействия и тип садка. В итоге, финальная модель выглядела следующим образом: в роли предикторов остались только длина моллюска и морфотип. Для сравнения полной и финальной модели нами было проведено сравнение коэффициентов AIC (Akaike information criterion). У полной модели он составил 341.4, а у сокращенной 337.5, из чего можно сделать вывод, что упрощение модели привело к ее улучшению. Предикторы, оказывают статистически значимое воздействие на зависимую переменную (анализ девиансы, табл. 1). Из этого можно сделать вывод, что основное влияние на силу прикрепления оказывает длина моллюска и морфотип мидии.

Таблица 1. Анализ девиансы модели 1, описывающей зависимость силы прикрепления от длины и морфотипа мидии.

Фактор	X2	Число степеней свободы	Уровень значимости
Длина	32,1	1	<0.0001
Морфотип	29,2	1	<0.0001

Для визуализации финальной модели нами был построен график зависимости значений предсказанных моделью от длины (рисунок 8).

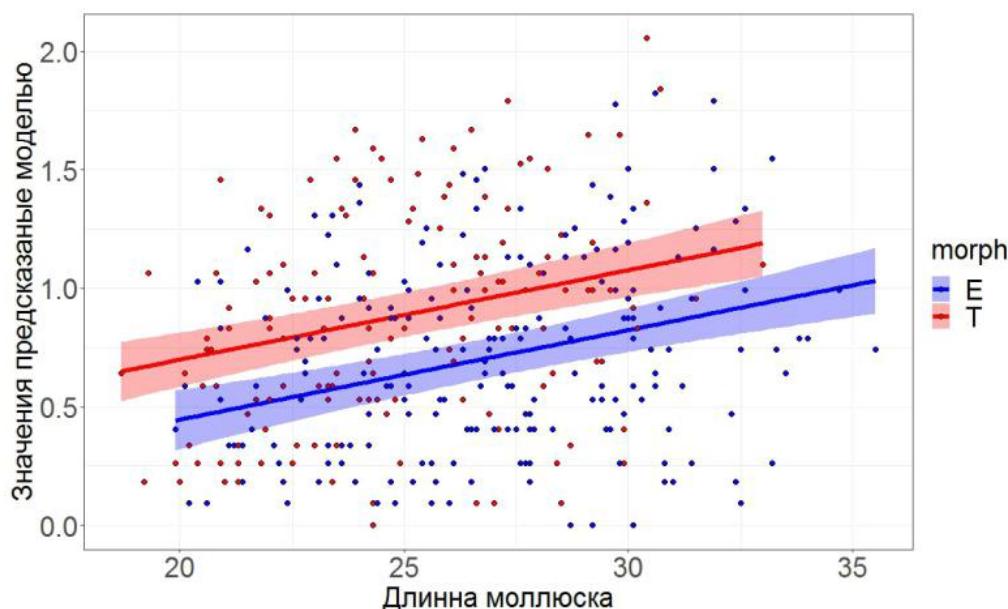


Рисунок 8. график зависимости значений предсказанных моделью (сила прикрепления) от длины. Цветами различается морфотип (красный – тихоокеанские, синий - атлантические).

На графике видно, что чем больше длина, тем большее сила прикрепления, а также, что мидии морфологически близкие к тихоокеанскому виду прикрепляются сильнее, чем мидии морфологически близкие к атлантическому виду, так как красная прямая, обозначающая

близость мидии к тихоокеанскому виду, чем синяя линия, обозначающая близость моллюска к атлантической мидии.

Модель, построенная по аналогии с моделью из прошлогоднего исследования (Кириллов, 2018) была упрощена и в итоге в качестве предикторов остались длина, морфотип и зависимость длины от морфотипа. Все 3 предиктора оказывают статистически значимое значение, как показал анализ девиансы (таблица 2).

Таблица 2. Анализ девиансы модели для проверки прошлогодних исследований, описывающей зависимость Силы прикрепления от длины и морфотипа.

Фактор	Chi ²	Число степеней свободы	Уровень значимости
Длина	13,4	1	0.000254
Морфотип	35,2	1	2.917e-09
Длина : морфотип	4,5	1	0.033714

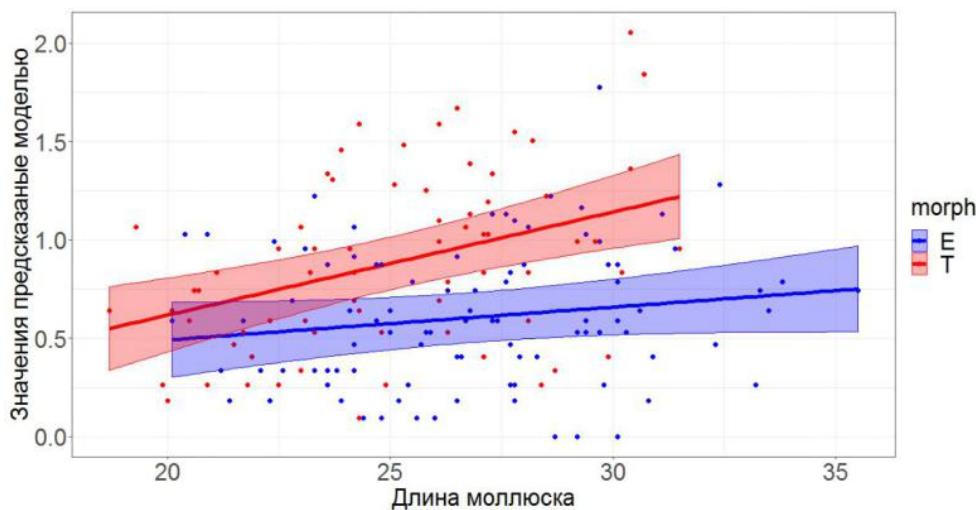


Рисунок 9. График, описывающий взаимодействие значений предсказанных моделью (сила прикрепления) от длины моллюска. Цветами различается морфотип (красный – тихоокеанские, синий - атлантические). На графике видно, что чем больше длина, тем больше сила прикрепления,

Для визуализации этой модели нами был построен график зависимости значений предсказанных моделью (сила прикрепления) от длины моллюска (Рисунок 9). Видно, что мидии близкие к тихоокеанскому виду прикрепляются сильнее, чем мидии близкие к атлантическому виду, так как красная прямая, обозначающая близость мидии к

тихоокеанскому виду, чем синяя линия, обозначающая близость моллюска к атлантической мидии.

На изображение визуализирующем расположение моллюсков в садках разного типа, можно увидеть, что в садках типа А0 мидии распределены по поверхности садка более менее равномерно, в то время как в садках типа Ah моллюски расположились дальше от контейнера со звездами. В садках типа AE мидии находятся на противоположной стороне от хищников, а вот в садках типа AT мидии сидят почти вплотную к контейнеру с хищниками. (Рисунок 10, рисунок 11).

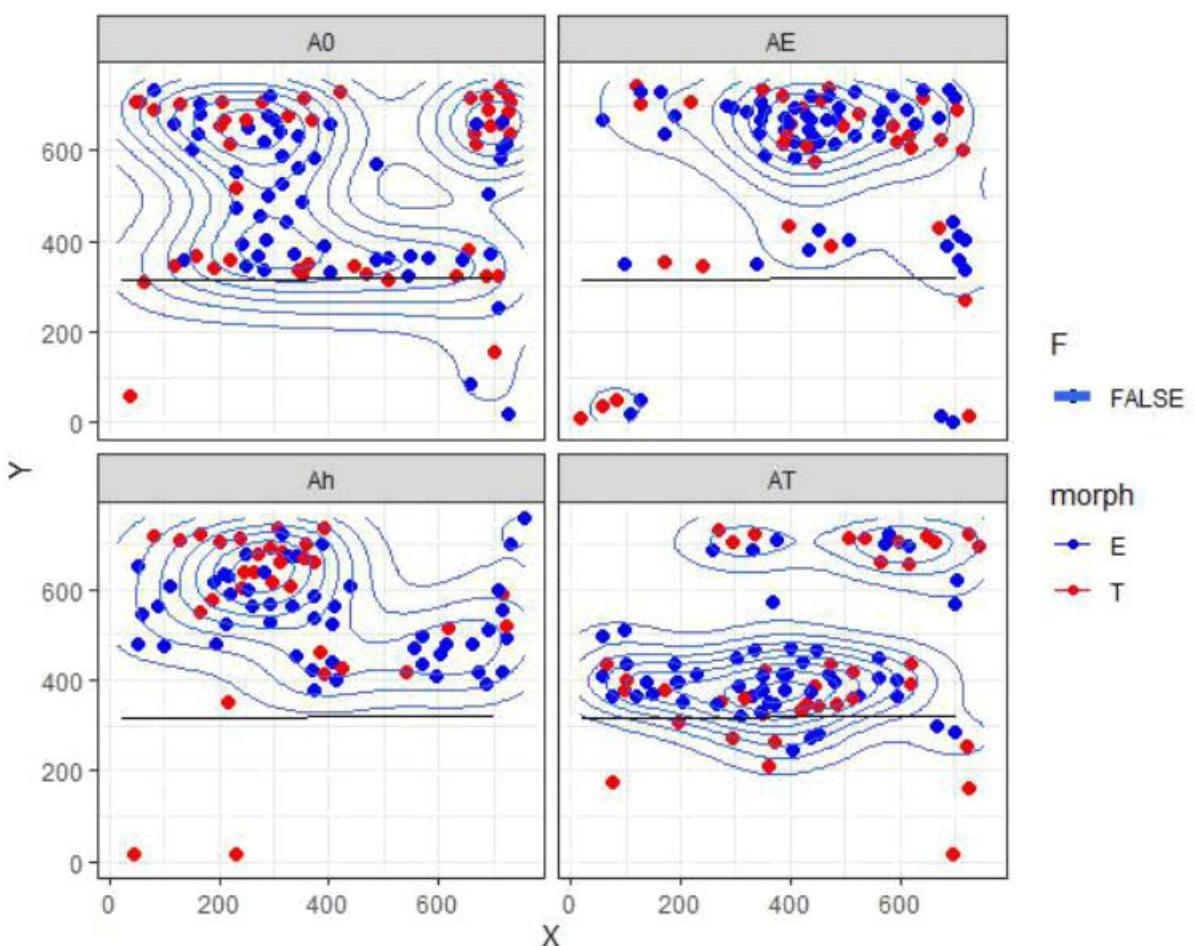


Рисунок 10. Графическое представление распределения моллюсков на поверхности садка. Горизонтальной линией обозначен край контейнера с морскими звездами. Цветами различается морфотип: синий – Е-морфотип, то есть моллюски морфологически более близкие к атлантическому виду, красный – Т-морфотип, то есть более близкие к тихоокеанскому виду. Так как все координаты были соотносимы друг с другом, на этом изображение все садки одних типов наложены друг на друга. Изолинии оконтуривают места наибольшей концентрации точек.

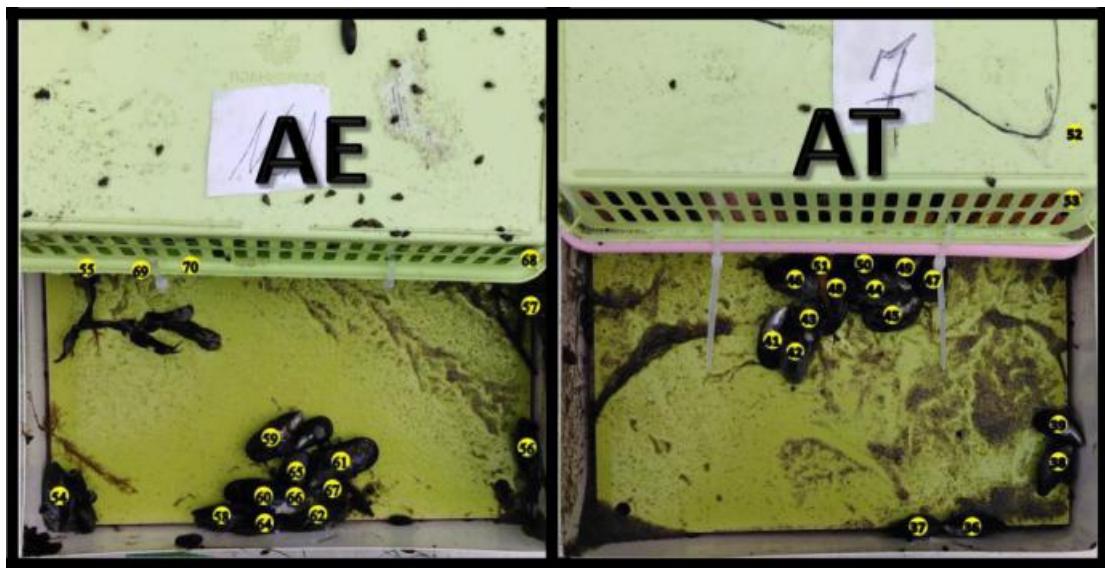


Рисунок 11. Пример фотографии садков типов АЕ и АТ. Видно, что в первом случае мидии концентрируются на максимальном расстоянии от садков с хищниками, а во втором - в непосредственной близости.

Далее был проведен подбор оптимального варианта модели 2 (backward selection) были исключены все взаимодействия, сила прикрепления и длина моллюска. В итоге, финальная модель выглядела следующим образом: в роли предикторов остались только тип садка и морфотип. Для сравнения полной и финальной модели нами были проведено сравнение коэффициентов AIC (Akaike information criterion). У полной модели он составил 4080.394, а у сокращенной 4067.165, из чего можно сделать вывод, что упрощение модели привело к ее улучшению. Предикторы, оказывают статистически значимое воздействие на зависимую переменную (анализ девиансы, табл. 3).

Таблица 3. Анализ девиансы модели 2, описывающей зависимость расстояния до контейнера с хищниками от типа садка и морфотипа мидии.

Фактор	X ²	Число степеней свободы	Уровень значимости
Тип садка	17,3965	3	0,0005857
Морфотип	6,8955	1	0,0086414

Для визуализации модели 2 нами был построен график зависимости значений предсказанных моделью от типа садка. (Рисунок 12).

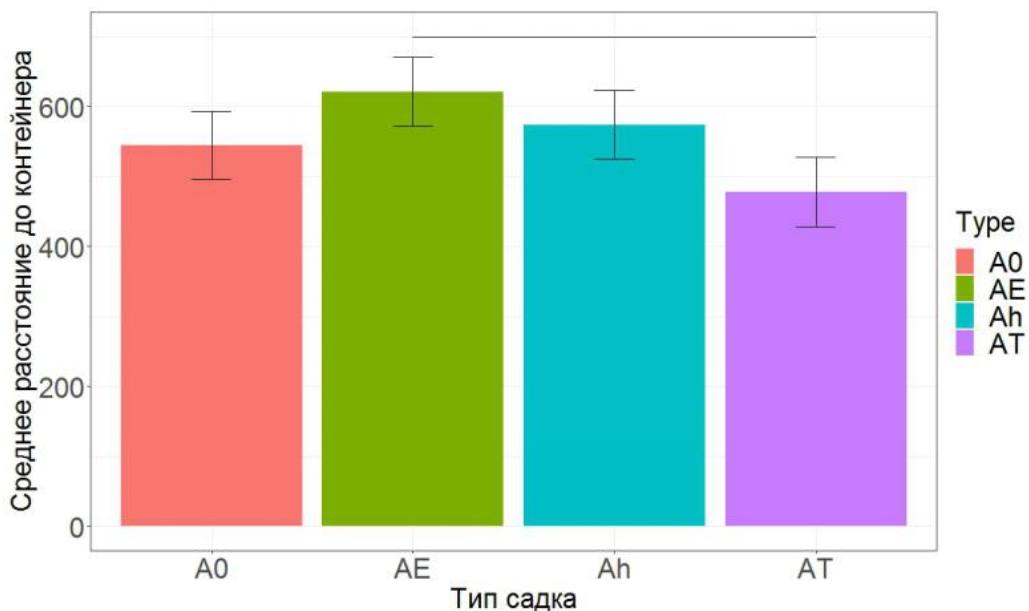


Рисунок 12. Средние значения расстояния до контейнера с морскими звездами. Усы обозначают 95% доверительные интервалы. Горизонтальная линия обозначает статистически значимые различия, выявленные в апостериорном анализе (post-hoc analysis). Значимые различия наблюдаются только между садками, в которых звезды ели мидий Т-морфотипа (AT) и садками, в которых хищники питались моллюсками Е-морфотипа (AE).

Обсуждение результатов

В наших прошлогодних исследованиях (Кириллов, 2018) было показано, что мидии в садках со звездами прикрепляются более сильно, чем в садках без звезд и то, что мидии Т-морфотипа прикрепляются сильнее, чем моллюски Е-морфотипа. А в этом году такой зависимости (реакция на химические сигналы хищника) выявлено не было. Это может быть связано с разными условиями проведения экспериментов. В прошлом году садки были свешены с причала на глубину около 1 м. и во время проведения эксперимента были довольно сильные шторма, которые оказывали дополнительное влияние на моллюсков. В этом году садки экспонировались в литоральной луже, защищенной от сильного волнового воздействия грядой валунов.

Вместе с тем, результаты данной работы еще раз подтвердили, что мидии Т-морфотипа крепятся сильнее, чем мидии Е-морфотипа. Однако существенной связи силы прикрепления и типа садка (модель 1) нам выявить не удалось.

Наше исследование показало, что на положение мидии (расстояние от контейнера с хищниками) относительно садка со звездами влияет как морфотип, так и тип садка. То есть, мидии Т-морфотипа сидят всегда чуть дальше, чем мидии Е-морфотипа.

Мидии, находящиеся в садках без звезд (A0) распределены по поверхности садка более-менее равномерно, в то время как в садках с голодными звездами (Ah) мидии заметно «отодвинулись» от контейнера со звездами. В садках с кормящимися звездами ситуация обстояла следующим образом: там, где звезды питались атлантическим видом все моллюски переместились на противоположную сторону садка относительно контейнера со звездами, а в садках, где хищники поедали тихоокеанский вид, моллюски, наоборот, все прикрепились близко к контейнеру с хищниками.

Полученные результаты можно объяснить следующим образом. Можно предположить, что мидии разных морфотипов воспринимают сигналы от хищников, поедающих особей своего, но не чужого, вида. При этом у двух разных видов мидий может быть две разные стратегии ответа на этот сигнал.

В связи с этим, видимо, работает следующая схема. Моллюск случайным образом перемещается по садку и в случае встречи другого моллюска, они начинают образовывать агрегацию. Но при этом, когда моллюск какого-либо морфотипа попадает в зону действия сигнала от хищника, он начинает проявлять реакции на химические сигналы звезд питающихся моллюсками. То есть мидии Т-морфотипа чувствуют сигнал от хищника, питавшегося только мидиями Т-морфотипа начинает прикрепляться, а Е-морфотип, чувствуя сигнал хищника, питавшегося Е-морфотипом, реагирует бегством. Таким образом, в садках типа АТ мы получаем агрегации, расположенные близко к контейнеру со звездами, а в садках типа АЕ – агрегацию расположенную на противоположной стороне садка относительно хищников.

