Эколого-биологический центр «Крестовский остров»

Лаборатория Экологии Морского Бентоса (Гидробиологии)

Группа Исследований Прибрежных Сообществ

Александрова Арина

Юрков Глеб

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

Санкт-Петербург

2019

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 одиноко 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 пониженной 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 10х10х5 см с крышками. В двух противолежащих стенках каждого садка были сделаны прорези, закрытые сеткой с диаметром ячеи 1 мм, размером 2х4 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 грунтас верхнего горизонта литорали, 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 ячеи 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 *Amauropsis 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:

1. *Wm = Gs + Sa + Gs×Sa*, где *Wm* - суммарная масса атакованных маком в садке, *Gs* - горизонт, на котором располагался садок (сублитораль, нижний или средний горизонт литорали), *Sa* - средняя ширина раковины амауропсисов в садке.
2. *Nm = Gs + Sa + Gs×Sa*, где *Nm* - количество атакованных маком с садке, предикторы те же.
3. *Pатаки* = *Gs + Sa + Sm + Gs×Sa + Gs×Sm + Sa×Sm*, где *Pатаки* - 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

Fig_histogram

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 | Χ2 | 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), показаной 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 *Amauropsis 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, шторм, 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 *Amauropsis 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://socialscienses.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](https://rstudio.com/" \t "_blank).  
    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