# Эколого-биологический центр “Крестовский остров”

# Лаборатория Экологии Морского Бентоса

# (гидробиологии)



# А. Бритиков

# Разделение каких экологических ниш *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) и *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) мы наблюдаем на литорали Белого моря?

# Санкт-Петербург

# 2024

###### В работе анализировались разделение экологических ниш *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* на литорали Белого моря. Были поставлены следующие вопросы: 1. Каково вертикальное распределение двух видов моллюсков на каменистой литорали о. Ряжков. 2. Как меняется интенсивность питания двух видов в разных условиях. Было показано, что *Littorina saxatilis* распространены в основном на верхнем уровне литорали, а интенсивность питания не меняется от типа субстрата, а *Littorina obtusata* в основном обитает на нижних уровнях литорали и на фукоидах питается активнее, чем на камнях.

# Введение

Экологическая ниша - это многомерное пространство, формируемое условиями и ресурсами, которые обеспечивают существование видов. Весь многомерный объем, которы определяет условия окружающей среды, при которых вид может выживать и размножаться называется *фундаментальной*, или физиологической нишей. Многомерный объем который данный вид занимает в действительности, измененный в результате взаимодействия с другими видами, называется *реализованной* нишей Hutchinson (1957). Понимание как похожие между собой виды разделяют свои экологические ниши, имеет решающее значение для понимания эволюционных процессов, приспособляемости видов к разнообразным условиям среды и механизмов, определяющих биоразнообразие. Это позволяет разрабатывать стратегии сохранения и прогнозировать реакцию на изменения окружающей среды в экосистемах (Cooper 2024).

Параметры реализованной ниши зависят от степени выраженности конкурентных отношений между сосуществующими видами (Costa-Pereira et al. 2019). Особенно сильно конкурентные отношения выражены при взаимодействии двух видов с очень похожими фундаментальными нишами (Guo 2012; Maltseva et al. 2021; Hilgers et al. 2022).

На литорали Белого моря сосуществуют несколько близких видов семейства *Littorinidae* (Ahyong et al. 2025). При этом самыми массовыми формами оказываются *L.saxatilis* (далее *Ls*) и *L.obtusata* (далее *Lo*). Являясь одними из наиболее распространенных моллюсков литорали, эти два вида являются промежуточными хозяевами для десяти видов паразитов (Granovitch, Sergievsky, and Sokolova 2000). Так как эти два вида моллюска являются близкими, то они вынуждены разделять свою фундаментальную нишу. Они разделяют ее пространственно. *Lo* живет на более низких уровнях литорали, а *Ls* - на более высоких (А. Д. Наумов and Оленев 1981).

Знание закономерностей, лежащих в основе пространственной сегрегации экологических ниш *Ls* и *Lo* очень важно, поскольку они показывают, как экологическая диверсификация смягчает межвидовую конкуренцию, способствует эффективной эксплуатации ресурсов (Maltseva et al. 2021).

Целью данной работы было оценить механизмы, лежащие в основе расхождения ниш *Ls* и *Lo*. В рамках поставленной цели мы попытались решить следующие задачи. 1. Описать вертикальное распределение двух видов на каменистой литорали о. Ряжков. 2. Оценить интенсивность питания двух видов в разных условиях.

# Материалы и методика

## Место сбора

Работа проводилась на территории Кандалакшского заповедника на острове Ряжков. Непосредственный сбор материалов происходил на илисто-песчаной литорали Южной губы (координаты точки сбора 667°00’27.2”N 32°34’34.4”E) и на литорали Фукусовой губы около скальных выходов (координаты точки сбора 67°00’27.6”N 32°35’07.5”E) (рис. +++).



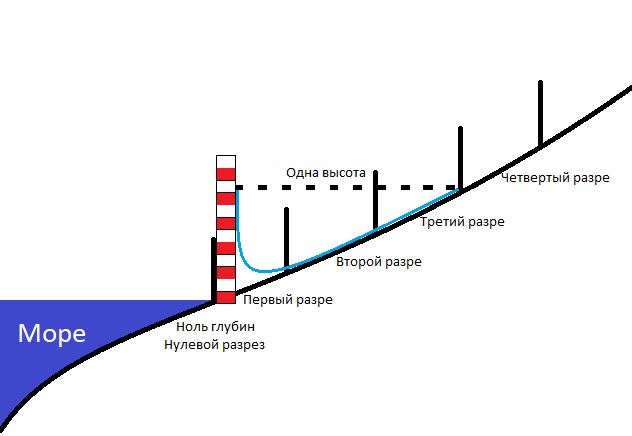
Рисунок +++, Место сбора материалла для исследования

## Анализ вертикального распределения видов

В этом эксперименте подсчитывали число число моллюсков на разных уровнях литорали. Это нужно, чтобы оценить соотношение *Lo* и *Ls* на разных уровнях литорали.

