

Кириллова Екатерина

Выбор субстрата брюхоногими моллюсками *Littorina* и *Hydrobia*

Введение

Мидии рода *Mytilus* являются одним из основных видов эдификаторов на илисто-песчаных пляжах Белого моря (Федяков, Наумов, 1993; Хайтов и др., 2007 а,б; Хайтов, Бровкина, 2014). Они оказывают на обитателей мелководий определенное воздействие, изменяя их распределение: одни виды беспозвоночных обитателей пляжей тяготеют к скоплениям мидий, другие же, напротив, избегают их (Хайтов и др., 2007 а,б; Хайтов, Бровкина, 2014).

Брюхоногие моллюски родов *Littorina* и *Hydrobia* являются организмами, которые явно тяготеют к скоплениям мидий (Хайтов и др., 2007а). В результате многочисленных наблюдений выявлено, что в различных частях Белого моря эти моллюски встречаются в мидиевых друзах и мидиевых банках чаще, чем на окружающем грунте. Данная связь была подтверждена в экспериментах, где моллюски активно заселяли искусственно созданные мидиевые друзы (Хайтов и др., 2007б; Хайтов, Бровкина, 2014).

По результатам экспериментов прошлых лет (Кириллова, 2014; Кириллова, 2015) мы предположили, что представители вида *Littorina saxatilis* могут задерживаться в скоплениях мидий по нескольким причинам. Во-первых, литторин может интересоваться едой, связанная с живыми субстратами, которые не подвергались никаким посторонним воздействиям (мидиевые друзы). Во-вторых, мидии могут задерживать литторин в друзах, прикрепляясь к ним биссусом (эффект «ловушки», впервые описанный для взаимоотношений представителей рода *Mytilus* и вида *Hydrobia ulvia* (Хайтов, Артемьева, 2004)). Так же литторин может интересоваться твердый субстрат как таковой.

Из этих предположений можно выдвинуть несколько проверяемых следствий. Если улитки привлекают пищевые объекты, происхождение которых связано с жизнедеятельностью субстрата, то можно ожидать, что чем дольше будет существовать данный субстрат, тем больше еды будет в нем накапливаться, и, следовательно, тем больше улиток мы там обнаружим, в то время как на мертвых субстратах таких изменений наблюдаться не будет. Если моллюсков привлекает твердый субстрат как таковой, то

количество их на живых и неживых субстратах должно изменяться в одинаковых направлениях или не меняться вовсе. Если же мидии задерживают литторин и гидробий с помощью биссуса, то, если предотвратить возможность прикрепления биссусом, брюхоногих моллюсков в таких скоплениях мидий станет меньше. В данной работе мы попытались с помощью экспериментов проверить эти следствия.

Материал и методика

Место постановки эксперимента

Полевой эксперимент был проведён с 12 по 21 августа 2016 года, на илисто-песчаном участке средней литорали Фукусовой губы о-ва Рязжова (Белое море, Кандалакшский залив, N = 67°0'26", E = 32°34'48") (рис. 1).

Подготовка площадок

9 кафельных плиток 20х20 см распиливали на 4 равные части (квадраты 10х10 см). К каждой из плиток были приклеены пластиковые бортики размером 1.5х10 см, сделанные из уголков (рис. 2). На 24 площадках были установлены дополнительные перегородки. Эти перегородки формировали 10 секций, идущих параллельно друг другу. Расстояние между перегородками составляло 1 см (объяснение необходимости перегородок будет приведено ниже).