Выводы

Сигналы, исходящие от звезд, питающихся разными видами мидий, различаются моллюсками, что может быть связано с разными стратегиями выживания, сформировавшимися во время эволюционного развития вида.

Различия в силе прикрепления, в отличие от прошлого года, обнаружено не было

Благодарности

Хотелось бы выразить благодарность Кандалакшскому государственному природному заповеднику, предоставившему возможность проведения данного исследования, всем участникам LIV Беломорской экспедиции лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) за помочь в сборе и обработке материалы. Так же хочется выразить благодарность моему непосредственному научному руководителю Хайтову Вадиму Михайловичу за его неоценимую помощь.

Список литературы

1. Бабуров, С. Видовые различия в биссусообразовании у мидий Белого моря. / С. Бабуров // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). – 2014.
2. Вестхайде, В. Зоология беспозвоночных в 2 томах / В. Вестхайде и Р. Ригер// пер. А.В. Чесунова. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 935 С.
3. Зайчикова, А. Сегрегация беломорских мидий / А. Зайчикова// Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). – 2011.
4. Золоторев, В.Н. Соотношение призматического и перламутрового слоев в раковинах мидий *Mytilus trossulus* / Н.В. Золоторев, Н.М. Шурова// БИОЛОГИЯ МОРЯ. - том 23. - № 1.– 1997. - с. 26-30.
5. Кириллов, О. Реакция беломорских мидий на присутствие хищника (*Asterias rubens*)/ О. Кириллов // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). – 2018.
6. Кириллов, О. Факторы, регулирующие силу прикрепления к субстрату у беломорских мидий / О. Кириллов // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). – 2017.
7. Медведева, А. Исследования предпочтения в питании кулика-сороки мидиями видов *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* на острове Ряжков / А. Медведева // Сборник материалов XVIII городской открытой научно-практической конференции старшеклассников «Ученые будущего». – СПб. – 2014. – 133 с.
8. Наумов, А.Д. Зоологические экскурсии на белом море /А.Д. Наумов, А.В. Оленев// ред. А. А. Стрелкова. —Л.: Изд-во Ленингр. .ун-та, 1981. 176 с.
9. Сафонов, П. Распространение *Mytilus edulis* и *Mytilus trossulus* в Кандалакшском заливе Белого моря / П. Сафонов // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). – 2011.
10. Стрелков, П.П. Голубые ракушки / П.П. Стрелков, В.М. Хайтов, М.В. Католикова // Природа. - № 6. – 2012. – С. 51-56.
11. Хайтов, В.М. История формирования совместных поселений *Mytilus edulis* Linnaeus и *M.trossulus* Gould в Кандалакшском заливе Белого моря / В.М. Хайтов [и др] // Материалы XIII всероссийской конференции с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. – СПб. – 2017. - с. 229 – 236.
12. Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J. "Image Processing with ImageJ". Biophotonics International, volume 11, issue 7, pp. 36-42, 2004.

13. Anger, K. 22. In-situ investigations on the echinoderm *Asterias rubens* as a predator of soft-bottom communities in the western Baltic Sea / K. Anger, U. Rogal, G. Schriever, C. Valentin // *Helgoliinder wiss. - Meeresunters.* – Vol. 29.- 1977. – pp. 439-459.
14. Arnold, E. N. 1988. Caudal autotomy as a defense / E.N. Arnold // *Biology of the reptilia.* - Vol. 16. – 1988. - pp. 236–273.
15. Beaumont, A.R. Three species of *Mytilus* and their hybrids identified in a Scottish Loch: natives, relicts and invaders? / A.R. Beaumont, M.P. Hawkins, F.L. Doig, I.M. Davies, M. Snow // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* – Vol. 367. - 2008. – pp. 100–110.
16. Bell, E.C. Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength / E.C. Bell, J.M. Gosline // *The Journal of Experimental Biology.* – Vol. 199. – 1996. – pp. 1005– 1017.
17. Brown, K.M. Predatory blue crabs induce byssal thread production in hooked mussels / K.M. Brown, B. Aronhime, X. Wang // *Invertebrate Biology.* – Vol. 130(1). – 2011. – pp. 43–48.
18. Cote, I.M. Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus) / I.M. Cote, E. Jelnikar // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235. – 1999. – p. 201–211.
19. Fox, J. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition.. – 2018. - Thousand Oaks CA: Sage. - URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
20. Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* Springer-Verlag New York, 2016.
21. Katolikova, M. Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue Mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea / M. Katolikova, V. Khaitov, R. Väinölä, M. Gantsevich, P. Strelkov // *PLoS ONE* 11(4). – 2016. – 25c.
22. Kautsky, N. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. I. Growth and morphology / N. Kautsky, K. Johannesson, M. Tedengreen // *Marine ecology progress series.* – Vol. 59. – 1990. – pp. 203-210.
23. Khaitov, V.M. Discriminating Eaters: Sea Stars *Asterias rubens* L. Feed Preferably on *Mytilus trossulus* Gould in Mixed Stocks of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* L. / V.M. Khaitov, A. Makarycheva, M. Gantsevich, N. Lentsman, M. Skazina, A. Gagarina, M. Katolikova, P. Strelkov // *Biol. Bull.* 234 The University of Chicago. – 2018. - pp. 85–95.

24. Lane, D.J.W. Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis* /D. J.W. Lane, A. R. Beaumont, J.R. Hunter // *Marine Biology.* – Vol. 84. – 1985. – pp. 301-308.
25. Leonard, G.H. Crab Predation, Waterborne Cues, and Inducible Defenses in the Blue Mussel, *Mytilus edulis* / G.H. Leonard, M.D. Bertness, P.O. Yund // *Ecology.* - Vol. 80. - No. 1. – 1999. - pp. 1-14.
26. Lopanic, N. Potent Cytotoxins Produced by a Microbial Symbiont Protect Host Larvae / N. Lopanik, N. Lindquist and N. Targett // *Oecologia.* - Vol. 139. - No. 1. – 2004. - pp. 131-139.
27. Lowen, J.B. Predator-induced defenses differ between sympatric *Mytilus edulis* and *M. trossulus* / J. B. Lowen, D. J. Innes, R. J. Thompson // *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIE.* - Vol. 475: 135– 143, 2013
28. McDonald, J.H. Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres / J.H. McDonald, R. Seed, R.K. Koehn // *Marine Biology* 111. – 1991. – p. 323-333.
29. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M.
30. Norberg, J. Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. / J. Norberg, M. Tedengren // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* – Vol. 186. – 1995 . – pp. 207-220.
31. Pinheiro, J. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.* R package version 3.1-137 / J.
32. Pinheiro, D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, R Core Team (2018) //. – 2018. - URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
33. Priemel, T. Rapid self-assembly of complex biomolecular architectures during mussel byssus biofabrication / T. Priemel, E. Degtyar, M.N. Dean, M.J. Harrington // *NATURE COMMUNICATIONS* | DOI: 10.1038/ncomms14539 . – 2017.
34. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing / R Core Team//. - Vienna, Austria. – 2018. – URL: <https://www.R-project.org/>.
35. Reimer, O. Predator-induced changes in byssal attachment, aggregation and migration in the blue mussel, *Mytilus edulis* / O. Reimer, M. Tedengren // *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* - Vol. 30. – 1997. - pp. 251-266.

36. Riginos, C. Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* × *Mytilus trossulus*) hybrid zones / C. Riginos, C.W. Cunningham // Molecular Ecology. – Vol. 14. – 2005. – pp. 381–400.
37. Saier, B. Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden sea. / B. Saier // Journal of Sea Research. – Vol. 46. – 2001. – pp. 29 – 42.
38. Pohlert T. (2014).The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR).
39. Trapaidze, A. Exploring mussel byssus fabrication with peptide-polymer hybrids: Role of pH and metal coordination in self-assembly and mechanics of histidine-rich domains / A. Trapaidze, M. D'Antuono, P. Fratzl, J.M. Harrington // European Polymer Journal. – 2018.
40. Van Alstyne, K.L. Antipredator Defenses in Tropical Pacific Soft Corals (Coelenterata: Alcyonacea). I. Sclerites as Defenses against Generalist Carnivorous Fishes / K.L. Van Alstyne, C.R. Wylie, V.J. Paul, K.Meyer // Biological Bulletin. - Vol. 182. - No. 2. – 1992. - pp. 231-240.
41. Wickham, S. Black Bears (*Ursus Americanus*) as Possible Vectors of Bi-directional Nutrient Transfer in Marine and Terrestrial Systems Inferred from their Late Summer Diets / S. Wickham, B. Proudfoot // The Arbutus Review. – Vol. 5. - No 1. – 2014. – p. 22-40.
42. Williams, C.R. Antipredator Mechanisms of Australian Frogs / C.R. Williams, E.D. Brodie, M.J. Tyler and S.J. Walker// Journal of Herpetology. - Vol. 34. - No. 3. – 2000. - pp. 431-443/
43. Young, G. A. Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors / G.A. Young // Marine Ecology Progress Series. - Vol. 24. – 1985. - pp. 261-271.
44. Zuur, A. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R / A. Zuur, , E.N. Ieno, N. Walker, A.A. Saveliev, G.M.Smith // New York. - Springer-Verlag New York. – 2009. – 574 p.

Мария Кондрашева

Особенности микрораспределения *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa* при совместных поселениях на литорали острова Ряжков и в супралиторальных лужах на островах Олений и Телячий Кандалакшского залива Белого моря

По литературным данным при совместных поселениях *Ecrobia ventrosa* обитает на верхних горизонтах литорали, а *Peringia ulvae* селится на средних и нижних. В нашей работе мы хотели узнать, как ведут себя эти два вида в супралиторальных лужах без изменения глубины, и в каких случаях между ними существуют конкурентные взаимоотношения. Мы выяснили, что в случае доминирования *E. ventrosa* конкуренция между видами наиболее выражена.

Введение

Зоной наших интересов являлись совместные поселения *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa* на супралиторали и литорали на островах Ряжков, Олений и Телячий Кандалакшского залива Белого моря.

Супралитораль (от лат. *supra* — над, выше и *litoralis* — береговой), зона заплеска, зона на границе моря и суши, лежащая выше литорали и не заливаемая во время прилива. Подвергается действию прибоя, покрывается водой при нагонных ветрах и сильных штормах (Большая Советская Энциклопедия). Литораль – это (от лат. *litoralis* — береговой, прибрежный), экологическая зона морского дна, затапливаемая во время прилива и осушаемая при отливе. Располагается между уровнем воды в самый низкий отлив и уровнем воды в самый высокий прилив. Мы считаем супралиторальные лужи изотропной средой, то есть в пространство с одинаковыми условиями для всех обитателей, поэтому главным возможным фактором микрораспределения моллюсков является конкуренция.

Конкуренция-взаимодействия между популяциями двух или более видов отрицательно влияющие на рост и выживаемость. (Odum, 1953). Конкуренция- это стремление двух или более животных овладеть одним и тем же определенным предметом или же захватить часть запаса, необходимую для удовлетворения потребностей каждого из конкурентов, в то время как запас этот недостаточен для удовлетворения потребностей их обоих или всех. (Milne A. 1961) На модели этих видов мы можем наблюдать два типа косвенной конкуренции, взаимоотношений, при котором организмы только оказывают негативное влияние друг на друга, но не нападают на прямую. (Birch, 1957) Существует разделение на внутривидовую, происходящую между особями одного вида, и межвидовую, возникающую между особями двух или более видов, конкуренцию. (Birch, 1954) Конкуренция возникает при недостатке ресурсов, использующихся одной или несколькими популяциями. Так как два вида не могут обладать одинаковыми экологическими потребностями при совместном сосуществовании по принципу Гаузе, то и конкуренция между видами будет меньше, чем внутри вида, где все нуждаются в одинаковых ресурсах. Внутривидовая конкуренция существует почти во всех случаях проживания живых организмов одного вида на одной территории, тем временем как межвидовая появляется при недостатке общих для видов ресурсов.

В нашем исследовании модельными популяциями микрораспределения послужили совместные поселения двух видов близкородственных моллюсков.

Peringia ulvae и *Ecrobia ventrosa*, небольшие водные переднежаберные моллюски, населяющие прибрежные воды Белого моря, служащие пищей для морских птиц и хищных беспозвоночных.

Моллюски имеют небольшую коническую, остроконечную раковину с выпуклыми завитками и глубокими швами, завиток тела более широкий по сравнению с теми, что над ним. Сведения по анатомии приводятся в работах Милашевича (1916), Фреттер и Грэхема (1962).

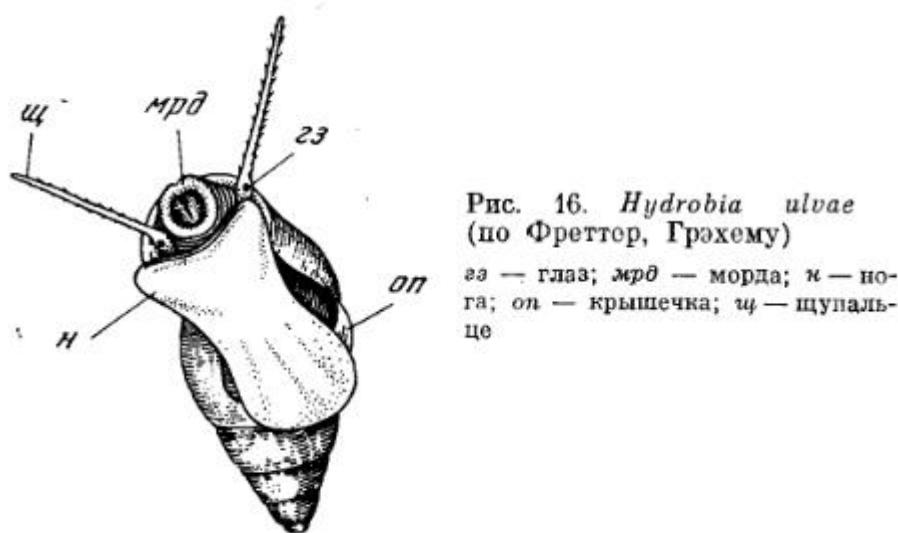


Рис. 16. *Hydrobia ulvae*
(по Фреттер, Грэхему)

зз — глаз; мрд — морда; н — нога; оп — крылечка; щ — щупальце

Рисунок 1. Внешний вид моллюска, ранее относившегося к виду *Hydrobia ulvae*.

Главным морфологическим отличием считается форма совокупительного органа. У *Ecrobia ventrosa* детородный орган имеет изогнутую форму, на конце заострен. У *Peringia ulvae* он массивный с закругленным концом. (Muus, 1963)

Менее точным, но более доступным способом для определения вида являются различия пигментации щупалец, цвета и формы раковины. (Горбушин, 1995)

У *P.ulvae* на щупальце имеется поперечное пигментное пятно, в то время как у *E.ventrosa* оно узкое продольное. (Гафарова, 2018)

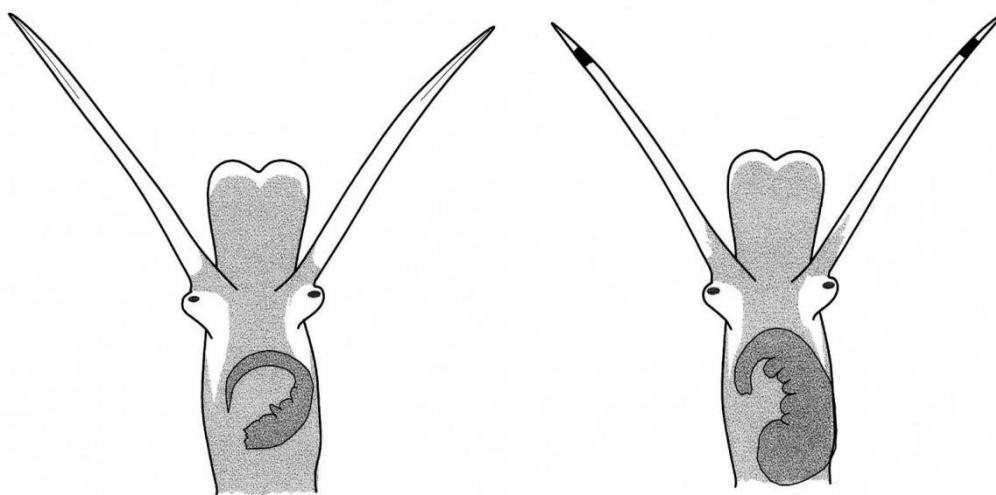


Рисунок 2. Передний конец тела самцов *P.ulvae* и *E.ventrosa*.

До недавнего времени считалось, что в Белом море главной визуальной особенностью *E.ventrosa* является серо-голубой окрас раковины, но нами был найден новый морфотип, отличающийся от привычной формы коричневым цветом периостракума, схожим с окраской *P.ulvae*, найденный нами на изучаемой литорали острова Ряжков.

По данным большинства исследователей (Воробьев, 1949; Фреттер, Грэхем, 1962; и др.), основным фактором, определяющим распространение гидробий, является соленость. Бергер(2001) отмечает, что *E. ventrosa* более толерантна к низкой солености (6-10), но менее устойчива к высокой, чем *P.ulvae*. Но кроме различного отношения к соленой воде, существуют другие характерные отличия. Например, разные жизненные циклы. Единственное яйцо в кладке *E. ventrosa* развивается до сформированной молоди. Из кладки выходит молодой моллюск, диаметр раковины которого достигает 0,23 мм. Пелагической личинки у *E. ventrosa* нет (Чухчин, 1975). *P.ulvae* откладывают яйца на раковинах особей того же вида или других моллюсков, например, мидий, в виде кладок, содержащих до 300 яиц. Из яйца развивается личинка с пелагической стадией различной продолжительности, от нескольких дней до месяца и более. (Филатова, Зацепин 1948), (Фреттер и Грэхем, 1962), что способствует ее широкому распространению. Продолжительность жизни гидробий — от трех до пяти лет (Фреттер, Грэхем, 1962). Типы питания у этих видов схожи. *E. ventrosa* питается микрофауной и микрофлорой, а также может выступать в роли падальщика. *P.ulvae* питается растительным детритом и одноклеточными водорослями, эти моллюски являются фитофагами. (Фреттер и Грэхем, 1962). Как отмечают Воробьев (1949), Фреттер и Грэхем (1962) биотоп мало влияет на распространение *P.ulvae*, а *E.ventrosa* обитает на тонком мягким иле, но более характерна для водорослей. По Фреттер и Грэхему (1962), гидробий заселяют литораль, мелководные заливы, лагуны и эстуарии. По данным Соколовой(1963) в Белом море этот вид весьма распространен в средней зоне литорали. Именно в литоральной зоне этот моллюск образует наиболее плотные популяции. По Горбушину(1995) наиболее плотные

поселения *E.ventrosa* встречаются на верхней литорали, а *Peringia ulvae* преобладает на более низких горизонтах литорали.