По малой воде мы заложили две трансекты - колышки расположенные в одну линию через определенное расстояние. Одну - на литорали Южной губы, трансекта 1, другую на литорали Фукусовой губы у скальных выступов, трансекта 2 (рис. +++). Первая трансекта была поделена на двенадцать уровней. Первый уровень был отмечен колышком, находящимся на высоте 145,9 см над нулем глубин. Все последующие колышки находились на расстоянии 5 метров друг от друга. Вторая трансекта была поделена на девять уровней. Первый колышек второй трансекты находился на высоте 72,3 см над нулем глубин. Промежуток между колышками составлял 10 метров, кроме трех последних, расстояние между которыми было 5 метров.

Для оценки высоты уровней трансект над нулем глубин был использован водяной уровень, работающий на принципе сообщающихся сосудов. Стометровая, силиконовая, прозрачная трубка привязывалась к размеченной рейке высотой около 1.5 метров. Через воронку, закрепленную на конце, мы наливали в трубку воду. Второй конец трубки мы подносили к уровню трансекты и ждали, пока из этого конца переставала течь вода. После этого мы измеряли высоту на которой находилась вода на нижнем уровне трансекты (рис. +++).

 На каждом уровне трансекты 1 было взято по три пробы, а на каждом уровне трансекты 2 - по пять проб. Пробы были взяты с помощью рамки 1/40 м2. Из каждой рамки мы выбирали всех улиток. Виды улиток мы различали по форме раковин и характеру исчерченности периостракума. Моллюсков после определения подсчитывали.

## Оценка количества фекалий, выделяемых в естественных условиях

Чтобы проверить возможную причину разделения, связанную с разницей пищевых объектов мы собирали представителей двух видов моллюсков с различных субстратов: с фукоидов и с камней. Несмотря на интенсивные поиски, мы не смогли найти на камнях вне пояса фукоидов ни одной особи *Lo*, имеющих размеры близкие к размерам *Ls*, использованных в этом эксперименте. Хотя *Ls* были собраны как с камней, так и с фукоидов.

Таких моллюсков мы транспортировали в лабораторию, где мы их определяли до вида и помещали по одному в ячейку сорока-пяти луночного планшета с морской водой без взвеси. После мы закрывали планшеты, привязывали к ним утяжелитель и оставляли на литорали на одни сутки. У собранных нами после этого моллюсков мы измеряли размер устья, а также количество выделившихся фекалий (пеллет) (рис.+++).