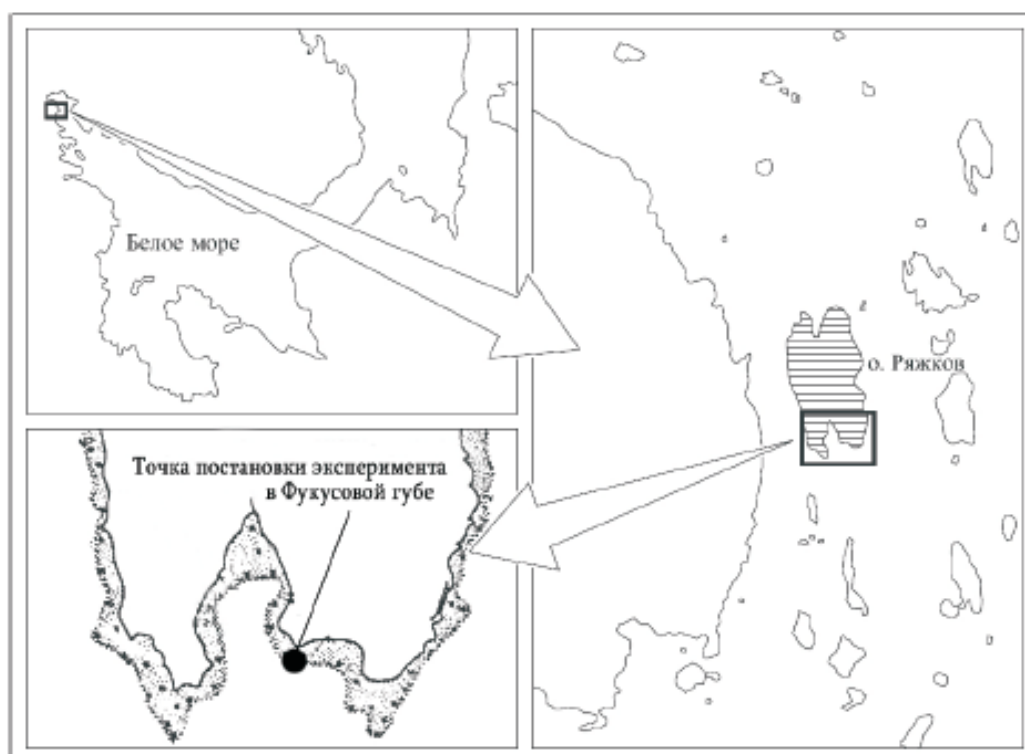


Рис. 1. Место постановки эксперимента

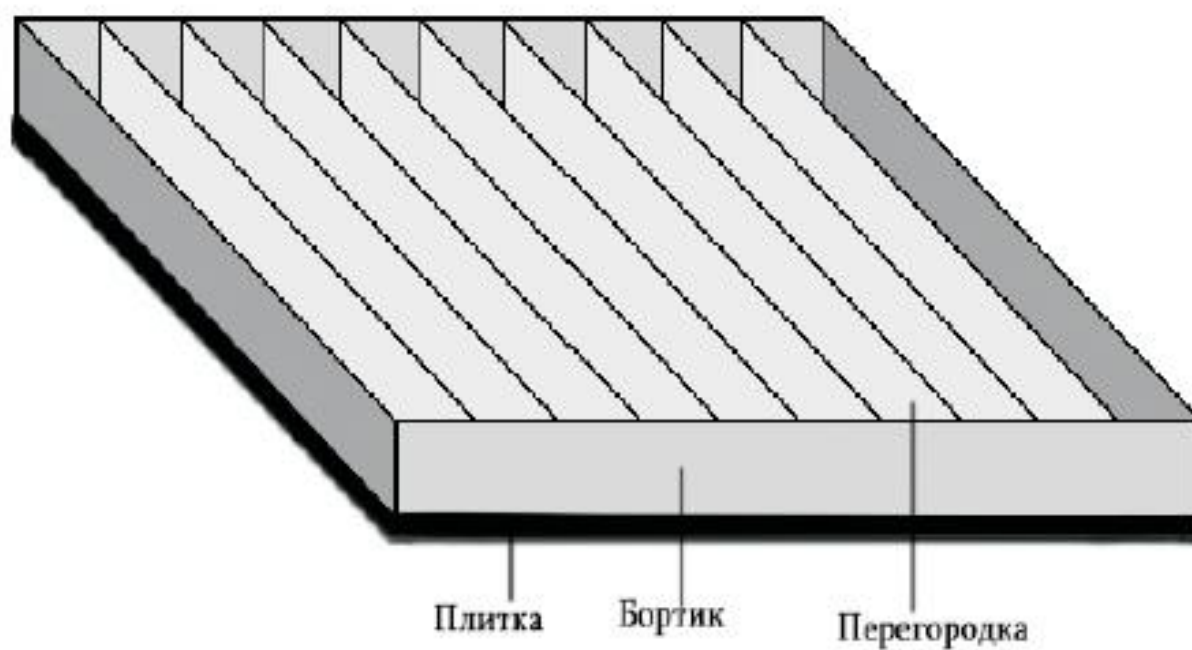


Рис. 2. Общая схема площадки

36 площадок были разделены на три группы:

1. На каждой из 12-ти площадок первого типа (площадки без параллельных секций) были высажены по 100 живых мидий размером 20-30 мм. Эти мидии были собраны на литоральной мидиевой банке, представленной на Юго-Восточном мысу острова Рязкова. Далее такие площадки будут обозначаться L (от “life”).