Данное исследование является продолжением работы, начатой нами в 2018 году. (Распределение *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa* в вершине Кандалакшского залива Белого моря).

Цель работы: выявить закономерности в микрораспределении *E.ventrosa* и *P.ulvae* при совместном поселении в изотропной среде супralиторальной лужи и приливно-отливной зоне литорали.

Задачи работы:

Пронаблюдать за различиями во взаимоотношениях двух видов моллюсков на литорали и в изотропной среде.

Доказать фактор влияния на микрораспределение у этих видов.

Материалы и методы

Сборы проб производились в вершине Кандалакшского залива на территории Кандалакшского государственного природного заповедника в июле 2019 года на острове Телячий, на острове Олений и на западной ряжковской салме острова Ряжков (Рисунок 1. Расположение точек взятия проб в вершине Кандалакшского залива) в 40 Беломорской экспедиции ЛЭМБ ГИПС.



Рисунок 3. Расположение точек взятия проб в вершине Кандалакшского залива.

В супралиторальной луже на острове Телячий площадью 60 м² и соленостью воды 13 ‰ и супралиторальной луже на острове Олений площадью 20 м² и соленостью 15 ‰ бралось по 12 проб, всего 24, с помощью рамки 1/185 м² во время отливов. На литорали было собрано 24 пробы с помощью рамки 1/185 м². Точки для взятия проб были выбраны по причине присутствия *Peringia ulvae* и *Ectrobia ventrosa* в совместных поселениях.

Далее пробы промывались через сито с диаметром ячей 0,5 мм, извлекались все животные, Hydrobiidae выбирались количественно. После моллюсков распределяли по видам и измеряли длину(h) и ширину(w) раковины (Рисунок 4.)

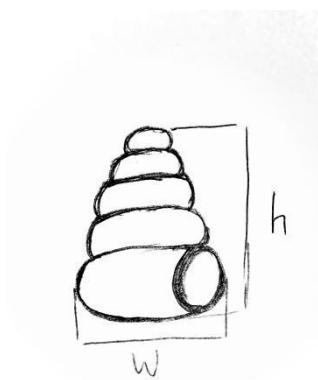


Рисунок 4. Схема измерения моллюсков.

Статистическая обработка

При составлении модели зависимости количества *Ecrobia ventrosa* предикторами являлись географическое положение и количество особей *Peringia ulvae*. Поскольку в качестве зависимой величины использовалась дискретная величина(2), количество *Ecrobia ventrosa*, была применена линейная модель с отрицательно биномиальным распределением:

$y = x_1 + x_2 + x_1 * x_2$, где y - отклик (количество особей *E.ventrosa*), x_1 и x_2 – предикторы.

Результаты и обсуждения

Всего на острове Телячий было найдено 157 моллюсков. Из них 29 особей *P.ulvae* и 118 - *E.ventrosa*. В пробах на острове Телячий выраженное преобладание *E.ventrosa* над *P.ulvae* было обнаружено в 8 пробах (пробы номер 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 12). В 2 пробах преобладала *Peringia ulvae* (проба номер 5, 10). В пробе номер 9 было найдено по 2 особи каждого вида. Также в одной пробе не было найдено ни одного вида (проба номер 11).

При сопоставлении точек взятия проб и результатов проб было выявлено что преобладание *P.ulvae* наблюдалось на ограниченном участке. (Рисунок 5)

В 12 пробах, взятых на острове Олений было обнаружено 222 моллюска. Из них 149 особей *P.ulvae* и 73 - *E.ventrosa*. В восьми пробах преобладала *Peringia ulvae*, в трех *Ecrobia ventrosa*, но даже при большем количестве разница между числом моллюсков разных видов незначительна.

Практически во всех пробах было зафиксировано совместное поселение двух видов моллюсков. Расхождения популяций моллюсков, как на острове Телячий, не было выявлено. (Рисунок 5)

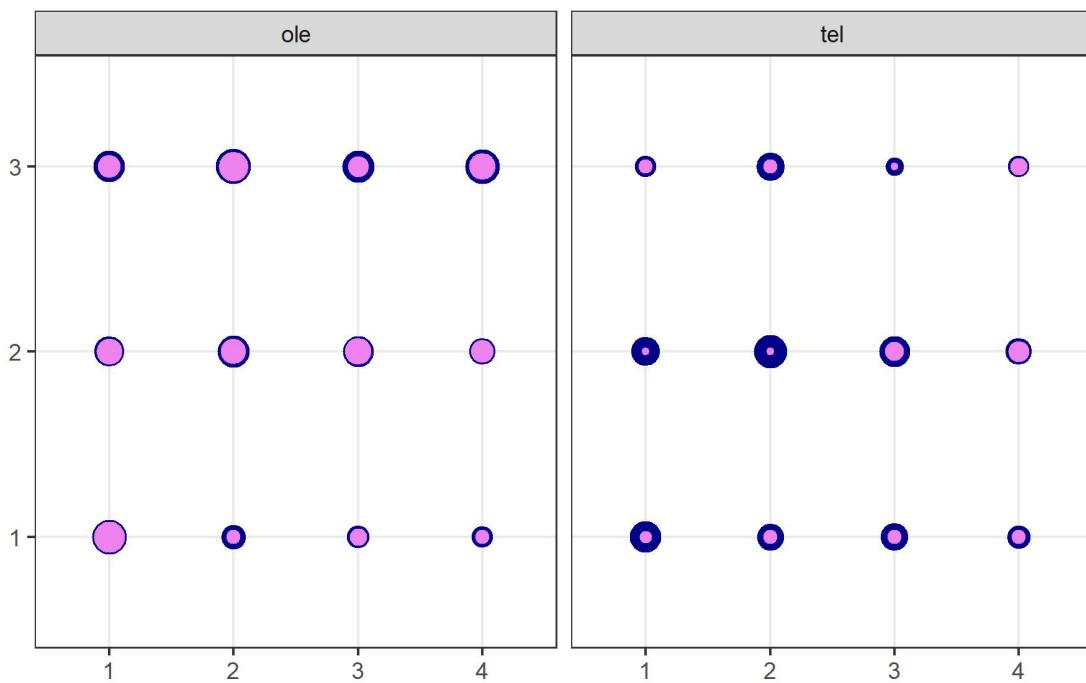


Рисунок 5. Распределение *E. ventrosa* и *P. ulvae* на о. Олений(ole) и Телячий(tel). Синим цветом показана сумма моллюсков в пробе, розовым - количество *P. ulvae*.

На литорали острова Ряжков мы получили распределение сходное с литературными данными. (Горбушин, 1995) В этой точке *P. ulvae* смещает поселения *E. ventrosa* на верхнюю литораль в более неблагоприятные условия для проживания обоих видов, где время отлива больше. Также в литературе было описано, что распределение по литорали и положение *Ecrobia ventrosa* на верхнем горизонте может объясняться как влиянием *Peringia ulvae*, так и предпочтением *E. ventrosa* менее соленой воды. Для того чтобы исключить последнее предположение наше исследование проходило в супралиторальных лужах с одинаково низкой соленостью, то есть изотропном водоеме с благоприятными условиями для проживания *Ecrobia ventrosa*.

Было статистически доказано, что количество особей *Ecrobia ventrosa* зависит от плотности поселения *Peringia ulvae*. Для этого была построена модель, показывающая влияние количества *E. ventrosa* от количества *P. ulvae* в двух точках.

Была принята гипотеза - на количество вентрозы влияло количество ульвы и географическое положение точки взятия проб. Далее, для подтверждения или опровержения данной гипотезы, достоверность влияния предикторов была проверена с помощью функции Anova в программе RStudio. Оба факторы достоверно влияли, поэтому была составлена финальная модель, которую мы использовали для иллюстрации наличия зависимости и влияние на нее точки взятия проб.

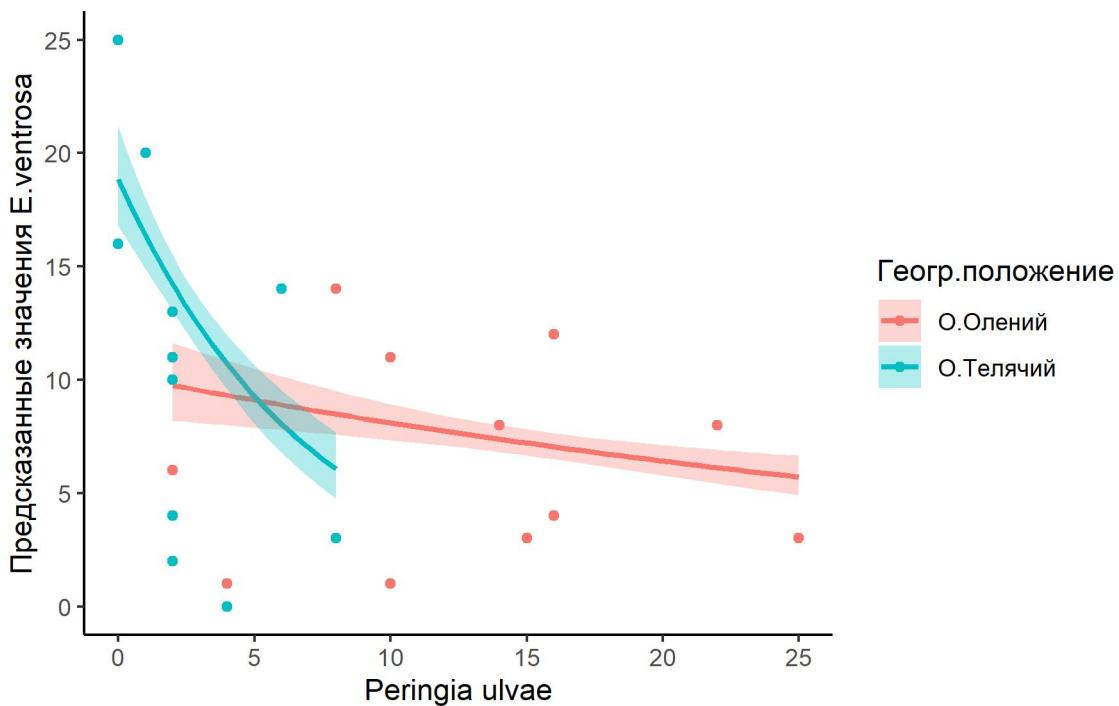


Рисунок 6. Связь между обилием *P.ulvae* и *E.ventrosa*. Приведены линии регрессии.

Это предсказание модели иллюстрирует, что наличие зависимости количества особей одного вида от количества особей другого связана с географическим положением (островом, на котором находится супралиторальная лужа). Мы можем проанализировать, что на острове Олений зависимость почти отсутствует, тем временем как на острове Телячий она наиболее выражена. Мы считаем, что наличие зависимости количества особей *P.ulvae* от количества особей *E.ventrosa* свидетельствует о наличии конкуренции между видами.

Мы предположили, что данная зависимость между видами может быть обусловлена не только географическим положением, а более частными факторами, такими как плотность поселения моллюсков, количество ресурсов питания, доминирование одного вида над другим, соленость воды. Достоверно мы не можем утверждать влияние этих факторов, потому что в нашем исследовании мы рассматривали эти параметры только в двух точках. В дальнейших исследованиях это будет учтено.

При сравнении данных, полученных при изучении совместных поселений двух видов моллюсков в супралиторальных лужах, мы можем заметить, что на острове Телячий преобладает *E.ventrosa* и наблюдается изолированное

поселение *P.ulvae*, а на острове Олений мы видим доминирование *P.ulvae*, но все моллюски живут совместно, выраженного расхождения не было выявлено. Из этого мы сделали предположение о том, что доминирующий вид является влияющим фактором.

Выводы

Распределение видов моллюсков на литорали соответствовало литературным данным.

Наличие конкуренции между *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae* в супралиторальных лужах зависит от доминирующего вида.

Благодарность

Хотелось бы выразить благодарность администрации Кандалакшского Государственного Природного Заповедника за предоставленную возможность заниматься исследовательской работой на их территории, своим научным руководителям Полоскину Алексею Валерьевичу и Аристову Дмитрию Алексеевичу за помошь в сборе и обработке данных. Хочу поблагодарить весь состав 40 Беломорской Экспедиции ЛЭМБ ГИПС за помошь в сборе и анализе проб.

Список литературы

- 1.Бергер В.Я., Горбушин А.М. Толерантность и резистентность брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* и *H. ventrosa* из Белого моря к абиотическим факторам среды
- 2.Большая советская энциклопедия/ гл. ред. А. М. Прохоров. — 3-е изд. — М.: Советская энциклопедия, 1969—1978
3. «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляров; Редкол.: А. А. Бабаев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — 2-е изд., испрavl. — М.: Сов. Энциклопедия, 1986.
4. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Симферополь: Крымиздат, 1949. - 190 с.
- 5.Горбушин А.М.,1995 Особенности экологии и биологии *Hydrobia ulvae* и *H.ventrosa* Белого моря. – 18 с.
- 6.Лопатин И.К. Зоогеография. Минск, 1989, 7 с.
- 7.Милашевич К.О. Моллюски Черного и Азовского морей. В кн.: Фауна России. Петроград. Императ. акад. наук. 1916. - Т. 1.-312 с.
8. Мильн А. “Определение понятия "конкуренция" у животных”

- 9.Соколова М.Н. 1963. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря/ Тр. Кандалакшского заповедника 4: 69-113

10. Филатова З.А., Зацепин В.И. 1948. Класс Gastropoda – брюхоногие моллюски. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М. Советская наука, с. 358-401.

11. Чухчин В.Д. 1976 Жизненный цикл и рост *Hydrobia acuta* (Drap.) и *Ecrobia ventrosa* (Mont.) в Черном море

12. V. Fretter & A. Graham British Prosobranch Molluscs Their functional anatomy and ecology/ V. Fretter, A. Graham.-L.: The Ray Society, 1962. - 755 с.

Евгений Зенков

Связь между индивидуальной пищевой активностью мелких беломорских брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) и их заражённостью трематодами

Пищевую активность можно оценивать по разным факторам. Один из её показателей – пеллеты. Целью данного исследования было выявить влияние заражения трематодами на пищевую активность мелких брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae*, при помощи подсчёта пеллет. Для выявления зависимости был поставлен эксперимент, позволяющий подсчитать количество выделенных экскрементов для каждой из исследуемых особей по отдельности. Результаты эксперимента показали, что на скорость пеллетовыделения достоверно влияют высота раковины моллюска и наличие в нём партенитов трематод.

Введение

На физиологическое состояние животного влияет множество разных факторов. Это могут быть как внешние воздействия на его организм, например, абиотические факторы среды в которой он обитает или заражение особи каким-либо паразитом (Оксов 1991), так и внутренние процессы, протекающие в организме, например, развитие половой системы в сезон размножения или гормональные изменения, связанные с реакцией животного на внешнюю среду, такие как всплески адреналина в стрессовых ситуациях (Мантейфель 1980).

Оценивать физиологическое состояние существа напрямую, зачастую достаточно сложно, нередко непосредственное вмешательство в естественные процессы организма приводит к смерти предмета изучения. Поэтому для оценки физиологии животных нам часто приходится пользоваться косвенными показателями. Это могут быть изменения во внешности животного или человека, например, окраски его кожи. Например, известно, что люди, больные разнообразными заболеваниями, нередко покрываются пятнами, а волосы некоторых млекопитающих теряют пигментацию с возрастом (выцветают, седеют). Или возможны изменения в физиологических процессах, видимых на поверхности организма таких как потоотделение при стрессе (Морозов, Хадарцев 2010) или физической нагрузке, или непроизвольные, ритмичные сокращения мускулатуры в холодной среде (дрожание) у млекопитающих (Бочаров 2015).

Одним из хороших показателей физиологических изменений в организме животного – является его пищевая активность. Эту активность можно оценивать по массе экскрементов, выделяемых особью. Например, для таких млекопитающих как крысы известно, что, испытывая стресс, они выделяют заметно больше экскрементов, чем в спокойном состоянии (Буреш 1991). Но оценка пищевой активности по экскрементам затруднительна в случае, когда исследуемый объект слишком маленький, для того чтобы его фекалии можно было взвесить с достаточной точностью. Однако, если экскременты

животного оформлены как компартменты, сходные по размеру, уместно измерять пищевую активность не по их массе, а по их обилию.

Удобными модельными объектами для исследования факторов, влияющих на пищевую активность, являются многие морские брюхоногие моллюски, экскременты которых представляют из себя хорошо оформленные пеллеты, которые весьма просто подсчитывать. Одним из видов брюхоногих, выделяющих пеллеты, массово распространённым в морских сообществах на атлантическом побережье является литоральный моллюск *Peringia ulvae* (Fretter, Graham 1994).

Особи этого вида раздельнополы, обладают широким диапазоном размеров и являются промежуточными хозяевами сразу для нескольких видов морских трематод (напр., Skirnisson et al. 1995), что делает их весьма интересными примерами для рассмотрения факторов, влияющих на пищевую активность. Немаловажно также, что они имеют тенденцию выделять количество пеллет, достаточное для адекватной оценки пищевой активности, в короткий срок (Зенков 2015).

Отдельного рассмотрения заслуживает фактор заражения, так как исследований, рассматривающих зависимость количества пеллет от наличия и вида паразита, который может обитать в моллюске, сравнительно мало, хотя паразиты, зачастую, влияют на физиологию гидробионта (Левакин 2005) и это может выражаться и в количестве выделяемых моллюсками пеллет.

Целью данного исследования стало выявить влияние заражения на интенсивность выделения пеллет *Peringia ulvae*, и оценить характер этого влияния.

В рамках поставленной цели нам также приходилось оценивать и другие факторы, способные влиять на количество выделяемых пеллет, во избежание искажённой оценки влияния для фактора заражения.

Материал и методы

Исследования проводились в рамках 40-й Беломорской экспедиции Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии), группы исследования прибрежных сообществ, на территории Кандалакшского государственного заповедника в течение июля.

Для постановки эксперимента производился качественный сбор моллюсков с литорали, с грунта и лежащих в приливно-отливной зоне камней, в малую воду. Из проб отбирались особи с высотой завитка не менее 2,1 мм (*post hoc* измерения), так как известно, что крупные моллюски бывают заражены трематодами гораздо чаще, чем мелкие, чтобы увеличить потенциальное количество инфицированных особей, участвующих в эксперименте.

Моллюски проводили сутки в контейнерах в тёмном, холодном помещении. Предполагалось, что в этот срок гидробионты могли питаться диатомовыми водорослями, попавшими в контейнер вместе с налитой туда морской водой.

Для оценки пищевой активности брюхоногих моллюсков был проведён эксперимент. Каждая особь помещалась в отдельный садок, посередине которого в горизонтальной плоскости была натянута сетка с диаметром ячей 1 мм. Таким образом, пеллеты, выделяемые моллюском беспрепятственно проходили через сетку и падали на дно контейнера, где гидробия не могла съесть их повторно. Экспозиция составляла от 2.5 до 3 часов в разных повторностях, по прошествии этого срока, моллюски вынимались из контейнера, после чего подсчитывалось число выделенных ими пеллет. Большинство моллюсков были активными по окончании эксперимента. Единичные случаи, в которых моллюск погибал в ходе эксперимента, в итоговой оценке не учитывались.