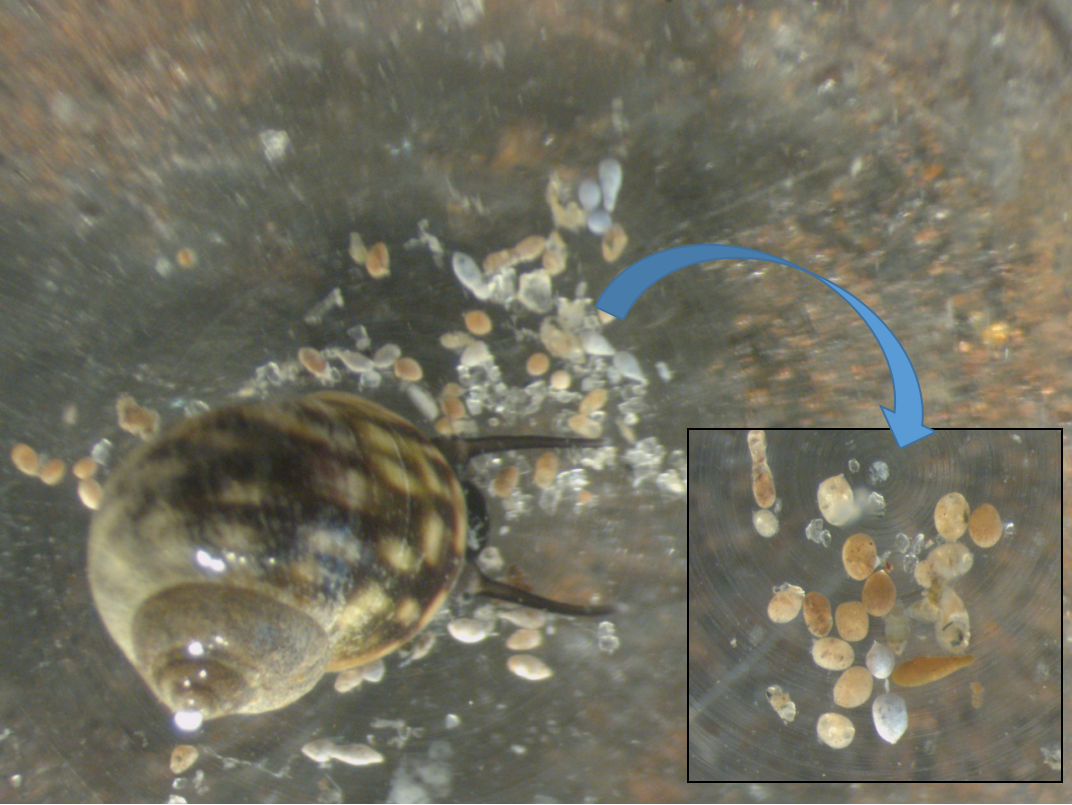


Рисунок +++, Внешний вид пеллет *Littorina saxatilis*

## Экспериментальное изучение влияния типа субстрата на выделение пелет

Данный эксперимент был организован для того, чтобы о проверить, влияет ли тип субстрата, на котором происходит питание улиток разных видов на активность выделения пеллет. Улитки *Lo* были собраны с фукоидов, а *Ls* - с поверхности камней. Отобранных моллюсков мы помещали в контейнеры с водой накрытые сеткой на 24 часа. По прошлым исследованиям, мы знаем, что улитки рода *Littorina* отчищают свой кищечник за одни сутки (**бритиковэколого?**). Так мы получали улиток с пустыми кищечниками. Далее этих животных мы помещали в садки содержащие либо камни, либо фукоиды. Камни мы собрали с литорали (отбирали только те камни, на которых в естественных условиях были отмечены улитки).

Фукоиды двух видов *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* были собраны в тех же местах, где были собраны улитки. Водоросли были очищены от эпибионтов и прочих организмов. Талломы водорослей (без разделения на виды) были помещены в садки, куда затем добавляли по 7-8 голодных особей каждого вида. Далее садки были закрыты делью с размером ячеи 4 мм и к ним были привязанны грузы. Всяконструкция располагалась на литорали на одни сутки. Всего было проведено 3 повторности в каждой из которых было установлено 3 садка с камнями и 3 садка с фукоидами. Спустя 24 часа мы извлекали садки, из кторых вынимали моллюсков. Каждая особь далее была помещена индивидуально в ячейки сорока-пяти луночного планшета. Планшеты мы помещали в приливно отливную зону на сутки. После периода экспозиции в каждой ячейке мы подсчитывали число выделившихся фекалий.

## Статистическая обработка

Все расчеты проводились с использованием функций языка статистического программирования R 4.4.2 (R Core Team 2023). В качестве порогового значения отвержения нулевой гипотезы использовался уровень значимости α=0,05.

В качестве зависимой переменной при анализ вертикального распределения видов мы использовали логарифм численности моллюсков в данной пробе. В качестве предиктора использовалось значение высоты над нулем глубин. Поскольку, визуально, вертикальное распределение видов носило нелинейный характер для построения модели была выбрана техника аддитивных обобщенных моделей (GAM). Подбор параметров модели осуществляли с помощью пакета mgcv (Wood (2017)).

Для описания выделения пеллет моллюсками, собранными в естественных условиях мы проанализировали бокс-плоты, отражающие связь количества выделенных пеллет с типом субстрата, с которого были собраны моллюски. Мы не проводили в данном случае строгих статистически сравнений, так как нам не удалось найти ни одной особи *Lo* на камнях в естественных биотопах.

В качестве зависимой переменной в статистическом анализе экспериментального изучение влияния типа субстрата на выделение пеллет мы использовали количество пеллет. В качестве предикторов мы использовали тип субстрата и вид моллюска. Поскольку эксперимент повторялся многократно, в качестве случайного фактора был взят номер повторности. После построения модели мы проводили попарное сравнение средних с помощью критерия Тьюки.