2. На 12 площадках с секциями высаживали по 100 мидий. Их располагали передним концом вниз, чтобы весь биссус прикреплялся к плитке и перегородкам, чтобы максимально исключить возможность прикрепления мидий к брюхоногим моллюскам. Далее площадки этого типа будут обозначаться LP (от “life with partition”).

3. Из мидий, собранных на той же мидиевой банке, были сделаны муляжи. Для этого мидии подвергались термической обработке, очищались от мягких тканей. Створки высушивались и соединялись между собой с помощью циан-акрилатного клея. Пространство между створками заполнялось гравием – для утяжеления. Муляжи устанавливали на 12-ти оставшихся площадках с секциями, разделенными перегородками, располагая передним концом вниз. На каждой площадке располагали по 100 муляжей. Далее площадки этого типа будут обозначаться D (от “dead”).

Закладка площадок

На время проведения эксперимента было установлено 36 площадок. Площадки выстраивали в литоральной луже параллельно урезу воды так, чтобы вода покрывала их одинаково (рис. 3). Площадки чередовались: тип D, тип LP, тип L. Расстояние между площадками составляло примерно 50 см.

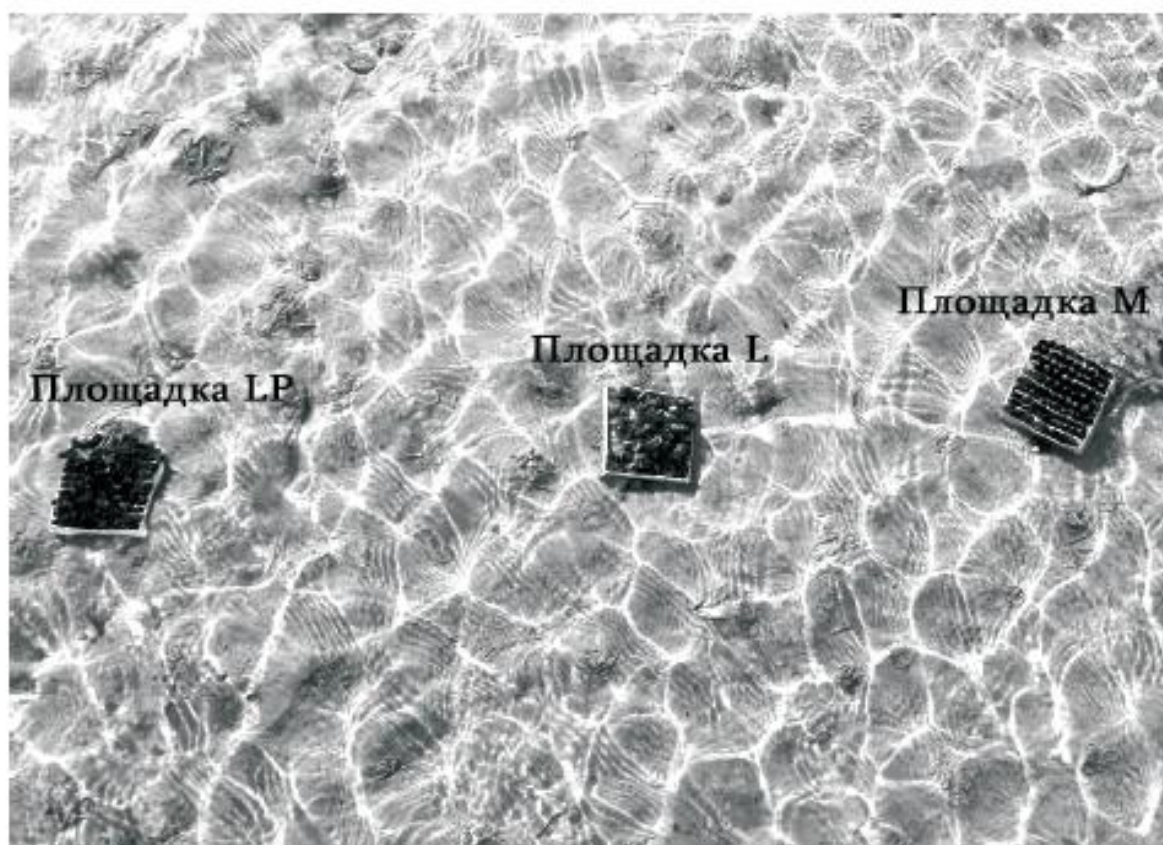


Рис. 3. Расположение площадок на литорали

Проведение эксперимента

После начала эксперимента, спустя 1, 3, 6 и 9 дней, снималось по три площадки каждого типа. После снятия площадок подсчитывалось количество представителей *Littorina* и *Hydrobia* на каждой площадке. На площадках с живыми мидиями проводили разделение на прикрепленных биссусом и неприкрепленных («прикрепленными» считали моллюсков, на раковине которых были обнаружены следы прикрепления биссуса). На площадках типа М прикрепленных моллюсков не было обнаружено. Фиксировались дата поимки моллюсков, тип площадки, на котором они были обнаружены, наличие/отсутствие биссуса на раковинах, общее количество моллюсков разных родов.

Математическая обработка

Все обсчеты выполнены с помощью языка R (R CoreTeam, 2014).

• Раздел 1. Анализ обилия литторин

Для анализа связи количества литторин со временем экспозиции, типом площадки и интенсивностью прикрепления биссуса был проведен регрессионный анализ. В этом анализе зависимой переменной использовался логарифм от общего количества литторин, обнаруженных на определенной площадке. Логарифмирование применялось для снижения варьирования в области высоких значений. В качестве предикторов в этой модели использовались продолжительность экспозиции (непрерывная величина), тип площадки (дискретная величина) и логарифм от числа прикрепленных биссусом гидробий (мы рассматривали эту величину как приблизительную оценку интенсивности прикрепления биссуса на конкретной площадке). Кроме того, в модель были включены взаимодействия между предикторами.