У всех гидробий, с точностью до 0.1 мм, измерялась высота раковины (рис. 1). Путём вскрытия определялся пол каждой особи, а также наличие и вид паразита, которым она заражена. Для самок отдельно проверялось наличие ооцитов.

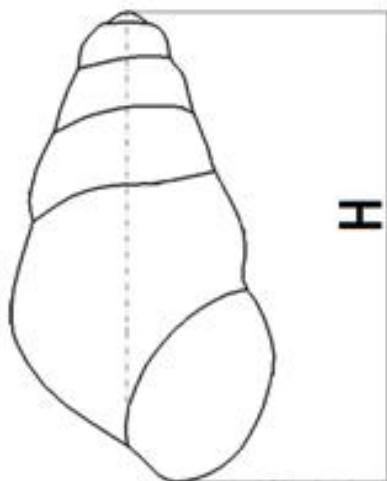


Рисунок 1. Высота раковины (по Barszcz, 2004)

Для выявления факторов, влияющих на количество пеллет, были применены линейные модели. Поскольку количество пеллет является счётной величиной, мы выбрали генерализованную линейную модель с пуассоновским распределением зависимой величины и остатков. Исходная модель включала в себя следующие предикторы: Высота раковины, Экспозиция (2.5 ч./3 ч.), Наличие и вид паразита (незаражён/Cryptocotyle/Microphallidae), Пол (самец/самка), Наличие ооцитов (Есть/Нет), а также их взаимодействия. Далее производился выбор оптимальной модели путем удаления незначимых предикторов и их взаимодействий. В результате финальная модель была следующей: $N = H + Inv$, где N – кол-во пеллет, шт, H – высота раковины, а Inv – наличие/вид паразита. Финальная модель была проверена на избыточность дисперсии, и, поскольку она была найдена, применяли предвычисленный поправочный коэффициент. Достоверность влияния факторов проверяли, сравнивая полученные угловые коэффициенты с нулевыми с помощью t-критерия. Все указанные действия проводили в

среде R-Studio на языке R (R Core Team 2015). Был использован пакет *ggplot2* и *dplyr* для трансформации и визуализации данных (Wickham 2009; Wickham, Francois 2016).

Благодарность

Я выражаю свою искреннюю благодарность администрации Кандалакшского государственного заповедника, предоставившей доступ к заповедным территориям для работы, всем участникам 40й Беломорской экспедиции ЛЭМБ-ГИПС, участвовавшим в сборе и разборках материала, руководителю экспедиции А.В. Полоскину, организовавшему сбор материала, а также отдельно нашему научному руководителю Д.А. Аристову.

Результаты

В ходе исследований нами были встречены представители трёх таксонов trematod: *Cryptocotyle concava*, семейство *Microphallidae* gen. sp., и *Notocotyle* sp. При этом подавляющее большинство заражённых моллюсков подверглись инвазии первыми двумя таксонами, а на долю последнего пришлось всего две особи.

Количество пеллет сильно варьируется у всех моллюсков, даже если они участвуют в одном и том же эксперименте (от 0 шт. до 57 шт.).

Наибольшие средние значения количества пеллет, выделенных моллюсками, наблюдаются не в тех экспериментах, которые длились 3, а в тех, которые длились 2.5 часа, что, вероятно, связано с влиянием на выделение пеллет некоторых других факторов, не известных нам.

Из всех учитываемых нами факторов, а также их попарных взаимодействий, достоверно на количество пеллет влияют высота завитка и наличие заражения. Заражённые моллюски выделяют достоверно меньше пеллет. Также, количество выделенных пеллет меньше у моллюсков с большей высотой раковины. При этом взаимодействие двух этих факторов не имеет достоверного влияния на интенсивность выделение пеллет.

В среднем наименьшее количество пеллет было предсказано для *Cryptocotyle concava*, однако оно не отличается достоверно от такового, рассчитанного для *Microphallidae* (Критерий Вилкоксона $W = 460,5$ $p = 0,31$) (Рис. 2).

Наличие ооцитов не оказало влияния на результаты модели.

Обсуждение

На лitorали Белого моря, как известно из литературных данных (Горбушин 1994, 1995) и из наших исследований прошлых лет (Шевкопляс, Зенков 2016), массово встречаются не менее четырёх таксонов trematod, а именно: (*Cryptocotyle concava*, *Microphallidae* gen. sp., *Notocotyle* sp. *Himasthla* sp.). То, что последние два таксона

встречались крайне редко или вовсе не были обнаружены, вероятно, связано с узким кругом мест, в которых производился сбор материала. Тем не менее, *Cryptocotyle concava* и *Microphallidae* gen. sp., в целом встречаются в области исследования чаще других таксонов.

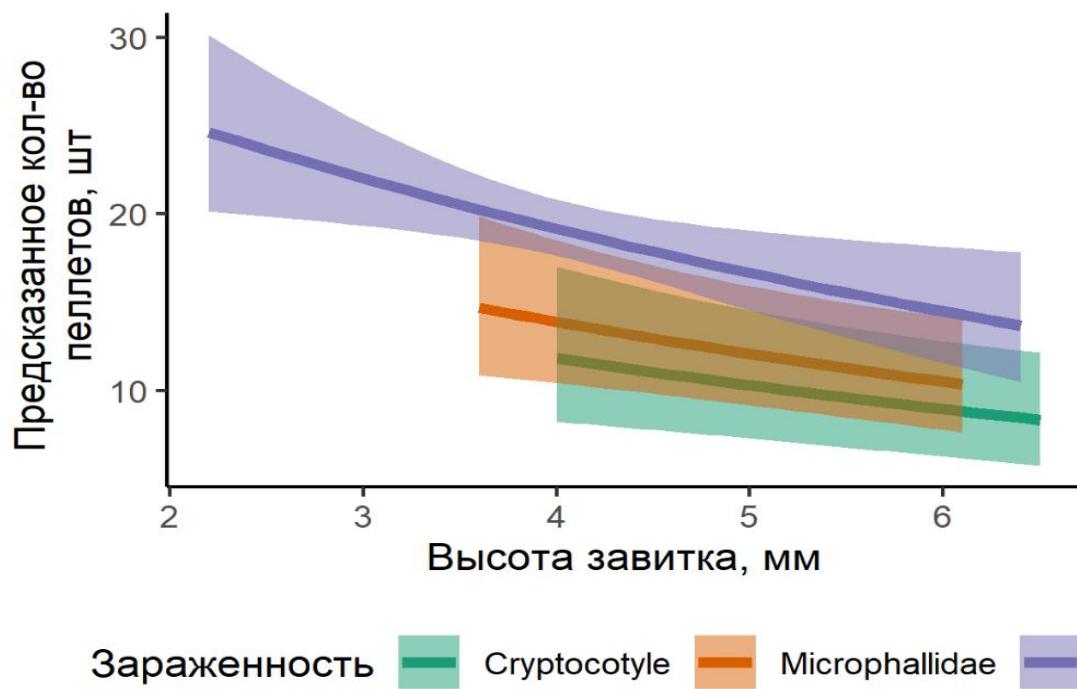


Рисунок 2. Иллюстрация к модели. По оси ОХ отложены значения высоты завитка моллюсков, по оси ОУ – предсказанные значения количества пеллет, цветами обозначены градации фактора заражения. Прямыми отмечены линии регрессии, полосами – доверительные интервалы.

Таблица 1. Значение коэффициентов значимости для финальной модели.

Градация фактора	Угловой коэффициент	Ошибка коэффициента	Значение t-критерия	Вероятность принятия нулевой гипотезы
Высота завитка	-0.13	0.05	-2.64	<0.05
Незаражённые	0.48	0.19	2.52	<0.05
<i>Microphallidae</i>	0.16	0.22	0.71	0.47
<i>Cryptocotyle concava</i>	3.03	0.32	9.41	<0.05

Очевидно, что количество выделенных пеллет в общем случае зависит от следующих аспектов: скорости поглощения пищи, доля пищи, которая была усвоена и скорости с которой пеллеты проходят пищеварительный тракт. Поэтому влияние исследуемых факторов на количество выделенных пеллет возможно, стоит связать конкретно с некоторыми из этих аспектов.

Вполне возможно, что заражение снижает активность моллюска, что может отражаться как на его перемещении и поглощении пищи, (в связи с чем он питается меньше, чем незаражённый моллюск и выделяет меньше пеллет), так и на перистальтике кишечника, в результате чего пеллеты проходят пищеварительный тракт дольше, чем у незаражённых моллюсков, и гидробия успевает выделить меньшее количество пеллет за отведённое время.

Также, поскольку заражение значимо увеличивает потребности моллюска в энергии, логично предположить, что моллюск вынужден питаться активнее и, следовательно, выделять большее количество пеллет. Однако в данном случае мы видим обратную картину. Возможно, это связано с тем, что гидробия переваривает больший процент поглощённой пищи, если она заражена, и соответственно выделяет меньше непереваренных пищевых остатков в виде пеллет. При этом из некоторых других исследований, связанных с пищевой активностью гидробий, известно, что заражённые моллюски выделяют достоверно больше пеллет, чем незаражённые, что противоречит нашим результатам. Возможно, это противоречие вызвано разными условиями содержания моллюсков перед экспериментом, так как в других исследованиях моллюски имели возможность активно питаться непосредственно перед экспериментом (Mouritsen 1994).

Влияние высоты на количество пеллет, как и в случае с фактором заражения, можно объяснить тем, что большие размеры тела моллюска могут требовать больших энергозатрат, и моллюск вынужден переваривать больший процент пищи, выделяя в виде пеллет лишь малую её часть. Скорее всего высота раковины непосредственно связана с возрастом моллюска (мы предполагаем, что более крупные особи старше более мелких), поэтому нельзя исключать возможность того, что крупные гидробии выделяют меньше пеллет в связи с тем, что их физиологические процессы протекают более медленно под влиянием возраста.

Вопреки литературным данным наличие ооцитов, так же, как и пол моллюсков, не оказалось достоверного влияния на зависимую величину, возможно это связано с тем, что эксперименты проводились уже после предполагаемого нереста моллюсков (Горбушин 1995), а потому половые различия влияли на количество пеллет незначительно.

Заключение

Заражение влияет на количество пеллет достоверно, независимо от других факторов. Мы считаем, что влияние заражения связано с уменьшением двигательной и пищевой активности у инфицированных особей.

Литература

1. Бочаров М. И. Терморегуляция организма при холодовых воздействиях// «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны РФ», №10103-8000/56 2015.
2. Буреш С. А.. Методики изучения головного мозга и поведения. М.: Высшая школа, 399с./ 1991
3. Горбушин А.М., Особенности экологии и биологии *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia) Белого моря// Автореф. дисс. соиск. ст. к. б. н, СПбГУ - СПб, 1995.
4. Левакин И. А. Влияния инвазии трематодами *Bunocotyle progenetica* (Hemiridae) и *Cryptocotyle concava* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) при замораживании// Паразитология. – 2005. – Т. 39. – №. 5. – С. 407-413.
5. Мантейфель Б.П., Экология поведения животных// , Москва, 1980
6. Морозов В.Н., Хадарцев А.А., К современной трактовке механизмов стресса// Вестник новых медицинских технологий Т. 17, № 1 – С. 15 2010.
7. Оксов И. В., Тканевый уровень организации системы паразит – хозяин// Санкт-Петербург, Паразитология. 25, 1, 1991
8. Шевкопляс А.Е., Зенков Е.А. К описанию системы “*Hydrobia ulvae/H. ventrosa* (Gastropoda) - дигенетический сосальщик” в вершине Кандалакшского залива Белого моря// Рукопись хранится в библиотеке ЛЭМБ (Гидробиологии). - Санкт-Петербург, 2016.
9. Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. Revised and updated edition //The Ray Society. – 1994. – Т. 161. – С. 820.
10. Mouritsen K. N., Jensen K. T. The enigma of gigantism: effect of larval trematodes on growth, fecundity, egestion and locomotion in *Hydrobia ulvae* (Pennant)(Gastropoda: Prosobranchia)// Journal of experimental marine biology and ecology. – 1994. – Т. 181. – №. 1. – С. 53-66.
11. R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
12. Skirnissón K., Galaktionov K. V., Kozminsky E. V. Factors influencing the distribution of digenetic trematode infections in a mudsnail (*Hydrobia ventrosa*) population inhabiting salt marsh ponds in Iceland //Journal of Parasitology. – 1995.–Т. 90. – №. 1. – С. 50-59.

13. Wickham H. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2009.
14. Wickham H., Francois R. (2016). Dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 0.5.0.<https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Марина Антропова

Влияние *Amauropis islandica* на литоральные сообщества в экспериментальных условиях

Для того, чтобы выяснить, как *Amauropis islandica* влияет на сообщество, был проведён садковый эксперимент. Его результаты показали, что наличие *A. islandica* сказалось на численности, но не сказалось на биомассе из-за того, что биомасса изменяется медленнее. Было обнаружено, что *A. islandica* оказывает скорее негативное влияние на сообщество, а на видовые списки *A. islandica* влияет достаточно заметно только если в садке хотя бы две особи этого моллюска. Кроме того, было определено, что выявленное в ходе работы влияние *A. islandica* являлось непотребляющим, то есть осуществлялось не за счёт хищничества.

Введение

Изучение межвидовых взаимоотношений и влияния их на характеристики сообщества – важная задача современной экологии. Любая экосистема – это не просто сумма образующих её видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Видовое разнообразие отражает сложность строения и структуру сообщества (Лебедева и др., 2002). Взаимодействия между организмами в сообществе оказывают значительное влияние на его структуру. Среди таких взаимодействий стоит особо выделить интенсивность хищничества и конкуренции (Бродский, 2012). Хищничество – пример таких взаимодействий между популяциями, которые отрицательно сказываются на одной популяции и положительно – на другой (Одум, 1985). Во многих системах хищничество серьёзно влияет на структуру сообщества, при этом влияние на разнообразие в разных системах может различаться. Две составляющие разнообразия – видовое богатство (количество видов сообщества) и выровненность (равномерность распределения видов по их обилию в сообществе) – могут увеличиваться, уменьшаться или реагировать на хищничество независимо друг от друга (Addicott, 1974). Поэтому сделать общий вывод о влиянии хищничества на сообщества нельзя. Заметим, что хищничество может быть избирательным, и не только с точки зрения биологического вида жертвы. В исследованиях, где в качестве жертвы рассматривались двустворчатые моллюски, выявлено, что на выбор хищника влияет и размер жертвы (например, Naddafí, Rudstam, 2014).

Отношения между хищниками и их жертвами являются наиболее важными структурообразующими процессами в естественных морских сообществах (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). При этом оценить степень воздействия хищника на популяцию жертвы представляется возможным тогда, когда погибшие особи не потребляются хищником целиком и длительное время частично сохраняются в грунте, так как в таком случае останки позволяют предположить причину гибели (Артемьева и др., 2004).

Этому условию наиболее соответствует система из хищных сверлящих моллюсков семейства Naticidae и их жертв, так как раковины погибших моллюсков имеют характерные перфорации и сохраняются так же, как и раковины моллюсков, причина гибели которых была иной (Артемьева и др., 2004).

Моллюски семейства Naticidae являются хищниками, нападающими на других моллюсков, чаще всего двустворчатых. В Белом море встречаются 4 представителя семейства Naticidae (*Amauropis islandica*, *Pseudopolyedics nanus*, *Lunatia pallida*, *Cryptonatica clausa*) (Скарлато и др., 1987). Наиболее часто встречающимися являются 2 последних, однако, в 2001 году в Южной губе о. Ряжков в вершине Кандалакшского залива Белого моря было обнаружено поселение *Amauropis islandica* с необычно высокой плотностью (27.3 ± 6.7 экз. m^2) (Аристов, 2005). Это позволило в дальнейшем вести наблюдения за этим моллюском и изучать его влияние на экосистему. В некоторых исследованиях отмечалось, что отдельные представители семейства Naticidae избирательны в питании (Sato et al., 2012). Исследования пищевых предпочтений *Amauropis islandica* показывают, что его жертвой в Южной губе о. Ряжков Кандалакшского залива Белого моря чаще других двустворчатых моллюсков становится *Macoma balthica* в силу её большей встречаемости (Аристов, Гранович, 2011).

Некоторые исследователи отмечают, что влияние Naticidae на сообщество не ограничивается одним лишь хищничеством. Например, зафиксировано, что эти довольно крупные моллюски нарушают поверхностные отложения, перемещаясь неглубоко под поверхностью грунта. Таким образом они перемешивают поверхностные слои донных отложений, что также может влиять на структуру сообщества. Например, пробы грунта, взятые из мест, где проползали улитки, показали, что в грунте снизилось количество видов и обилие всех животных, кроме моллюсков. Это означает, что нарушение поверхности грунта негативно влияет на видовое богатство сообщества и плотность некоторых видов (Wiltse, 1980). С другой стороны, эти моллюски выделяют слизь, которая может скреплять грунт (Шульман и др., 2014), и, возможно, служить пищей для некоторых животных (Шиганова, 2009). Отметим, что в подавляющем большинстве исследований, посвящённых изучению влияния хищников на сообщества, рассматривается ситуация, когда жертва умерщвляется и потребляется хищником. Исследований влияния хищников на сообщества без потребления добычи крайне мало, хотя можно предположить, что хищник может влиять на сообщество не только за счёт хищничества, а, например, меняя поведение потенциальных жертв (Staats, 2015). Влияния хищника не за счёт хищничества в англоязычной литературе получило название non-

consumptive predator effect. «Непотребляющее» воздействие хищников может оказывать существенное влияние на водные пищевые сети, например, за счёт изменения поведенческих реакций некоторых видов (Eaton et al., 2016).

Мы предполагаем, что *Amauropsis islandica*, помимо хищничества, может оказывать и «непотребляющее» воздействие на сообщества. Поэтому цель данной работы – выяснить, каким образом и на какие характеристики литорального сообщества может оказывать влияние *Amauropsis islandica*. Для достижения этой цели надо было выполнить следующие задачи:

1. По результатам эксперимента определить, влияет ли *A. islandica* на суммарную численность животных и их биомассу.
2. Определить, как влияет *A. islandica* на количество видов, видовые списки и биоразнообразие.
3. Исходя из количества перфорированных раковин в пробах определить, является ли влияние следствием питания *A. islandica* или нет.

Материал и методика

Материал был собран и обработан в ходе XL Беломорской экспедиции, на территории Кандалакшского государственного заповедника на острове Ряжков в Кандалакшском заливе Белого моря в июле 2019 года.

