Эколого-биологический центр «Крестовский остров»

Лаборатория Экологии Морского Бентоса (Гидробиологии)

Группа Исследований Прибрежных Сообществ

Антропова Марина

Влияние *Amauropsis islandica* на литоральные сообщества в экспериментальных условиях

Санкт-Петербург

2019

Для того, чтобы выяснить, как *Amauropsis 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, Naddafi, 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 (*Amauropsis islandica, Pseudopolynices 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 *Amauropsis islandica* с необычно высокой плотностью (27.3±6.7 экз. м2) (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 *Amauropsis 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 ячеи 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 *Amauropsis 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 χ2 | 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 парыпробы «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 |
| *Alitta virens* | + | + | + |  |
| *Arenicola marina* |  | + |  |  |
| *Capitella capitata* | + |  |  |  |
| *Eteone longa* | + | + | + | + |
| *Fabricia sabella* | + | + | + |  |
| *Gammarus sp.* | + |  | + |  |
| *Halocladius vitripennis* |  | + |  |  |
| *Harmatoe imbricata* |  |  |  | + |
| *Linneus sp.* |  |  |  | + |
| *Littorina saxatilis* | + |  |  |  |
| *Macoma balthica* | + | + | + | + |
| *Microspio sp.* | + | + | + | + |
| *Monoculoides sp.* | + |  | + | + |
| *Mya arenaria* | + | + | + |  |
| *Mytilus edulis* | + | + |  | + |
| *Nemertini indet* | + | + |  |  |
| *Paranais littoralis* |  |  | + |  |
| *Peringia ulvae* | + | + | + |  |
| *Phyllodoce groenlandica* | + | + | + |  |
| *Polydora quadrilobata* | + | + |  |  |
| *Pygospio elegans* | + | + | + |  |
| *Scoloplos armiger* | + | + | + | + |
| *Tubificoides benedeni* | + |  |  |  |
| Итого | 18 | 15 | 13 | 8 |

**Таблица 4.** Значения коэффициента Жаккара для пар типов проб

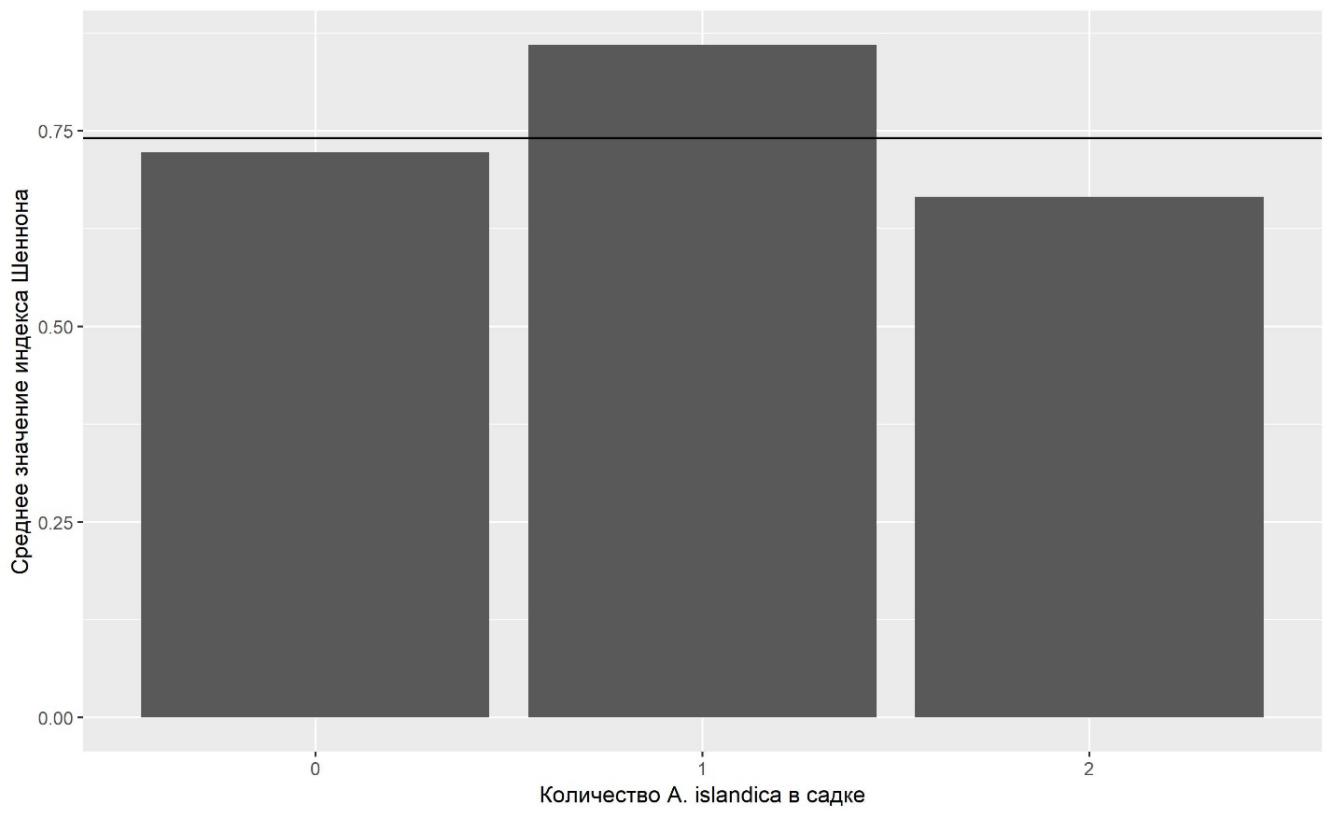
|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Время, кол-во A. islandica | до | после, 0 | после, 1 | после, 2 |
| до |  |  |  |  |
| после, 0 | 0,65 |  |  |  |
| после, 1 | 0,63 | 0,56 |  |  |
| после, 2 | 0,3 | 0,28 | 0,31 |  |

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 Amauropsis 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 Amauropsis 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. Naddafi 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](https://rstudio.com" \l "sent/_blank" \t "https://mail.google.com/mail/u/0/).  
    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 Dipteran 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.