Также регрессионный анализ был проведен для анализа связи количества литторин, несущих следы прикрепления биссуса, со временем экспозиции и интенсивностью прикрепления биссуса. Зависимой переменной в этом анализе являлся логарифм от количества литторин, несущих следы прикрепления биссуса. В качестве предикторов использовались продолжительность экспозиции (непрерывная величина) и логарифм от числа прикрепленных биссусом гидробий (приблизительная оценка интенсивности прикрепления биссуса). Также в модель было включено взаимодействие между предикторами.

После расчета полных моделей проводилось пошаговое их упрощение для получения оптимальных моделей, лишенных избыточных предикторов. Для этого из полных моделей последовательно устраняли предикторы (или их взаимодействия), удаление которых не

приводило к достоверному отличию полных моделей от редуцированных (для сравнения моделей использовался F-критерий Фишера). Выбор оптимальных моделей проводился с помощью функции “drop1” из пакета “stats” (R CoreTeam, 2014).

- *Раздел 2. Анализ количества гидробий*

Для анализа связи количества гидробий со временем экспозиции и типом площадки также был проведен регрессионный анализ. В данном анализе зависимой переменной являлся логарифм от общего количества гидробий, обнаруженных на определенной площадке. В качестве предикторов использовались продолжительность экспозиции (непрерывная величина) и тип площадки (дискретная величина). Кроме того, в модель были включены взаимодействия между предикторами.

Выбор оптимальной модели проводился с помощью функции “drop1” из пакета “stats” (R CoreTeam, 2014).

Результаты

Раздел 1. Результаты для литторин

В результате пошагового упрощения полной модели для литторин мы получили оптимальную модель, которая следующий вид:

$$\log(N) = b_0 + b_1 * \log(HB),$$

где “log(N)” – логарифм от численности литторин, “log(HB)” – логарифм от численности прикрепленных гидробий, b_0 и b_1 – параметры модели.

Результаты оценки параметров модели приведены в табл. 1, а результат дисперсионного анализа данной модели приведен в табл. 2. Мы видим, что обилие литторин статистически достоверно связано только с обилием гидробий, несущих следы прикрепления биссуса.

На рис. 4 мы видим, что чем больше гидробий, несущих следы прикрепления биссуса, находится на площадке, тем меньше литторин оказывается на этой же площадке.