Для того чтобы выяснить, как *Amauropsis islandica* влияет на литоральное сообщество, был поставлен садковый эксперимент. Он проводился на литорали в Южной губе о. Ряжков с 7 по 21 июля. Особи *A. islandica* для эксперимента собирались во время отлива на расстоянии около 10 м от места постановки эксперимента непосредственно перед его началом. В роли сообщества, на которое влияет *A. islandica*, выступало интактное сообщество илисто-песчаного пляжа. В эксперименте использовалось 15 садков. Каждый из них представлял из себя круглую пластиковую корзинку с небольшими (примерно 0,5 см) отверстиями в стенках. Было 3 типа садков: без *A. islandica* – контрольные, с одним и с двумя *A. islandica*, по 5 садков каждого типа. Садки ставились во время отлива и устанавливались параллельно урезу воды. Они заглублялись в грунт вверх дном, чтобы *A. islandica* не могли выйти за пределы садка, и фиксировались металлическими колышками. Садки располагались вперемешку, то есть садки одного типа не стояли подряд в ряду. Практически вплотную к каждому из них брались пробы грунта рамкой площадью 1/245 м² (почти одной площади с садком), чтобы определить количественный и качественный

состав сообщества и его размерные характеристики до подсадки *A. islandica*. Срок экспозиции составил 14 дней. Садки снимались во время отлива. Во время снятия эксперимента грунт из-под садков вынимался с помощью рамки 1/245 м². Эти пробы, как и те, которые были взяты во время постановки эксперимента, промывали на сите с диаметром ячей 0,5 мм. Остаток с сита разбирали в кювете с белым дном. Обнаруженные организмы подсчитывались, определялись, взвешивались, а моллюски - измерялись. Особи *A. islandica*, которые были найдены в садках, также измерялись и взвешивались после снятия эксперимента.

Все преобразования данных, расчёты и визуализация проводились с использованием функций языка статистического программирования R (R Core Team, 2019). Для решения поставленного вопроса были построены две регрессионные модели. В первой (**модель 1**) зависимой переменной была суммарная биомасса в пробе, а в качестве предикторов были использованы: **время** (до или после), **тип садка** (0, 1 и 2 *A. islandica*) и взаимодействие между ними. В **модели 2** – генерализованной с пуассоновским распределением – предикторы были те же, но зависимой переменной была суммарная численность организмов в пробе.

Такой выбор видов регрессионных моделей для биомассы и численности продиктован тем, что использовать генерализованные модели для биомассы нельзя, так как рассматриваемая величина должна быть дискретной, а обычные модели с нормальным распределением плохо подходят для численности, потому что предназначены для непрерывных величин.

Селекция моделей не производилась, потому что в модели 1 не влияло ничего, а в модели 2 влияло взаимодействие, поэтому убрать оттуда невлияющие предикторы было нельзя. Для валидации модели 1 проверялась случайность распределения остатков с помощью графика, а модель 2 проверялась на избыточную дисперсию, которая в итоге была обнаружена и учтена путём домножения на специально рассчитанный коэффициент.

Для того, чтобы оценить схожесть видовых списков в пробах разного типа и разного «времени» (до или после), для каждой пары сравнения был посчитан коэффициент Жаккара (Нинбург, 2005). Пробы «до» разных типов не сравнивались, так как они ничем не отличаются, потому что находились в одинаковых условиях.

Для всех проб был посчитан индекс биоразнообразия Шеннона (Нинбург, 2005), который усреднялся для каждого типа повторностей.

Я выражаю благодарность администрации Кандалакшского заповедника за возможность работать на его территории. Также благодарю участников XL Беломорской экспедиции за помощь, оказанную при сборе и обработке материала, и научного руководителя Д. А. Аристова.

Результаты

Приступая к изложению результатов, отметим, что при подсчёте не учтено 3 пробы грунта, взятых из-под садков во время их снятия (назовём их пробами «после»), потому что в тех садках, откуда они были взяты, было обнаружено меньше экземпляров *Amauropis islandica*, чем при установке. А поскольку нам неизвестно, в какой момент они покинули садок, то невозможно оценить их влияние на другие организмы внутри садка. Все особи *A. islandica*, которые были положены в садки при постановке эксперимента, выжили, а в двух садках было обнаружено две пустые раковины этого моллюска.

Модель 1 показала, что на суммарную биомассу сообщества не влияет достоверно ни время, ни количество *A. islandica* в садке, ни их взаимодействие (табл. 1).

Таблица 1. Оценка значимости предикторов модели 1

Предикторы	Степени свободы	Сумма квадратов отклонений	Средний квадрат отклонений	Значение F-критерия	Вероятность принятия нулевой гипотезы
Время	1	0,32	0,32	0,56	0,46
Тип	2	2,70	1,35	2,34	0,12
Время:Тип	2	0,27	0,14	0,24	0,79

Модель 2 показала, что на численность достоверно влияет время и взаимодействие времени и количества особей *A. islandica* в садке (табл. 2).

Таблица 2. Оценка значимости предикторов модели 2 (жирным шрифтом выделены значимые предикторы)

Предикторы	Степени свободы	Значение критерия χ^2	Вероятность принятия нулевой гипотезы
Время	1	3,91	0,048
Тип	2	1,78	0,41
Время:Тип	2	6,43	0,04

Всего в пробах было обнаружено 23 вида животных. В пробах «до» было найдено 18 видов, в пробах «после» без *A. islandica* – 15, с одним – 13 и с двумя – 8 (табл. 3).

Результаты сравнения видовых списков с помощью коэффициента Жаккара приведены ниже, в табл. 4.

Самые большие значения (то есть наиболее схожие видовые списки) были у пар пробы «до» - пробы «после» без *A. islandica* (0,65) и пробы «до» – пробы «после» с одной особью *A. islandica* (0,63). Самое маленькое значение (то есть наименее схожие видовые списки) было у пары пробы «после» без *A. islandica* – пробы «после» с двумя особями *A. islandica* (0,28).

Таблица 3. Встречаемость видов в пробах и садках. Цифры в заголовках означают количество *A. islandica* в садках

Вид	до	после 0	после 1	после 2
<i>Alitta virens</i>	+	+	+	
<i>Arenicola marina</i>		+		
<i>Capitella capitata</i>	+			
<i>Eteone longa</i>	+	+	+	+
<i>Fabricia sabella</i>	+	+	+	
<i>Gammarus sp.</i>	+		+	
<i>Halocladius vitripennis</i>		+		
<i>Harmatoe imbricata</i>				+
<i>Linneus sp.</i>				+
<i>Littorina saxatilis</i>	+			
<i>Macoma balthica</i>	+	+	+	+
<i>Microspio sp.</i>	+	+	+	+
<i>Monoculoides sp.</i>	+		+	+
<i>Mya arenaria</i>	+	+	+	
<i>Mytilus edulis</i>	+	+		+
<i>Nemertini indet</i>	+	+		
<i>Paranais littoralis</i>			+	
<i>Peringia ulvae</i>	+	+	+	
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	+	+	+	
<i>Polydora quadrilobata</i>	+	+		
<i>Pygospio elegans</i>	+	+	+	
<i>Scoloplos armiger</i>	+	+	+	+
<i>Tubificoides benedeni</i>	+			
Итого	18	15	13	8

Таблица 4. Значения коэффициента Жаккара для пар типов проб

Время, кол-во A. islandica	до	после, 0	после, 1	после, 2
до				
после, 0	0,65			
после, 1	0,63	0,56		
после, 2	0,3	0,28	0,31	

Хочу заметить, что черви вида *Polydora quadrilobata*, которые часто встречались в пробах «до» (они были найдены в 10 пробах, в среднем по 4 экземпляра в каждой), были найдены всего в 3 пробах, и все они были из-под контрольных садков (без *A. islandica*). Интересен и тот факт, что такие виды, как *Fabricia sabella*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pygospio elegans*, *Alitta virens*, *Peringia ulvae* и *Mya arenaria* встречаются во всех типах проб, кроме проб «после» с двумя *A. islandica*, а *Harmatoe imbricata*, *Linneus sp.* и *Paranais littoralis* встречаются только в пробах с *A. islandica*.

Средние значения индекса Шеннона для разных типов проб представлены на рис. 1. Самое большое среднее значение (то есть самое высокое биоразнообразие) получилось у проб «после» с одним *A. islandica*, и это значение наиболее далеко от среднего значения проб «до». Самое маленькое среднее значение (то есть самое низкое биоразнообразие) получилось у проб «после» с двумя *A. islandica*. Среднее значение, наиболее близкое к среднему значению проб «до», было у проб «после» без *A. islandica*.

При разборке проб было обнаружено 4 перфорированных моллюска, из которых 3 экземпляра *Macoma balthica* и 1 экземпляр *Peringia ulvae*. Установлено, что все перфорированные раковины имели размер от 1,6 до 11,8 мм. При этом оставшиеся живыми моллюски имели размер раковины 0,8 до 15,3 мм.

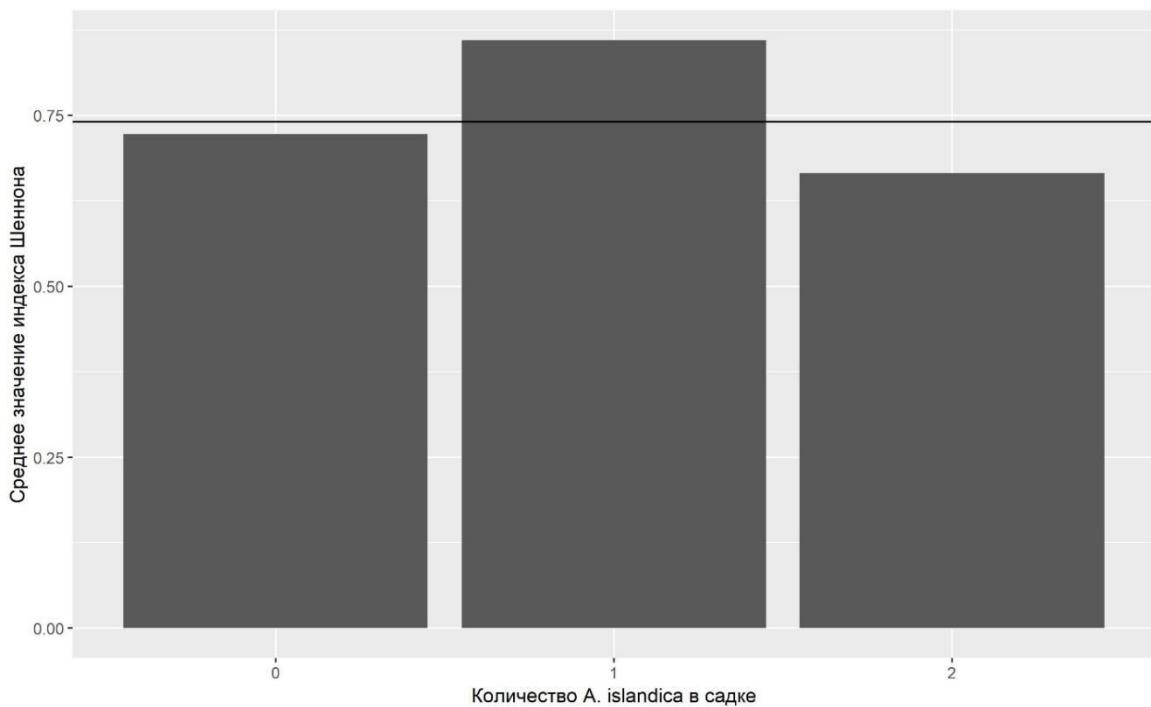


Рисунок 1. Средние значения индекса Шеннона для разных типов проб «после» (линия – среднее значение индекса Шеннона для проб «до»)

Стоит обратить внимание на то, что в пробах «после» обнаружено большое (54 в 11 пробах) количество мертвых моллюсков *P. ulvae*. При этом в пробах «до» количество мёртвых особей этого вида было значительно меньше (4 в 2 пробах).

Обсуждение результатов

Известно, что численность является более изменчивым параметром обилия, чем биомасса (см, напр., Наумов и др., 2017). Можно предположить, что и биомасса во времени меняется менее динамично. Поэтому тот факт, что *A. islandica* влияет на численность, но не влияет на биомассу можно объяснить тем, что наличие *A. islandica* за время экспозиции (14 дней) успело сказаться на численности, но не успело сказаться на биомассе. Учитывая, что с появлением *A. islandica* количество видов в пробах заметно уменьшается, можно сказать, что *A. islandica* оказывает скорее негативное влияние на сообщество.

Тот факт, что видовые списки проб «до» и проб «после» без *A. islandica*, хоть и являются самыми схожими, совпадают лишь на 65%, скорее всего связан с влиянием садка, так как пробы «после» без *A. islandica* отличаются от проб «до» только его

наличием. С влиянием садка можно и связать и то, что в пробах «после» обнаружено большое количество мёртвых *Peringia ulvae* (об этом писалось выше) – предположительно, это связано с тем, что садок работает как ловушка, волнами пустые раковины этих моллюсков занесло в садки, и они остались там.

Как выяснилось, видовые списки в пробах «после» с двумя *A. islandica* наиболее отличаются от всех остальных, но при этом видовые списки проб «после» с одним *A. islandica* схожи с видовыми списками проб «до» и проб «после» без *A. islandica* и сильно отличаются от проб «после» с двумя *A. islandica* (табл. 4). Это может быть связано с тем, что нужно хотя бы два *A. islandica* для того, чтобы оказать влияние на сообщество.

Было обнаружено, что полихеты-трубкостроители, такие как *Polydora quadrilobata*, *Fabricia sabella*, и *Pygospio elegans* не встречаются в садках с двумя *A. islandica* и мало встречаются в садках с одним *A. islandica*. Это можно объяснить тем, что, как уже отмечалось выше, *A. islandica*, подобно другим натицидам, осуществляет перемешивание грунта, ползая под его поверхностью, и этим негативно влияет на видовое богатство сообщества и плотность некоторых видов (Wiltse, 1980).

Исходя из того, что в пробах было обнаружено всего 4 перфорированных моллюска при большом количестве возможных жертв, можно сказать, что обнаруженное воздействие на сообщество было непотребляющим.

Выводы

1. Наличие *A. islandica* сказалось на численности, но не сказалось на биомассе из-за того, что биомасса изменяется медленнее.
2. Было обнаружено, что *A. islandica* оказывает скорее негативное влияние на сообщество; на видовые списки *A. islandica* влияет достаточно заметно только если в садке их хотя бы двое.
3. Было определено, что выявленное в ходе работы влияние *A. islandica* является непотребляющим.

Список литературы

1. Аристов Д.А. Экологические и поведенческие аспекты взаимоотношений *Amauropis islandica* (Muller, 1776) (Prosobranchia: Naticidae) и его жертв на литорали Южной губы о. Ряжкова (Кандалакшский залив, Белое море) Санкт-Петербург, 2005

2. Аристов Д.А., Гранович А.И. Рацион хищного моллюска *Amauropis islandica* (Muller, 1776) (Caenogastropoda: Naticidae) на беломорской литорали. - Вестник СПбГУ. Сер. 3, Вып. 4, 2011
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. /В 2-х томах //Москва, 1989
4. Бродский А.К. «Краткий курс общей экологии» Санкт-Петербург, 2012
5. Лебедева Н.В., Криволуцкий Д.А., Пузаченко Ю. Г. и др. «География и мониторинг биоразнообразия» Москва, 2002
6. Наумов А.Д., Савченко О.Н, Аристов Д.А. и др. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы //Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – №. 12. – С. 1464-1481.
7. Нинбург Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы). - М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2005
8. Одум Ю. «Экология» Москва, 1986
9. Шиганова Т.А. «Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии» /Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук //Москва, 2009
10. «Моллюски Белого моря» /под ред. Скарлато О.А. //Определители по фауне СССР, Ленинград, 1987, вып. 151.
11. Роль хищных сверлящих улиток в бентосном сообществе: раковины жертв как источник информации /Артемьева А. В., Гришанков А. В., Николаева М. А., Фокин М. В., Шунатова Н. Н., Яковис Е. Л. //Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2004. Вып. 4. С. 5–9.
12. Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии /под ред. Г.Е. Шульмана, А.А. Солдатова //Севастополь, 2014.
13. Addicott J. F. Predation and prey community structure: an experimental study of the effect of mosquito larvae on the Protozoan communities of pitcher plants. //Ecology – 1974 – Vol. 55 – P. 475-492.
14. Eaton L., Sloman K.A., Wilson R.W, Gill A.B., Harborne A.R. Non-consumptive effects of native and invasive predators on juvenile Caribbean parrotfish //Environmental Biology of Fishes – 2016 – Vol. 99, Issue 5 – P. 499–508.
15. Naddaf R., Rudstam L.G. Does differential predation explain the replacement of zebra by quagga mussels? //Freshwater Science- 2014 - Vol.14, No. 3-P. 895-903.

16. RStudio (2018) RStudio: Integrated development environment for R (Version 1.1.456) [Computer software]. Boston, MA. <https://rstudio.com>. Retrieved 20 May 2018
17. Sato S., Chiba T., Hasegawa H. Long-term fluctuations in mollusk populations before and after the appearance of the alien predator *Euspira fortunei* on the Tona coast, Miyagi Prefecture, northern Japan //Fisheries Science – 2012 – Vol. 78, Issue 3- P. 589–595.
18. Staats E.G., Agosta S.J., Vonesh J.R. Emergent Non-Consumptive Predator Effects Alter Habitat Colonization By Dipteron Prey//Biology - 2015.
19. Wiltse W.I. Effects of *Polinices duplicatus* (Gastropoda:Naticidae) on Infaunal Community Structure at Barnstable Harbor, Massachusetts, USA //Marine Biology – 1980 – Vol. 56, Issue 4- P. 301–310.

Арина Александрова, Глеб Юрков

Оценка интенсивности питания *Amauropsis islandica* (Gmelin, 1791) в градиенте среды на Белом море

Для оценки влияния абиотических условий на интенсивность питания *Amauropsis islandica* на нижнем и среднем горизонтах литорали и сублиторали был поставлен полевой эксперимент. В результате зависимости интенсивности питания от горизонта литорали и сублиторали, где располагались садки с хищником обнаружено не было. Полученный результат можно объяснить тем, что *A. islandica* не испытывает абиотический стресс на среднем горизонте литорали в летнее время.

Введение

Любому организму присуще стремление максимизировать количество энергии, поступающее с пищей. Эту энергию они направляют, в основном, на рост и размножение (Хмелева, 1968).

При этом, интенсивность питания организмов сдерживается условиями их обитания. Например, площадь кроны дерева определяет скорость притока органических веществ. Поэтому одиночно растущие сосны имеют более раскидистую крону, чем сосны, растущие в плотных поселениях (лесу).

Для животных дополнительным сдерживающим фактором может быть обилие ресурсов в среде, обусловленное абиотическими факторами. При изменении этих факторов, обилие ресурсов может меняться закономерно или непредсказуемо. В климатических зонах с выраженной сезонностью циклически изменяется количество ресурсов в среде. В связи с этим, у животных выработались определённые паттерны пищевого поведения. Так, например, многие животные мигрируют в области, богатые пищевыми ресурсами, когда этих ресурсов становится недостаточно, или накапливают и потребляют их в неблагоприятное время года с пониженнной интенсивностью.