# Результаты

## Анализ вертикального распределения видов

Модель, описывающая вертикальное распределение видов по литорали (Табл. ++), выявила статистически значимую зависимость обилия обоих видов от высоты горизонта.

Таблица 1. Параметры модели, описывающей вертикальное распределине видов улиток

| Член модели | edf | F-критерий | p-value |
| --- | --- | --- | --- |
| s(Real\_H):SpeciesL.saxatilis | 4.73 | 11.8 | 0e+00 |
| s(Real\_H):SpeciesL.obtusata | 5.90 | 4.7 | 2e-04 |

Рисунок +++ показывает изменение количества моллюсков двух видов в зависимости от высоты над нулем глубин, предсказанное описанной выше моделью. Видно, что обилие этого вида в пределах пояса фукоидов было невелико. Вне пояса фукоидов их обилие резко возрастает и с повышением высоты оно незначительно увеличивается. На правом графике графике представлена логарифма значение от количества *Lo* в зависимости от высоты над уровнем моря. Обилие *Lo* было максимальным в пределах пояса фукоидов достигая своего максимума приблизительно на высоте 125 см над уровнем моря. После пояса фукоидов их обилие резко падает, после чего, с увеличением высоты, незначительно увеличивается.

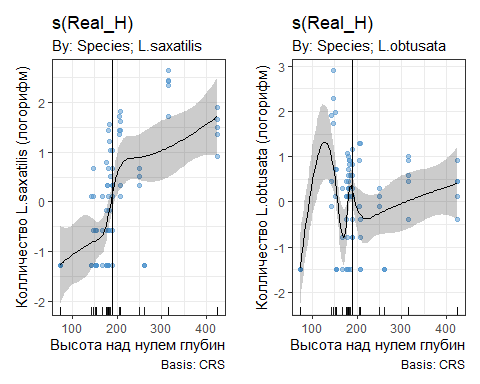


Рисунок ++, Распределение двух видов литторин по литорали. Вертикальной линией на графиках обазначено приблизительное место окончания пояса фукоидов. Серая зона вокруг линии регрессии отражает 95% доверительный интервал.

## Оценка количества фекалий, выделяемых в естественных условиях

Чтобы оценить интенсивность выделения фекалий в естественных условиях мы брали *Ls* и *Lo* из условий являвшихся для данного вида естественными. На фукоидах мы собирали *Lo*, а на камнях - *Ls*. В среднем *Lo* в сутки выделяли 31 пеллет, а *Ls* за сутки выделяли 11.8 пеллет.

## Экспериментальное изучение влияния типа субстрата на выделение пелет

Для представления первичных данных проведенного эксперимента мы построили бокс-плоты, отражающие связь количества пеллет с видом моллюска и субстратом, на котором он питался. *Lo*, которые питались на фукоидах, выделяли заметно больше пеллет, чем *Lo* питавшиеся на камнях. *Ls*, которые кормились на фукоидах, в среднем, выделяли меньше пеллет, чем *Ls*, которые кормились на камнях.

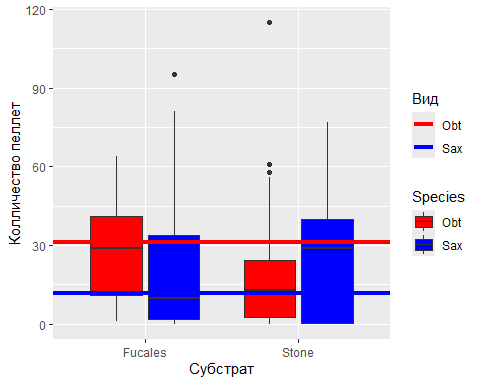


Рисунок ++, Зависимость колличества пеллет у двух видов моллюсков от типа субстрата в экспериментальных условиях (первичные данные).

Для более строгого сравнения мы построили модель, описывающую связь количества выделенных пеллет с типом субстрата, на котором кормились улитки и видом моллюска (Табл. ++). Эта модель выявила статистически значимое влияние предикторов и их взаимодействия.