В результате пошагового упрощения полной модели для литторин мы получили оптимальную модель, которая следующий вид:

$$\log(LB) = b_0 + b_1 * Time + b_2 * \log(HB) + b_3 * Time : \log(HB),$$

где “log(LB)” – логарифм от численности литторин, несущих следы прикрепления биссуса, “log(HB)” – логарифм от численности прикрепленных гидробий (интенсивность прикрепления биссуса), “Time” – время экспозиции, “Time : log(HB)” – взаимодействие факторов «время экспозиции» и «интенсивность прикрепления биссуса», b_0 , b_1 , b_2 , b_3 – параметры модели.

Результаты оценки параметров модели для количества литторин, несущих следы прикрепления биссуса, приведены в табл. 3, а результат дисперсионного анализа данной модели приведен в табл. 4. При пошаговом упрощении полной модели были удалены все предикторы. В дисперсионном анализе не было обнаружено достоверной зависимости количества прикрепленных литторин от количества гидробий, несущих следы прикрепления биссуса, времени экспозиции и взаимодействия этих факторов.

Табл. 1. Оценка параметров модели для литторин

	Оценка влияния фактора	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Свободный член	1.63839	0.14302	11.46	3.22e-13 ***
Обилие прикрепленных гидробий (НВ)	-0.23938	0.07277	-3.29	0.00234 **

Табл. 2. Результаты дисперсионного анализа для численности литторин по фактору «Интенсивность прикрепления»

Фактор	Число степеней свободы	Сумма квадратов отклонения	Средняя сумма квадратов отклонения	F-критерий	Уровень значимости
Интенсивность прикрепления биссуса (НВ)	1	2.9908	2.99083	10.822	0.00234 **
Остаток	34	9.3967	0.27637		

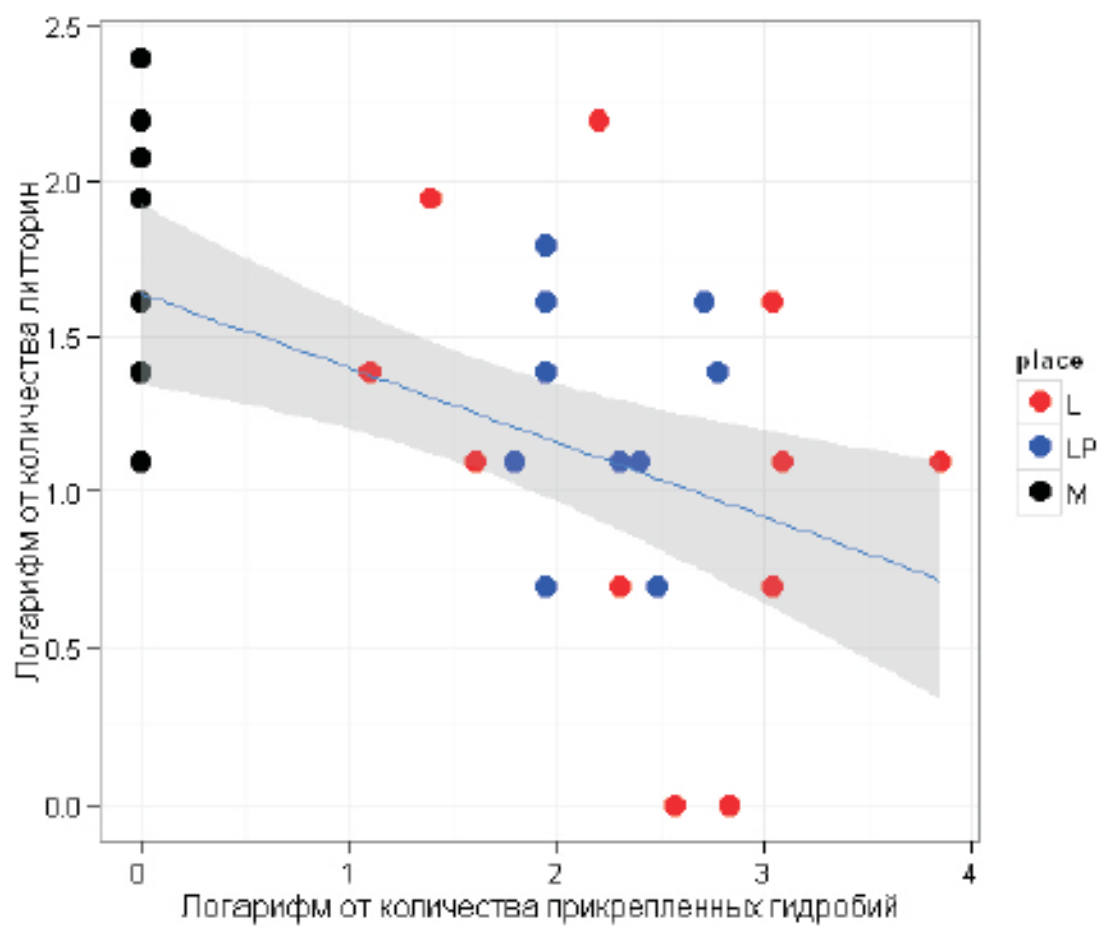


Рис. 4. График зависимости обилия литторин от логарифма от количества прикрепленных гидробий