Оценку интенсивности питания можно производить по-разному. Во-первых, с помощью прямых наблюдений за этим процессом. Во-вторых, косвенно интенсивность питания животного можно оценить по его внешнему виду. Наконец, прямой подсчёт съеденных объектов доступен при исследования пищеварительного тракта животных.

В некоторых случаях животные поглощают пищевые объекты не полностью, оставляя несъедобные фрагменты. Тогда интенсивность питания животного может быть оценена по обилию в среде этих несъедобных объектов, например, скорлупа орехов, кости, шерсть (Гудков, 2016), панцири ракообразных и раковины моллюсков (Харадов, Кустарева, 2012).

Amauropsis islandica - хищный брюхоногий моллюск, относящийся к семейству Naticidae. Представители этого семейства перфорируют раковины своих жертв - в

основном, двустворчатых моллюсков (Kabat, 1991). Таким образом, интенсивность питания этой натициды можно установить, учитывая обилие створок с характерными отверстиями сверления.

На побережье Белого моря известно несколько поселений *Amauropsis islandica* (Aristov et al., 2015) и исследованы особенности питания этого хищника (Аристов, 2005). Наиболее часто на литорали *A. islandica* атакует представителей вида *Macoma balthica* вследствие их массовости (Чистякова, 2008; Аристов, Гранович, 2011). В то же время, была предпринята попытка оценить влияние стрессовых условий окружающей среды на интенсивность питания амауропсисов (Сизикова, Башарина, 2019). К сожалению, дизайн эксперимента, а также неблагоприятные погодные условия в полевой сезон 2018 года не позволили сделать однозначных выводов о влиянии стресса на хищника.

В связи с этим мы поставили себе целью оценить интенсивность питания *Amauropsis islandica* в градиенте среды.

Материал и методы

Полевые работы

Работа проводилась на заповедных островах в вершине Кандалакшского залива Белого моря в течение XL экспедиции Лаборатории экологии морского бентоса (Группы исследования прибрежных сообществ) в июле 2019 года. Для проведения исследований использовались садки, которые были изготовлены из пластиковых контейнеров с размерами 10x10x5 см с крышками. В двух противолежащих стенках каждого садка были сделаны прорези, закрытые сеткой с диаметром ячей 1 мм, размером 2x4 см. Они были сделаны для поддержания естественных условий в садке и препятствия перемещению животных между садком и внешней средой.

Для проведения эксперимента были использованы представители видов *Macoma balthica* и *Amauropsis islandica*. С 5 по 11 июля на среднем и нижнем горизонтах литорали Южной губы собрали около 800 моллюсков вида *Macoma balthica*. С 8 по 10 июля в пределах исследовательских полигонов на о-вах Ряжков и Большой Ломнишный (Аристов, 2019) были собраны натициды *Amauropsis islandica*. Отбор маком по размеру производился 10 и 11 июля. В эксперименте использовались живые макомы длиной 8-12 мм. Всего было отобрано около 500 живых маком такого размера. Амауропсисы по размеру не отбирались и их количество составило 30 особей. С момента сбора до постановки эксперимента животные содержались в прохладном помещении в небольших контейнерах с морской водой, которую ежедневно меняли. При этом животные разных видов находились в разных контейнерах.

12 июля в Южной губе острова Ряжков были установлены 3 серии садков-контейнеров: на среднем и нижнем горизонтах литорали, а также в сублиторали на глубине около 2 метров (по малой воде). В серии находилось по 5 садков. В каждый из садков помещали по 30 маком и по 2 амауропсиса. Все животные на момент постановки

эксперимента были живыми. Также в садки клали по 125 см³ грунта с верхнего горизонта лitorали, из которого с помощью сита были удалены все частицы и животные размером более 1 мм. Амауропсисов помещали в садки таким образом, что в каждом садке был 1 крупный и 1 мелкий моллюск. Садки были притоплены в грунт на 15 мм и укреплены с помощью деревянных и стальных кольев и крупноячеистой сети. Серии садков располагались на одной прямой, перпендикулярной линии уреза воды.

В период экспозиции эксперимента по приливу была измерена соленость воды у каждой из серии садков: у средне-литоральной – 21‰, у нижне-литоральной – 24‰, у сублиторальной – 23‰, а также для оценки фонового сообщества по отливу около каждой из серий садков было взято по 3 пробы рамкой площадью 1/245 м². Пробы были промыты через сито диаметром ячей 0,5 мм, остаток с сита подвергался разборке. В её ходе все животные определялись до наименьшего таксона, подсчитывались и взвешивались на торсионных весах с точностью до 1 мг (влажно-воздушный вес).

Экспозиция составила 11 суток и 23 июля эксперимент был снят. Во избежание смерти живых животных измерения проводились в тот же день. Макомы (живые, а также интактные и просверленные раковины) были измерены под бинокуляром с помощью окуляр-микрометра с точностью до 1 мм. У перфорированных также измерялся диаметр перфорации (с точностью до 0,5 мм), а у амауропсисов была измерена ширина завитка с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм.

Статистическая обработка материала

В ходе математической обработки полученных данных мы использовали различные линейные модели: счетную модель, показывающую зависимость биомассы атакованных маком от среднего размера амауропсиса в садке и серии садков, а также генерализованную вероятностную модель, показывающую вероятность атаки амауропсиса (использовались те же предикторы и размер атакованной макомы).

В качестве оценки влияния абиотического стресса на интенсивность питания *Amauroopsis islandica* мы использовали реконструированную суммарную массу просверленных маком в садке, которая рассчитывалась по эмпирической формуле (Aristov, Varfolomeeva, 2019), а также их количество. Эти величины стали зависимыми переменными в построенных линейных моделях. Всего было построено 3 модели:

$Wm = Gs + Sa + Gs \times Sa$, где Wm - суммарная масса атакованных маком в садке, Gs - горизонт, на котором располагался садок (сублитораль, нижний или средний горизонт лitorали), Sa - средняя ширина раковины амауропсисов в садке.

$Nm = Gs + Sa + Gs \times Sa$, где Nm - количество атакованных маком с садке, предикторы те же.

$Rataki = Gs + Sa + Sm + Gs \times Sa + Gs \times Sm + Sa \times Sm$, где $Rataki$ - вероятность атаки макомы, Sm - ее длина, остальные предикторы те же.

В модели 3 принималось, что отклик и ошибки распределены биномиально

Все расчёты и визуализация производилась в среде R-Studio на языке R (R Core Team, 2019). Были использованы следующие пакеты: car (Fox, Weisberg 2019), dplyr (Wickham, Francois, 2019), ggplot2 (Wickham, 2016), readxl (Wickham et al., 2019).

Результаты

В пробах, взятых около садков, были обнаружено 18 таксонов животных, из них три таксона относятся к моллюскам, потенциальной добыче *Amauropsis islandica*: *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* и *Mytilus edulis*. Суммарная численность животных, обнаруженных в пробах, была равной 114 экз, а их биомасса - 0.713 г (рис. 1).

Наибольшие биомасса, количество видов и суммарная численность животных были выявлены из проб грунта, взятого возле садков в сублиторали, а наименьшие – из проб возле нижнего горизонта литорали. В то же время, на среднем горизонте все вышеупомянутые параметры несколько ниже, чем в сублиторали. Таким образом, градиент количества видов, а также суммарной численности и биомассы животных вдоль уклона морского дна отсутствует.

Мы не обнаружили в пробах, взятых возле садков особей *Amauropsis islandica*. Живые макомы были обнаружены лишь в пробах со среднего горизонта (в среднем, по 6 экз.) и из сублиторали (в среднем, по 9 экз.) (рис. 1). Количественных данных о перфорированных макомах из проб мы не имеем, но они были встречены лишь в двух пробах со среднего горизонта литорали.

По окончании экспозиции во всех садках нами были обнаружены живые амауропсисы, а также живые и перфорированные макомы. В половине садков (всех серий) были найдены неповреждённые створки, содержание последних колебалось от 3% до 14%. Перфорированных створок было меньше, чем живых моллюсков, однако их количество было различалось недостоверно.

Выяснилось, что в садках нижнего и среднего горизонтов литорали диапазон выбора маком амауропсисом по размеру больше, чем на сублиторальной серии где амауропсисы выбирали маком меньшего размера (рис. 2).

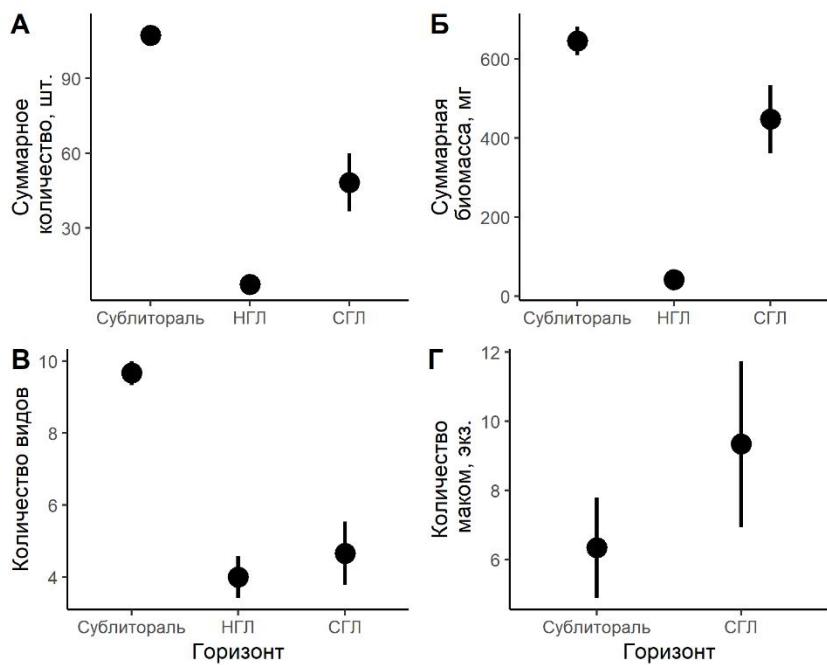


Рисунок 1. Интегральные характеристики литорального и сублиторального сообществ возле садков. НГЛ и СГЛ - нижний и средний горизонты литорали.

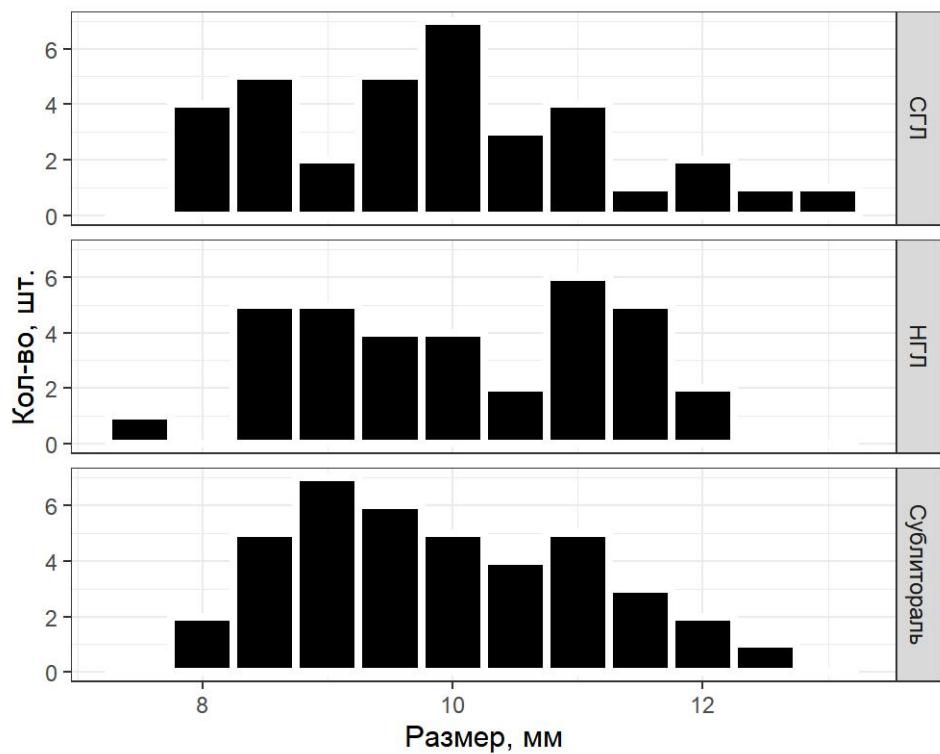


Рисунок 2. Размерная структура пула перфорированных створок маком в садках разных серий

Ни одна из моделей не показала статистически достоверных зависимостей ни для одного из предикторов при выбранном уровне значимости (табл. 1-3).

Таблица 1. Оценка значимости предикторов в модели 1

Источник варьирования	Сумма квадратов	Степень свободы	F-критерий	Вероятность
Gs	42238	2	0.0846	0.9196
Sa	165426	1	0.6628	0.4366
Gs×Sa	65531	2	0.1313	0.8786

Таблица 2. Оценка значимости предикторов модели 2

Источник варьирования	Сумма квадратов	Степень свободы	F-критерий	Вероятность
Gs	3.346	2	0.1303	0.8794
Sa	3.857	1	0.3005	0.5969
Gs×Sa	1.429	2	0.0557	0.9462

Таблица 3. Оценка значимости предикторов модели 3

Предиктор	X ²	Степень свободы	Вероятность
Gs	0.97845	2	0.6131
Sa	0.89327	1	0.3446
Sm	0.18232	1	0.6694
Gs×Sa	0.04687	2	0.9768
Gs×Sm	2.47447	2	0.2902
Sa×Sm	2.21000	1	0.1371

Обсуждение

Мы не выявили зависимости размера атакованной макомы от размера амауропсиса ($r = 0.14$, $p > 0.05$), показанной ранее (Сергеенко, 2015). Скорее всего, это объясняется тем, что маком, использовавшихся для эксперимента, мы отбирали по размеру, поскольку нас не интересовали вопросы пищевых предпочтений *A. islandica*.

Анализ моделей не показал зависимости суммарной массы и количества перфорированных маком, а также вероятности их съедения от выше указанных предикторов.

Указанный факт может являться следствием того, что экспозиция эксперимента была недостаточно продолжительной (11 дней), и амауропсисы в оптимальных условиях не успели атаковать то количество маком, которое бы показало какую-либо зависимость. Иными словами, разница в интенсивности питания *A. islandica* на разных горизонтах литорали, скорее всего, при увеличении срока экспозиции оказалась бы заметнее.

С другой стороны, из-за особенностей конструкции садка (отсутствие отверстий в днище), грунт внутри него мог полностью не обсыхать даже на среднем горизонте литорали. Вследствие этого, условия внутри садков разных серий могли оказаться более сходными, чем мы предполагали при постановке эксперимента, что отразилось на отсутствии различий в интенсивности питания *A. islandica*.

Ранее было показано, что в вершине Кандалакшского залива выше нуля глубин *A. islandica* занимает небольшую полосу, фактически ограниченную нижним горизонтом литорали (Genelt-Yanovskiy et al., 2018), несмотря на то, что граница распространения *Macoma balthica* на литорали проходит значительно выше (Наумов, 2006). Это значит, что *A. islandica* лимитирован не обилием своей основной жертвы (Аристов, Гранович, 2011), а иными факторами, в частности - условиями среды.

Для выяснения определяется ли пищевая активность *Amauroopsis islandica* условиями среды, в частности температурными колебаниями и осушкой и был поставлен садковый эксперимент. Полученный результат можно трактовать двумя способами: во-первых, вышеуказанные особенности садков со среднего горизонта, скорее всего, не позволяют достичь абиотических условий, характерных для данного горизонта. Во-вторых, в короткий период экспозиции хищники не подвергались всему комплексу стрессовых воздействий, типичных для среднего горизонта литорали, как то: осадки, штурм, истирающееся воздействие льда и др.

Таким образом, согласно нашим данным, принципиально амауропсис может доходить до среднего горизонта литорали, в том случае, если он покидает эту зону в осенне-зимний период. Косвенным подтверждением этому факту может послужить предположение о том, что в Кандалакшском заливе *Amauroopsis islandica* является по преимуществу, летним иммигрантом (Голиков, Кусакин, 1978)

Заключение

На основании нашего эксперимента мы не можем судить о влиянии условий среды на интенсивность питания *Amauropsis islandica*. Нам представляется вероятным, что в условиях беломорской литорали местообитания этого хищника в основном ограничиваются абиотическими факторами, проявляющимися осенне-зимний период.

Благодарности

Мы бы хотели выразить благодарность администрации Кандалакшского государственного заповедника за возможность работы на заповедных территориях, всем участникам XL беломорской экспедиции ЛЭМБ ГИПС, а также нашему научному руководителю Аристову Дмитрию Алексеевичу.

Литература

1. Аристов Д. А. (2005). Динамика системы "хищник-жертва" на примере локальных поселений *Amauropsis islandica* (Naticidae: Gastropoda) и *Macoma balthica* (Tellinidae: Bivalvia). Тезисы IV (XXVII) Международной конференции "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера", Вологда, 5-10 декабря. 21–23.
2. Аристов Д.А. (2019). Динамика поселения хищного брюхоногого моллюска *Amauropsis islandica* (Gmelin, 1791) (Naticidae: Pectinibranchia) на литорали, Северный архипелаг, 2001-2018 гг.// Толмачева Е.Л. (ред.). Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2018 год (ежегодный отчет). Кандалакша. Т.2. Ч.1.: 89-102 (Летопись природы Кандалакшского заповедника, кн. 64).
3. Аристов Д.А., Гранович А.И. (2011). Рацион хищного моллюска *Amauropsis islandica* (Müller, 1776) (Caenogastropoda: Naticidae) на беломорской литорали// вестник СПбГУ, сер.3, 2011, вып.4, с. 13-16
4. Голиков А.Н., Кусакин О.Г. (1978). Раковинные брюхоногие моллюски литоралей морей СССР.
5. Гудков В.М., (2016). Следы зверей и птиц. Энциклопедический справочник-определитель. – Москва., 2016. 592 с.
6. Наумов А.Д. (2006). Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. - СПб., 2006. 367 с.
7. Сергеенко Е. (2015). Изменение пищевых предпочтений *Amauropsis islandica* (Gmelin, 1791) (Naticidae: Gastropoda) в отношении размеров *Macoma balthica* (L., 1758) в процессе роста // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)

8. Сизикова К., Башарина Е. (2019). Влияние стрессовых условий окружающей среды на систему хищник-жертва на примере *Amauropsis islandica* и *Macoma balthica* // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)
9. Харадов Александр Владимирович, Кустарева Лидия Александровна (2012). Животные корма в питании ондатры *Ondatra zibethicus* (L.) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2012. №6
10. Хмелева, Н. Н. (1968). "Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.)." Биология моря 15 (1968): 71-98.
11. Чистякова И. (2008). Изучение интенсивности и предпочтений в питании *A. islandica* // Работа депонирована в библиотеке Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)
12. Aristov D., Varfolomeeva M., Puzachenko G. (2015). All's good in a famine? *Hydrobia ulvae* as a secondary prey for juveniles of Iceland moonsnails *Amauropsis islandica* at the White Sea sandflats. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 95(8), 1601-1606.
13. Aristov, D., & Varfolomeeva, M. (2019). Moon snails *Amauropsis islandica* can shape the population of Baltic clams *Limecola balthica* by size-selective predation in the high-latitude White Sea. Polar Biology, 42(12), 2227-2236.
14. Fox J., S. Weisberg (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
15. Genelt-Yanovskiy E. A. et al. (2018). Trends and drivers of *Macoma balthica* L. dynamics in Kandalaksha Bay, the White Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 98(1), 13-24.
16. Kabat A. R. (1990). Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation //Malacologia: International Journal of Malacology. – №. 1.
17. RStudio (2018). RStudio: Integrated development environment for R (Version 1.1.456) [Computer software]. Boston, MA. <https://rstudio.com>. Retrieved 20 May 2018
18. Wickham H. (2016). Ggplot2: Elegant graphics for Data Analysis. Springer-Verlag. New York 2016
19. Wickham H., J. Bryan (2019). Readxl: Read Excel Files. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/packege=readxl>
20. Wickham H., R. Francois, L. Henry, K. Muller (2019). Dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 0.8.3. <https://CRAN.R-project.org/packege=dplyr>

Сизикова Ксения

Особенности распределения *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae* в окрестностях о.Ряжков в вершине Кандалакшского залива Белого моря

Вопреки мнению, что *Ecrobia ventrosa* встречается в закрытых участках моря, где соленость составляет около 10 промилле, в 2018 году была найдена *Ecrobia ventrosa* на открытом участке, где соленость воды составляла более 20 промилле, что необычно для этого вида. Целью данного исследования стал анализ особенности распределения *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae* в окрестностях о.Ряжков в Кандалакшском заливе Белого моря. В результате, стало известно ,что *Ecrobia ventrosa* в этом районе встречается довольно часто, при этом, достигает максимального числа на глине на верхнем и среднем горизонте литорали, а *Peringia ulvae* встречается на всех точках сбора, но предпочитает песчаный грунт.