Таблица 2. Параметры модели, описывающей влияния типа субстрата на интенсивность выделение пелет

| Тип эффекта | случайны фактор | Член модели | Оценка парамтера | Стандартная ошибка | Число степеней свободы | t-статистика | p-value |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| fixed |  | (Intercept) | 3.0242547 | 0.3685177 | 211 | 8.206539 | 0.0000000 |
| fixed |  | SpeciesSax | -0.7887271 | 0.2008290 | 211 | -3.927356 | 0.0001163 |
| fixed |  | SubstrateStone | -0.8773645 | 0.2543986 | 211 | -3.448778 | 0.0006798 |
| fixed |  | SpeciesSax:SubstrateStone | 0.7533914 | 0.3543587 | 211 | 2.126070 | 0.0346595 |
| ran\_pars | Experiment | sd\_(Intercept) | 0.5906440 |  |  |  |  |
| ran\_pars | Residual | sd\_Observation | 1.2137753 |  |  |  |  |

Согласно предсказаниям построенной модели (Рис. +++), статистически значимо отличается от всех остальных средних среднее количество пеллет, выделенных Lo, которые питались на фукоидах.

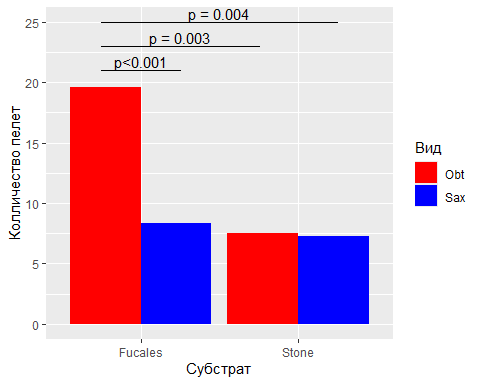


Рисунок ++, Зависимость колличества пеллет у двух видов моллюсков от типа субстрата в экспериментальных условиях (обрабтанные данные).

# Обсуждение

Полученные нами результаты показывают, что количество *Lo* достигает своего пика в пределах пояса фукоидов. Выше него обилие этого вида резко снижается. Обилие *Ls* в пределах пояса фукоидов невелико, но оно резко увеличивается, если двигаться вверх по литорали. Эти данные хорошо соотносятся с данными, приведенными в литературе (А. Д. Наумов and Оленев 1981), где описана аналогичная вертикальная сегрегация. Расхождение видов вдоль градиента высоты можно объяснить двумя способами. Во-первых, это разделение может отражать различия в фундаментальных нишах двух видов. Если это так, то должны существовать какие-то физиологические особенности, которые не позволяют *Lo* подниматься выше пояса фукоидов, а *Ls*, наоборот спускаться вниз по литорали. Во-вторых, этот паттерн может отражать расхождение реализованных ниш. Согласно этой модели между двумя видами должна наблюдаться конкуренция, которую выигрывает один из видов, более приспособленный к верхней (*Ls*) или нижней (*Lo*) части литорали.

Для выбора между указанными вариантами необходимо оценить проявление каких-либо физиологических параметров. Одним из возможных показателей может являться интенсивность питания, которую мы можем оценить по количеству выделяемых пеллет фекалий.

Если рассматривать первую модель, то *Lo* питавшиеся на камнях выделяли значимо меньше фекалий, чем представители того же вида питавшиеся на камнях. Считается, что *Lo* - это растительноядные формы (А. Наумов and Федяков 1993), что также соотносится с корреляцией численности этого вида с обилием макрофитов (Sergievsky, Granovitch, and Sokolova 1997). *Ls* же питается в основном соскабливая пищу с камней(А. Наумов and Федяков 1993). Именно это может заставлять держаться *Lo* в пределах пояса фукоидов, а *Ls* - выше. Подобная пищевая специализация может быть как результатом особенностей метаболизма вида (Maltseva et al. 2021), так и различия в строении ротовых аппаратов - радул(Watson and Norton 1987; Rolán-Alvarez, Rolán, and Johannesson 1996).

В подтверждение второй модели

В подтверждение второй модели *Ls* в естественных условиях на камнях выделяли меньше пеллет, чем представители того же вида на камнях но уже в экспериментальных условиях. В то же время *Ls* в эксперименте в садках с фукоидами выделяли столько же пеллет сколько и особи в естественных условиях с камней. Это может говорить о высокой внутривидовой конкуренции.

Если рассматривать вторую модель, то *Ls* и *Lo*, должны име имеют различное строение радул (Rolán-Alvarez, Rolán, and Johannesson 1996; Watson and Norton 1987). Радула *Lo* покрыта зубами, имеющими много небольших выростов. Такая форма зубов помогает им в поедание макрофитов (Hilgers et al. 2022), однако может не ограничивать рацион только ими. *Ls* имеют зуб с одним большим и двумя маленькими выростами (Rolán-Alvarez, Rolán, and Johannesson 1996).