Табл. 3. Оценка параметров модели для литторин, несущих следы прикрепления биссуса

	Оценка влияния фактора	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Свободный член	0.05014	0.08947	0.560	0.579
Обилие прикрепленных гидробий (НВ)	0.06899	0.04552	1.516	0.139

Табл. 4. Результаты дисперсионного анализа для численности литторин, несущих следы прикрепления биссуса, по фактору «Интенсивность прикрепления биссуса»

Фактор	Число степеней свободы	Сумма квадратов отклонения	Средняя сумма квадратов отклонения	F-критерий	Уровень значимости
Интенсивность прикрепления биссуса (НВ)	1	0.2484	0.248388	2.3005	0.1392
Время экспозиции	1	0.2181	0.218116	2.0201	0.1649
Взаимодействие факторов	1	0.0037	0.003735	0.0346	0.8536
Остаток	32	3.4551	0.107972		

- *Раздел 2. Результаты для гидробий*

Оптимальная и полная модели для гидробий совпадают и выглядят так:

$$\log(H) = b_0 + b_1 * \text{Time} + b_2 * \text{Type} + b_3 * \text{Time} : \text{Type},$$

где $\log(H)$ – логарифм от количества гидробий, “Time” – время экспозиции, “Type” – тип площадки, “Time : Type” – взаимодействие факторов «время экспозиции» и «тип площадки», b_0, b_1, b_2, b_3 – параметры модели.

Результаты оценки параметров модели приведены в таблице 5. В таблице 6 приведены результаты дисперсионного анализа. Мы видим, что обилие гидробий статистически достоверно зависит от времени экспозиции, типа площадки, а также от взаимодействия этих факторов. Взаимодействие факторов Time и Type означает, что на разных типах площадок изменение зависимой переменной в течение времени наблюдения

происходило по-разному. На рис. 5 мы видим, что на площадке с муляжами количество гидробий на протяжении всего эксперимента не изменяется, на площадках с живыми мидиями – растет.

Табл. 5. Оценка параметров модели для гидробий

Фактор	Оценка влияния фактора	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Свободный член	3.50361	0.32450	10.797	7.45e-12 ***
Время экспозиции	0.25717	0.05759	4.466	0.000105 ***
Тип площадки LP	0.91495	0.45891	1.994	0.055341 .
Тип площадки M	0.48919	0.45891	1.066	0.294940
Взаимодействие времени экспозиции и типа площадки LP	-0.09912	0.08144	-1.217	0.233076
Взаимодействие времени экспозиции и типа площадки M	-0.25272	0.08144	-3.103	0.004153 **

Табл. 6. Результаты дисперсионного анализа для численности гидробий по факторам «Время экспозиции» и «Тип площадки»

Фактор	Число степеней свободы	Сумма квадратов отклонения	Средняя сумма квадратов отклонения	F-критерий	Уровень значимости
Время экспозиции	1	6.4729	6.4729	17.7027	0.0002153 ***
Тип площадки	2	8.1517	4.0758	11.1469	0.0002399 ***
Взаимодействие факторов	2	3.5752	1.7876	4.8888	0.0145290 *
Остаток	30	10.9694	0.3656		