Введение

В природе организмы постоянно взаимодействуют между собой разными способами, в частности, конкуренция - тип взаимоотношений особей или видов, при котором они соревнуются за одни и те же ресурсы, необходимые для выживания (Бигон и др,1989). Наиболее острая конкуренция возникает между близкородственными видами, которые обитают на одной и той же территории, при этом, один вид может вытеснять другой (Бигон и др,1989). Виды в ходе эволюции могут адаптироваться и становиться более устойчивыми к таким условиям (Бигон и др,1989).

Peringia ulvae и *Ecrobia ventrosa*, относящиеся к классу *Gastropoda*, семейство *Hydrobiidae* - пример видов, взаимодействующих таким образом. *Peringia ulvae* была описана в 1777 году Pennant, а *Ecrobia ventrosa* описан в 1803 году Montagu.

Peringia ulvae и *Ecrobia ventrosa* - небольшие водные переднежаберные моллюски, населяющие прибрежные воды Белого моря, служат пищей для морских птиц и хищных беспозвоночных. Раковины небольшие, конической или башенковидной формы, шов отчетливый, углубленный, устье небольшое, грушевидное, крылечка роговая (Милашевич, 1916)(прил 1,2). Продолжительность жизни *Hydrobiidae* — от трех до пяти лет (Fretter , Graham, 1962). Эти виды обитают в акваториях морей Северного Ледовитого и Атлантического океана. В том числе в Белом море *Ecrobia ventrosa* впервые обнаружена и описана А.М. Горбушиным (1995), он отмечает, что род *Hydrobiidae* представлен двумя видами: *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae*.

Помимо сходства во внешнем виде и географическом расположении, также есть различия. Например, разные жизненные циклы : единственное яйцо в кладке *Ecrobia ventrosa* развивается до сформированной молоди, из кладки выходит молодой моллюск, диаметр раковины которого достигает 0,23 мм, пелагической личинки у *E. ventrosa* нет . *P.ulvae* откладывают яйца на раковинах особей того же вида или других моллюсков, например, мидий, в виде кладок, содержащих до 30 яиц (Чухчин, 1975). Из яйца этого моллюска развивается личинка с пелагической стадией различной продолжительности, от нескольких дней до месяца и более (Филатова, Зацепин 1948), (Fretter , Graham, 1962). Также у этих моллюсков различаются типы питания: *E. ventrosa* питается диатомовыми водорослями, а также может выступать в роли падальщика. *P.ulvae* питается

растительным детритом и одноклеточными водорослями, эти моллюски являются фитофагами. Биотоп мало влияет на распространение *P.ulvae*, а *E.ventrosa* обитает на тонком мягком иле, но чаще встречается на водорослях. По данным некоторых исследователей (Воробьев, 1949; Fretter , Graham, 1962), основным фактором, определяющим распространение *Hydrobiidae*, является соленость. По Fretter & Graham (1962), гидробии заселяют литораль, мелководные заливы, лагуны и эстуарии.

В.Я.Бергер, А.М. Горбушин (2001) отмечают, что *Ecrobia ventrosa* предпочитает довольно низкую соленость (6‰-10‰), и менее устойчива к высокой солености, чем *Peringia ulvae*.

Однако в 2018 году *Ecrobia ventrosa* была найдена на Западной Ряжковской салме, где нет постоянных опреснений (Кондрашева, 2018). Целью работы стал анализ особенности распределения *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae* в окрестностях о.Ряжков в Кандалакшском заливе Белого моря. Для этого были поставлены следующие задачи:

- обследовать распределение *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae*
- определить встречаемость этих видов в морской акватории Кандалакшского залива Белого моря
- Выяснить соотношение *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae* на разных грунтах и горизонтах литорали

Материалы и методы

Сбор материала проводился в период с 16.07.2019 по 23.07.2019 в рамках 40-й Беломорской экспедиции Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии). Местом сбора материала послужила литораль о. Ряжков, о. Куричок, о. Большой Ломнишный, Девичьей луды и материка (Кандалакшский залив Белого моря).

Было отобрано 17 проб в разных биотопах, на разных грунтах Кандалакшского залива Белого моря.(рис 1,2)

Материал был отобран серией 19Н1-15 и отдельными пробами НВ15,40.Пробы серии 19Н1-15 были взяты на вышеперечисленных островах и материке. А пробы НВ15, 40 на прямоугольном разрезе, находящемся на о.Ряжков.Пробы собирали рамкой площадью 1/182 и 1/30 квадратного метра. При взятии проб рамкой 1/30 выбиралась разная площадь грунта, в зависимости от визуального количества *Hydrobiidae* (табл.1)

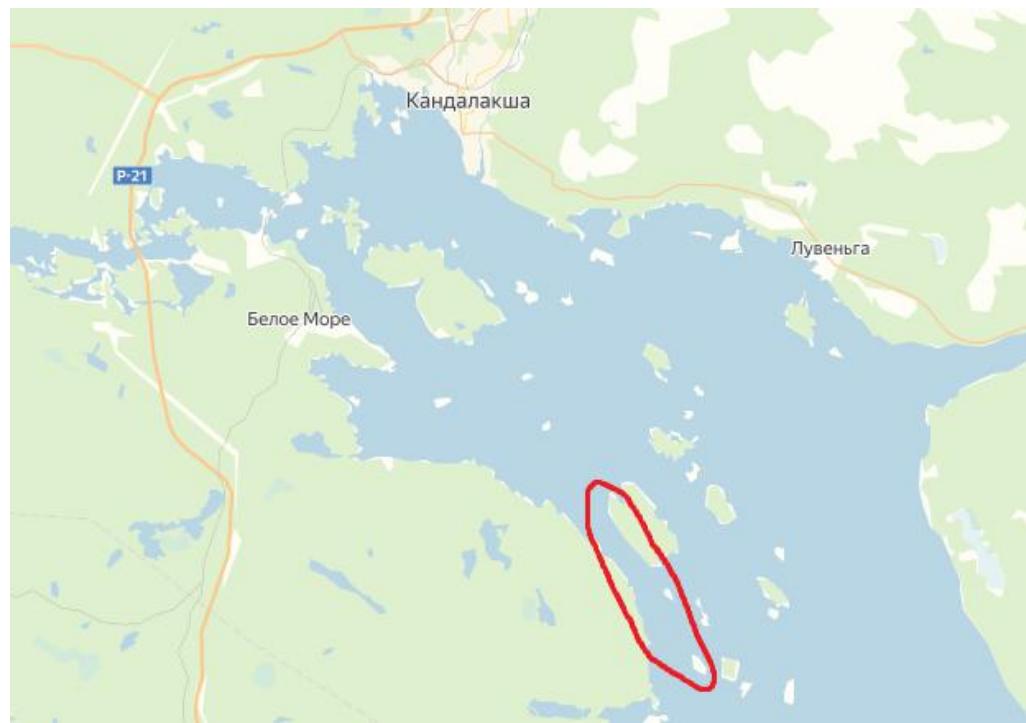


Рис. 1 - Расположение исследуемой территории в Кандалакшском заливе

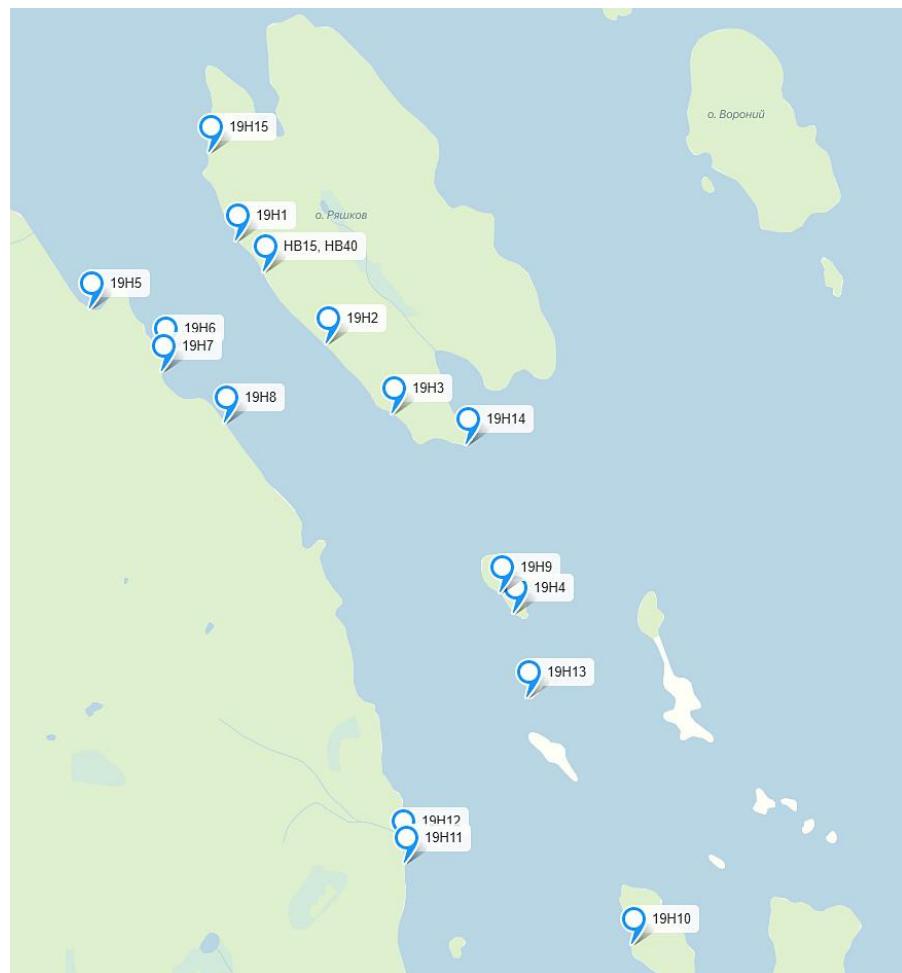


Рис. 2 - Расположение точек взятия проб

Таблица 1. Данные о взятии проб

Проба	Площадь рамки	Координаты	Местность
19H1	1/182	N 67°01.037' E 32°32.108'	Запад о.Ряжков
19H2	1/30	N 67°00.616' E 32°32.958'	Запад о.Ряжков
19H3	1/60	N 67°00.339' E 32°32.627'	Запад о.Ряжков
19H4	1/60	N 66°59.634' E 32°34.663'	Запад о.Куричек
19H5	1/30	N 67°00.763' E 32°30.623'	Материк
19H6	1/60	N 67°00.598' E 32°31.432'	Материк
19H7	1/182	N 67°00.525' E 32°31.372'	Материк
19H8	1/60	N 67°00.558' E 32°32.530'	Материк
19H9	1/30	N 66°59.686' E 32°34.373'	Запад о.Куричок
19H10	1/40	N 66°58.278' E 32°36.026'	Запад о.Малый Ломнишный

Таблица 1. Продолжение

19H11	1/60	N 66°58.607' E 32°33.875'	Материк
19H12	1/30	N 66°58.652' E 32°33.855'	Материк
19H13	1/60	N 66°59.181' E 32°35.007'	Юго-запад Поперечной луды
19H14	1/30	Нет точной информации	Юго-запад о.Ряжков
19H15	1/60	Нет точной информации	о.Ряжков

Черновая обработка была проведена следующим образом: все пробы были промыты на сите диаметром ячей 0, 25 мм. Далее мы определили количество *Ecrobia ventrosa* и *Peringia ulvae*.

После этого, данные были обработаны с помощью линейной статистики.

Основные результаты и обсуждение

Исследуя этот вопрос, я выяснила, что *Peringia ulvae* распространяется на о. Ряжков, материке, о.Малый Ломнишный, Поперечной луде, и о. Куричек. *Ecrobia ventrosa* также встречается в этих местах, но не на всех точках сбора (Рис 3).

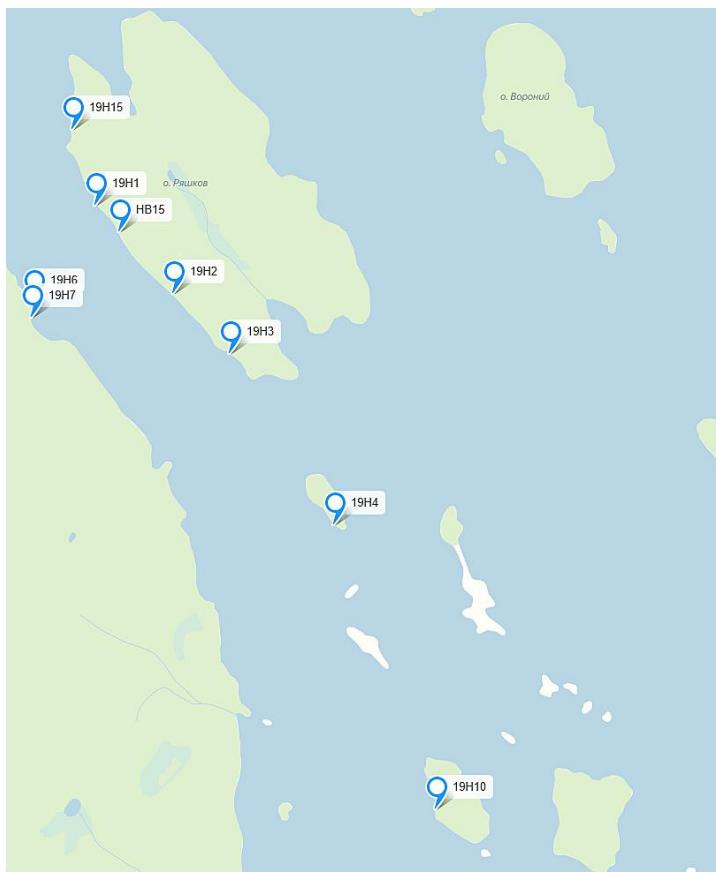


Рис. 3 - Расположение проб, в которых была обнаружена *Ecrobia ventrosa*

Соответственно, встречаемость *Ecrobia ventrosa* составляет 56 ± 3 .

Таблица 2. - Грунт и горизонт литорали, на которых были взяты пробы

Проба	<i>Ecrobia ventrosa</i> %	<i>Peringia ulvae</i> %	Место	Грунт	Горизонт литорали
HB15	87%	13%	о.Ряжков	Глина	Верхняя литораль
HB40	0%	100%	о.Ряжков	Песок	Нижняя литораль
19H1	7%	93%	о.Ряжков	Нет информации	Средняя литораль
19H2	8%	92%	о.Ряжков	Глина	Средняя литораль
19H3	24%	76%	о.Ряжков	Глина	Средняя литораль

19H4	41%	59%	о.Куричек	Песок	Средняя литораль
19H5	0%	100%	Материк	Песок	Верхняя литораль
19H6	32%	68%	Материк	Глина	Средняя литораль
19H7	2%	98%	Материк	Песок	Средняя литораль
19H8	0%	100%	Материк	Глина	Средняя литораль
19H9	0%	100%	о.Куричек	Глина	Средняя литораль
19H10	10%	90%	о.Малый Ломнишный	Песок	Средняя литораль
19H11	0%	100%	Материк	Нет информации	Средняя литораль
19H12	0%	100%	Материк	Нет информации	Средняя литораль
19H13	0%	100%	Поперечная луда	Песок	Средняя литораль
19H15	9%	91%	о.Ряжков	Песок	Средняя литораль

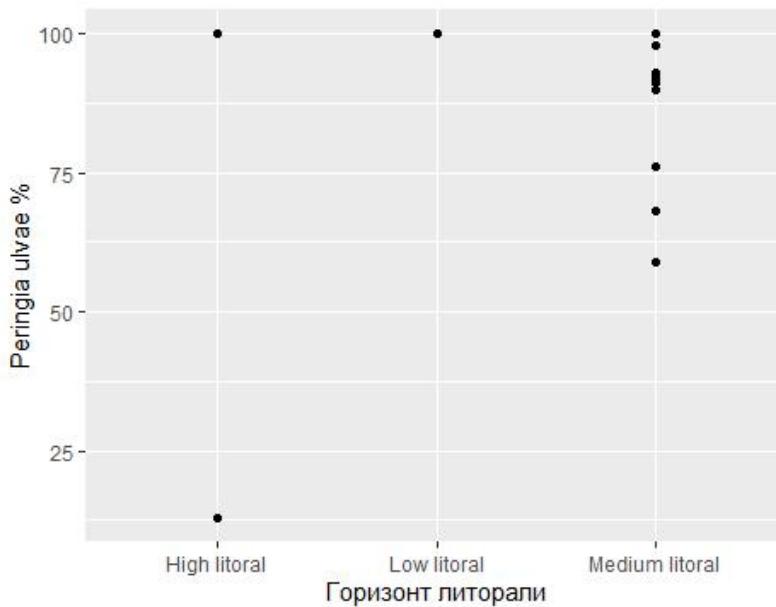


Рис 4 - Доля *Peringia ulvae* от общего числа поселения *Hydrobiidae* на разных горизонтах литорали. По оси у отложены значения количества *P.ulvae* в процентах от общего числа *Hydrobiidae*, по оси x отложены горизонты литорали. Здесь и далее High littoral - верхний горизонт литорали, Low littoral - нижний горизонт, Medium littoral - средний горизонт.