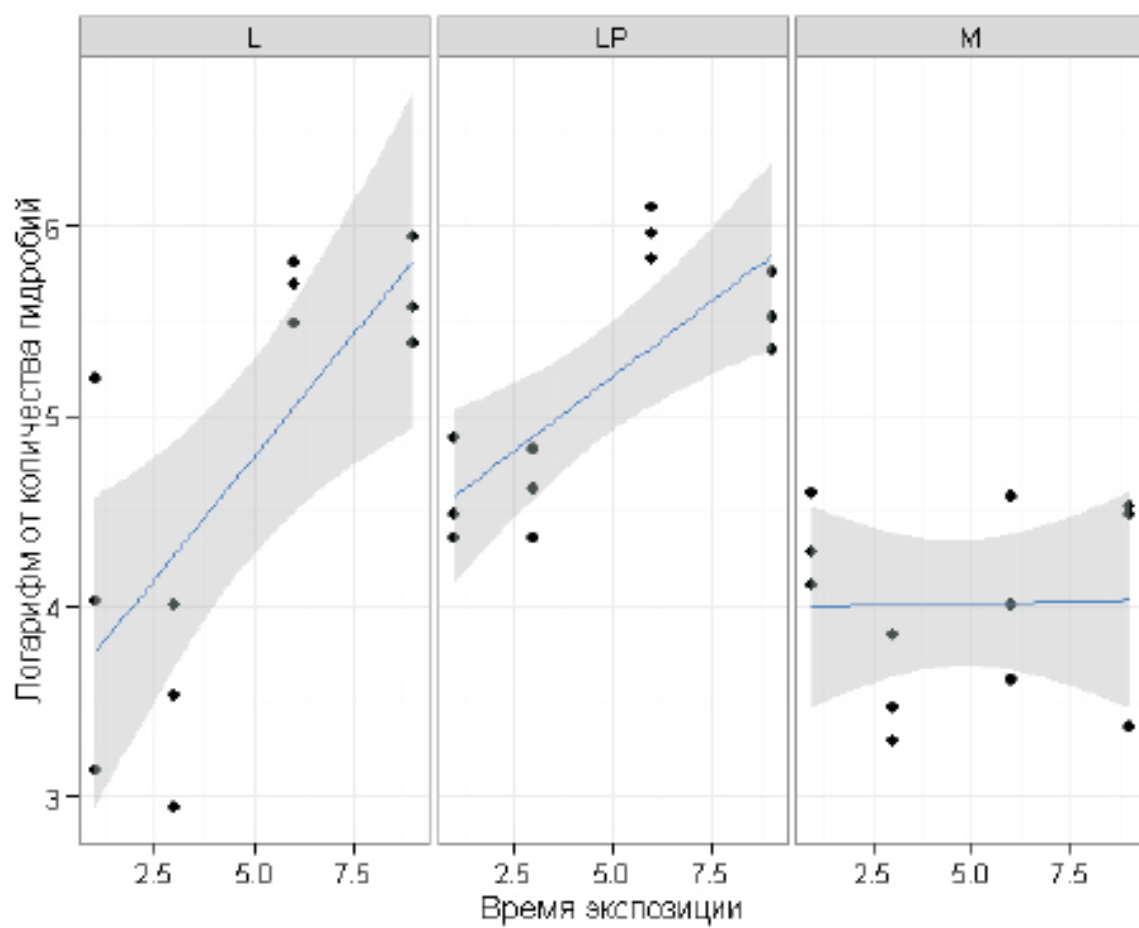


Рис. 5. Зависимость обилия гидробионтов от времени экспозиции и типа площадки

Обсуждение

Мы можем выделить три основных фактора, из-за которых брюхоногие моллюски задерживаются в друзах.

- 1) Моллюсков привлекает твердый субстрат как таковой;
- 2) Моллюсков привлекает пища, происхождение которой связано с жизнедеятельностью субстрата;
- 3) Моллюсков задерживают в друзах мидии, прикрепляясь к раковинам с помощью биссуса (эффект “ловушки”).

Если верна первая гипотеза, то мы ожидаем увидеть следующее изменение количества улиток в зависимости от типа субстрата: обилие моллюсков на разных площадках примерно одинаковое и на протяжении всего эксперимента не изменяется или изменяется сонаправленно.

Если верна вторая гипотеза, то на протяжении всего эксперимента количество моллюсков на площадках с живыми мидиями постоянно росло бы, а на площадках с муляжами изменений не наблюдалось бы или темпы изменения численности были бы разными на разных типах субстратов.

Если верна третья гипотеза, то ожидается следующее изменение численности моллюсков в зависимости от интенсивности прикрепления биссуса: чем интенсивнее прикрепляются мидии с помощью биссуса, тем больше улиток будет в друзе.