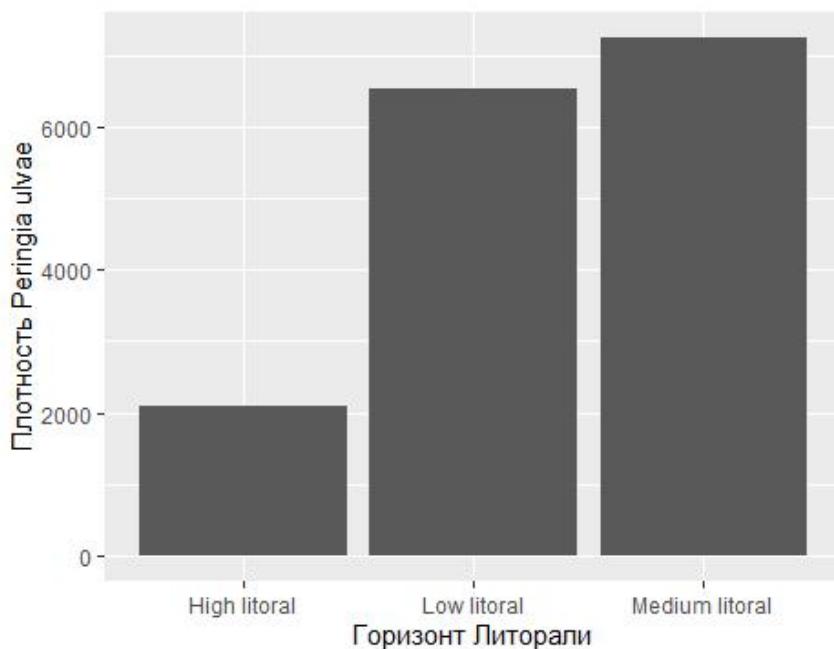


Рис 5 - Средние значения плотности *Peringia ulvae* на разных горизонтах литорали. По оси x отложены значения горизонтов, по оси у средние значения плотности

На средней литорали средняя плотность *Peringia ulvae* на м.кв. и количество одинаково высоки, что значит, что этот вид действительно распространен на этом горизонте литорали, и найденные моллюски не являются исключением. Однако на

нижнем и верхнем горизонте все не так однозначно. На нижнем горизонте литорали была взята только одна проба, что не позволяет судить о встречаемости моллюска на этом уровне литорали. На верхней литорали было взято две пробы, в которых количество *Peringia ulvae* оказалось совершенно различным, что также не дает рассуждать о распространении моллюска на этом горизонте.

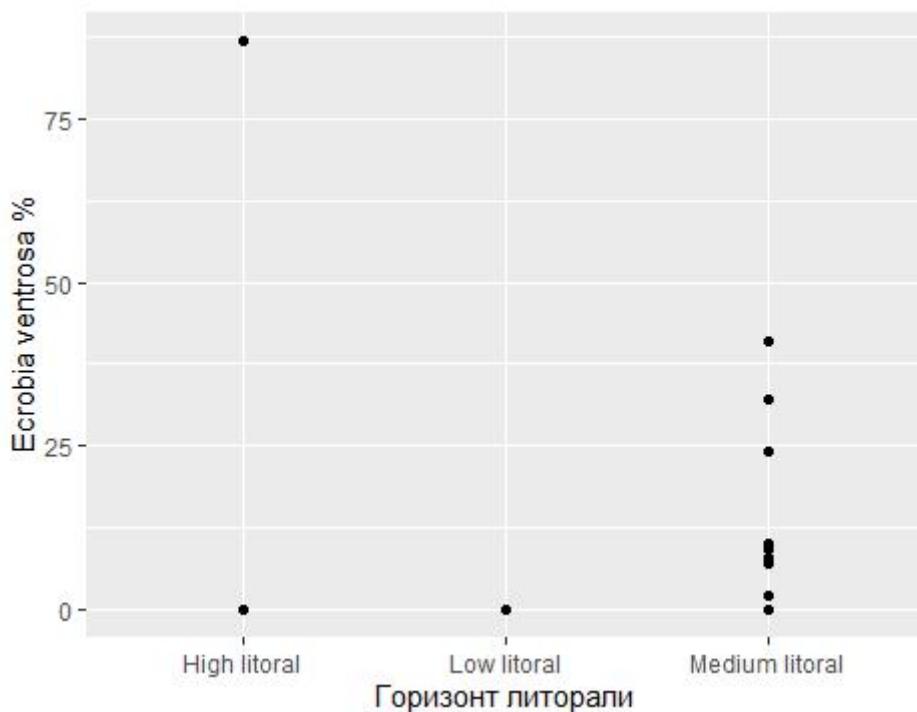


Рис.6 - Доля *Ecrobia ventrosa* от общего числа *Hydrobiidae* на разных горизонтах литорали

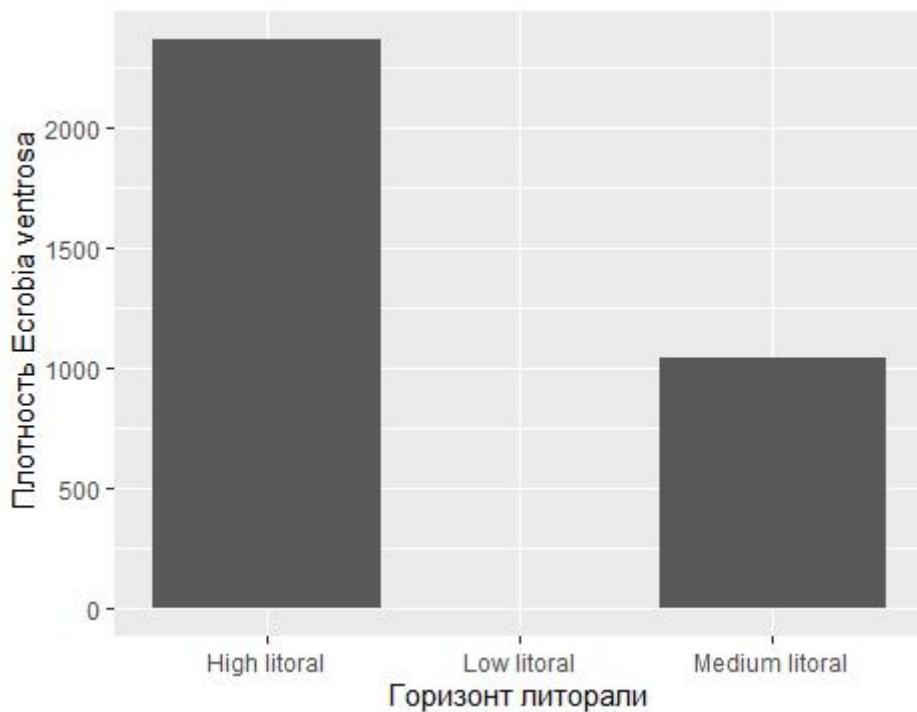


Рис.7 - Средняя плотность *Ecrobia ventrosa* на разных горизонтах литорали.

На среднем горизонте литорали *Ecrobia ventrosa* встречается довольно часто, хотя не в 100% случая. Доля и средняя плотность на этом горизонте примерно одинаковы по отношению к другим уровням литорали, поэтому можно утверждать, что этот вид обитает на этой литорали довольно часто. На нижней литорали не было встречено ни одного моллюска этого вида, возможно, результат таков из-за небольшой выборки. Так как на нижнем горизонте *Ecrobia ventrosa* не встречено, то можно считать, что этот вид тяготеет к верхнему горизонту литорали.

Если предположить, что *Peringia ulvae* обитает на нижней литорали, а *Ecrobia ventrosa* нет, то этот факт совпадает с литературными данными, что *E.ventrosa* предпочитает низкую соленость, а *P.ulvae* одинаково хорошо переносит высокую и низкую соленость, т.к. на верхнем горизонте соленость ниже, чем на верхней.

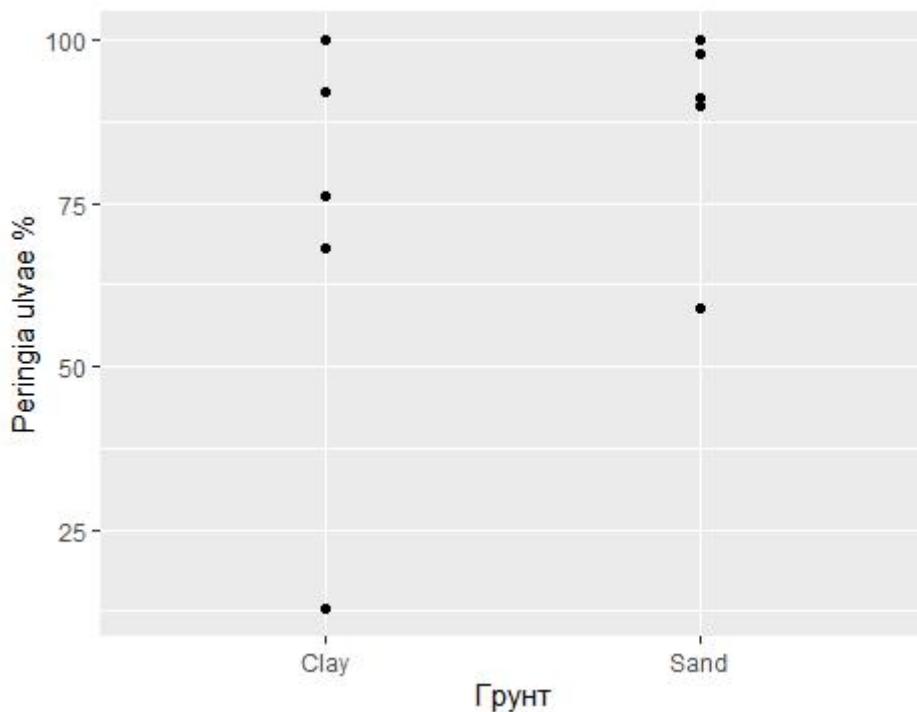


Рис.8 - Доля *Peringia ulvae* в поселении *Hydrobiidae* на разных грунтах. По оси х отложены значения грунтов, по оси у доля *Peringia ulvae* от общего числа *Hydrobiidae*. Здесь и далее Clay - глина, Sand - песок.

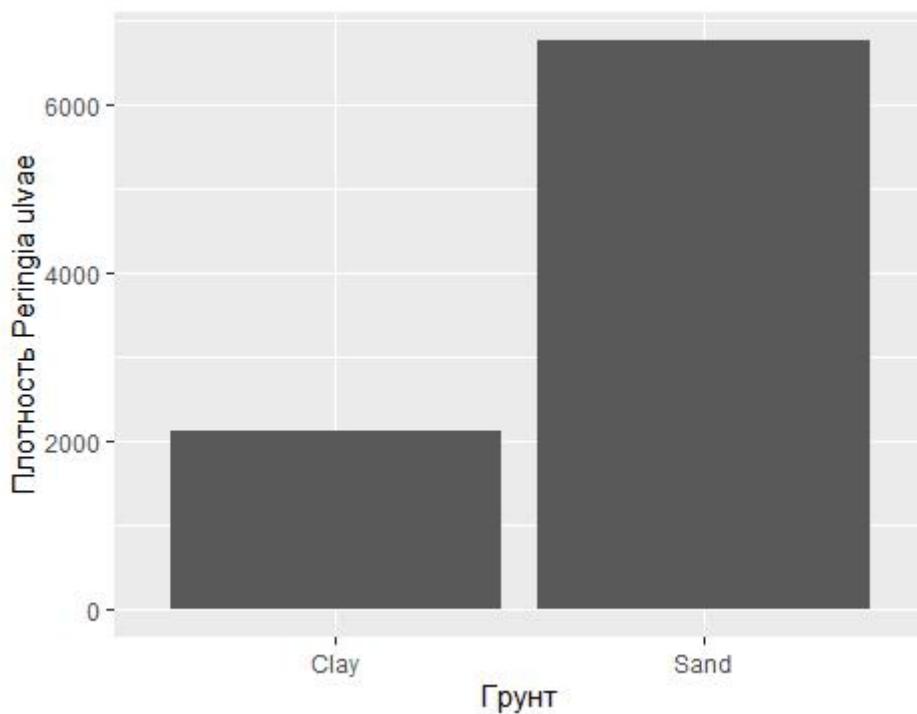


Рис.9 - Средняя плотность *Peringia ulvae* на разных грунтах По оси х - тип грунта, по оси у средние значения плотности на м.кв.

Доля *P.ulvae* в поселении *Hydrobiidae* на глине в целом, ниже чем на песке, но тоже довольно высока. Средняя плотность на глине меньше чем на песке, но все же довольно высока, что указывает на то, что этот вид предпочитает песок, но на глине тоже может существовать.

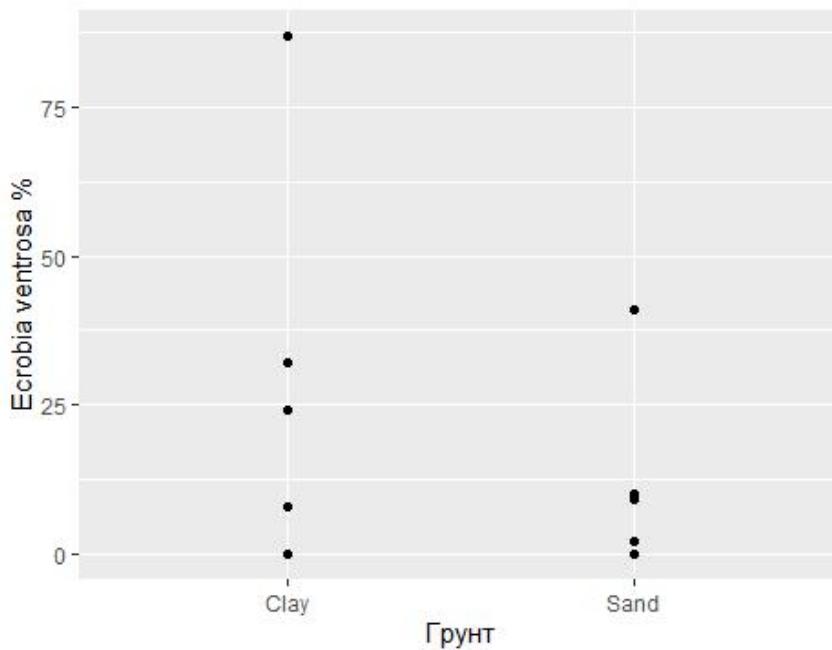


Рис.10 - Доля *Ecrobia ventrosa* в поселении *Hydrobiidae* на различных грунтах.

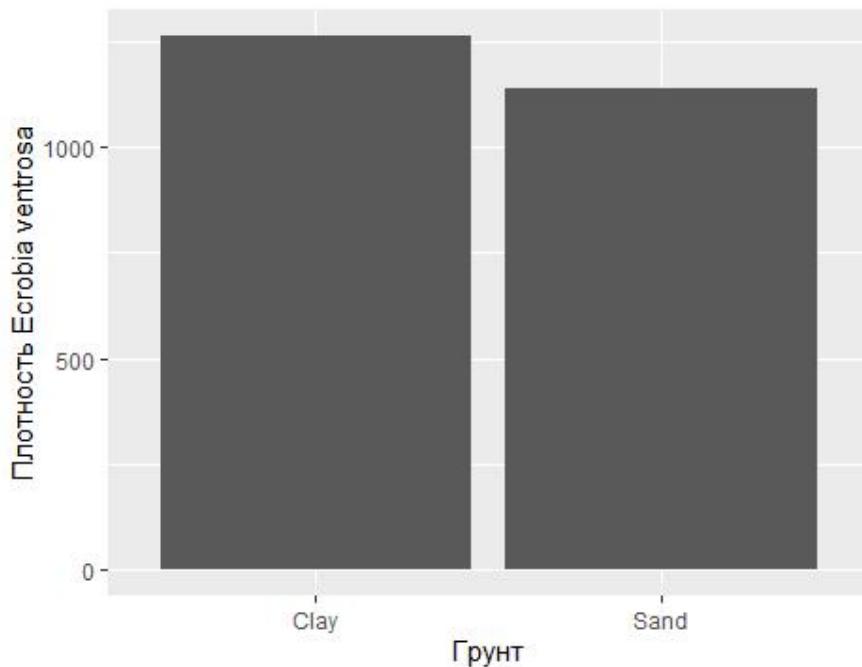


Рис.11 - Средняя плотность *Ecrobia ventrosa* на разных грунтах

И средняя плотность *E. ventrosa*, и доля от всего поселения *Hydrobiidae* на глине оказалась выше, чем на песке. Однако и на том, и на другом типе грунта были взяты пробы, в которых не было обнаружено *Ecrobia ventrosa*.

Предположительно, верхний горизонт литорали с глинистым грунтом, единственное место, где *Ecrobia ventrosa* может хоть как-то соотносится с *Peringia ulvae*.

Выводы

1. Встречаемость *Ecrobia ventrosa* составляет 56 ± 3 , а *Peringia ulvae* 100
2. Наибольшее число встреч *Ecrobia ventrosa* происходит на среднем и верхнем горизонте, а *Peringia ulvae* только на среднем горизонте.
3. Обнаруживается тенденция, что *Ecrobia ventrosa* имеет большую плотность на глине, чем на песке в отличие от *Peringia ulvae*.
4. Повсеместно количество *Ecrobia ventrosa* меньше количества *Peringia ulvae*, кроме точки на верхнем горизонте с глинистым грунтом.

Литература

1. Бергер В.Я., Горбушин А.М. Толерантность и резистентность брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* и *E. ventrosa* из Белого моря к абиотическим факторам среды - 2001
2. Бигон .М., Харпер Д. Экология особи популяции и сообщества том 1 — Мир — 667 с., 1989.
3. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Симферополь: Крымиздат - 190 с., 1949.
4. Горбушин А.М. Особенности экологии и биологии *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa* Белого моря. – 18 с., 1995
5. Кондрашова М.И. - Распределение *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa* в вершине Кандалакшского залива Белого моря - 2018
6. Милашевич К.О. Моллюски Черного и Азовского морей. В кн.: Фауна России. Петроград. Императ. акад. наук. 1916. - Т. 1.-312 с., 1916.

7. Соколова М.Н. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря/ Тр. Кандалакшского заповедника 4: 69-113,1963
8. Филатова З.А., Зацепин В.И. Класс Gastropoda – брюхоногие моллюски. Определитель фауны и флоры северных морей СССР.М.Советская наука, с. 358-401.,1948.
9. Чухчин В.Д. Жизненный цикл и рост *Hydrobia acuta* (Drap.) и *Ecrobia ventrosa* (Mont.) в Черном море,1976
10. V. Fretter & A. Graham British Prosobranch Molluscs Their functional anatomy and ecology/ V. Fretter, A. Graham.-L.: The Ray Society. - 755 с., 1962

Приложения



Peringia ulvae



© Enrique Cabinet

Ecrobia ventrosa