Если бы для литторин была верна третья гипотеза, то количество моллюсков в друзе росло на протяжении всего эксперимента, а этого мы не наблюдаем. Полученная нами финальная модель показывает, что обилие литторин не зависит ни от типа площадки, ни от продолжительности экспозиции. Вместе с тем, если рассматривать количество прикрепленных гидробий, как отражение интенсивности прикрепления биссуса (степень выраженности эффекта ловушки), то становится заметным (рис. 4), что чем больше выражен эффект ловушки, тем меньше литторин находится в друзе. Таким образом, литторины демонстрируют характер распределения, который полностью противоречит всем выдвинутым предположениям. Это заставляет нас принять еще одно возможное объяснение: литторины избегают мест, где к ним могут прикрепиться мидии.

Почему же тогда литторин так много в естественных скоплениях мидий? Скорее всего, литторин интересует твердый субстрат как таковой, и мидии являются таким субстратом. Но они выпускают биссус, прикрепляясь к поверхностям, в том числе и к улиткам, лишая их возможности свободно передвигаться, то есть ведут себя агрессивно по

отношению к брюхоногим моллюскам. Литторины, почуяв опасность, стараются уйти от скоплений, но не могут быстро найти «выход» из мидиевой друзы.

Для гидробий первая гипотеза не верна, так как в модели присутствуют как сами факторы «Время экспозиции» и «Тип площадки», так и взаимодействие этих факторов.

Третья гипотеза также неверна: доля прикрепленных гидробий на площадках с разделением на секции в среднем равна приблизительно 4%, а на площадках без перегородок – приблизительно 8%. Интенсивность прикрепления биссуса настолько мала, что не оказывает значительного влияния на обилие гидробий в друзе.

Для гидробий, скорее всего, верна вторая гипотеза (рис. 5). На площадках с живыми мидиями обилие гидробий растет, а на площадках с муляжами количество литторин на протяжении всего эксперимента почти не изменяется. То есть, можно предположить, что гидробий ползут в поисках пищи в мидиевые друзы, и лишь к незначительной части попавших в скопления мидий улиток прикрепляются с помощью биссуса, лишая их возможности передвигаться, а, следовательно, и возможности уйти за пределы друзы.

Выводы

- 1) Литторин привлекают твердые субстраты как таковые, однако они стараются уйти с субстратов, которые агрессивно ведут себя (мидии, выпускающие биссус).
- 2) Гидробий привлекает пища, происхождение которой, скорее всего, связано с жизнедеятельностью субстратов.
- 3) Эффект “ловушки” не может приводить к повышению обилия живых брюхоногих моллюсков в скоплениях мидий.

Благодарности

Я хотела бы поблагодарить участников 52-й Беломорской экспедиции за помощь в подготовке и постановке полевого эксперимента, сотрудников Кандалакшского Государственного Природного заповедника за предоставление возможности сбора материала для написания данной исследовательской работы и моего научного руководителя Вадима Михайловича Хайтова, без участия которого не был бы поставлен эксперимент и написана данная работа.

Список литературы

Наумов А. Д., Федяков В. В. (1993). Вечно живое Белое море. Санкт-Петербург. Издательство Санкт-Петербургского городского дворца творчества юных.

Хайтов В. М., Артемьева А. В., Горных А. Е., Жижина О. Г., Яковис Е. Л. (2007). Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей. Ч. I. Состав сообщества, связанного с друзьями, на Беломорской литорали // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Вып. 4.

Хайтов В. М., Артемьева А. В., Горных А. Е., Жижина О. Г., Яковис Е. Л. (2007). Роль мидиевых друз в структурировании сообществ илисто-песчаных пляжей. Ч. II. Формирование сообщества в эксперименте // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Вып. 4.

Хайтов В. М., Бровкина Ю. Б. (2014). Механизмы заселения друз *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 (Bivalvia: Mytilidae) обитателями Беломорского песчаного пляжа // Биология моря. Том 40, № 4, с. 302 – 308.

Кириллова Е. А. (2014). Выбор субстрата брюхоногими моллюсками *Littorina saxatilis* в процессе перемещения по илисто-песчаному беломорскому пляжу. Работа депонирована в лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)

Кириллова Е. А. (2015). Выбор субстрата брюхоногими моллюсками *Littorina saxatilis*. Работа депонирована в лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии)

Хайтов В. М., Артемьева А. В. (2004). О взаимоотношениях двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и гастропод *Hydrobia ulvae* на литорали Долгой губы о-ва Большого Соловецкого // Вестн. СПбГУ. Сер. 3, вып. 4.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL (<http://www.R-project.org/>.)