Другим объяснением подобного разделения экологических ниш может быть различия в метаболизме. Так в работе Роберт Макмахон предположил существование двух стратегий у приливно-отливных брюхоногих моллюсков. Обитатели низкой и средней литорали стараются сохранять метаболическую активности, даже на воздухе во время отлива, в то время как обитатели высокой литорали замедляют метаболические процессы и закрывают раковины крышечками (McMahon 1990). *Lo* в основном придерживаются первой стратегии из-за чего не могут выжить во время отлива на более высоких уровнях литорали, а *Ls* придерживаются второй стратегии от чего могут встречаться на большем количестве литоральных уровней.

Иным объяснением такого распределения может быть то, что мы попали в определенную фазу цикла. Так в работе Sergievsky, Granovitch, and Sokolova (1997), анализировавшей в том числе динамику численности этих двух видов во времени, было показано наличие наличие асинхронного изменения численности популяций этих двух видов. Таким образом мы можем предположить, что такое пространственное разделение верно не всегда.

# Заключение

Таким образом можно сказать, что соотношение саксатилис и обтузат менялось следующим образом: на более низком уровне литорали преобладали *L. obtusata*, а после пояса фукоидов количество *L. obtusata* уменьшалось, а *L. saxatilis*, наоборот, увеличивалось. Такое разделение может быть обусловлено тем что обтузаты, имея фундаментальное разделение ниш, преобладали в нижней зоне литорали, где находятся фукоиды. Саксатилисы имели реализованное разделение экологических ниш встречаясь массово лишь в тех местах, где количество обтузат было не велико.

# Благодарности

Я хотел бы поблагодарить участников 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

Ahyong, S., C. B. Boyko, J. Bernot, S. N. Brandão, M. Daly, S. De Grave, N. J. de Voogd, et al. 2025. “World Register of Marine Species (WoRMS).” WoRMS Editorial Board. <https://www.marinespecies.org>.

Cooper, Jacob C. 2024. “Ecological Niche Divergence or Ecological Niche Partitioning in a Widespread Neotropical Bird Lineage.” *PeerJ* 12: e17345.

Costa-Pereira, Raul, Márcio S Araújo, Franco L Souza, and Travis Ingram. 2019. “Competition and Resource Breadth Shape Niche Variation and Overlap in Multiple Trophic Dimensions.” *Proceedings of the Royal Society B* 286 (1902): 20190369.

Granovitch, AI, SO Sergievsky, and IM Sokolova. 2000. “Spatial and Temporal Variation of Trematode Infection in Coexisting Populations of Intertidal Gastropods Littorina Saxatilis and l. Obtusata in the White Sea.” *Diseases of Aquatic Organisms* 41 (1): 53–64.

Guo, Zhiqiang. 2012. “Séparation de Niche Entre Deux Espèces Invasives de Gobies.” PhD thesis, Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier.

Hilgers, Leon, Stefanie Hartmann, Jobst Pfaender, Nora Lentge-Maaß, Ristiyanti M Marwoto, Thomas von Rintelen, and Michael Hofreiter. 2022. “Evolutionary Divergence and Radula Diversification in Two Ecomorphs from an Adaptive Radiation of Freshwater Snails.” *Genes* 13 (6): 1029.

Hutchinson, G. 1957. “Concluding Remarks–Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415–427. Reprinted in 1991: Classics in Theoritical Biology.” *Bull. Math. Biol* 53: 193–213.

Maltseva, Arina L, Marina A Varfolomeeva, Roman V Ayanka, Elizaveta R Gafarova, Egor A Repkin, Polina A Pavlova, Alexei L Shavarda, Natalia A Mikhailova, and Andrei I Granovitch. 2021. “Linking Ecology, Morphology, and Metabolism: Niche Differentiation in Sympatric Populations of Closely Related Species of the Genus Littorina (Neritrema).” *Ecology and Evolution* 11 (16): 11134–54.

McMahon, Robert F. 1990. “Thermal Tolerance, Evaporative Water Loss, Air-Water Oxygen Consumption and Zonation of Intertidal Prosobranchs: A New Synthesis.” In *Progress in Littorinid and Muricid Biology: Proceedings of the Second European Meeting on Littorinid Biology, Tjärnö Marine Biological Laboratory, Sweden, July 4–8, 1988*, 241–60. Springer.

R Core Team. 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.

Rolán-Alvarez, E, E Rolán, and K Johannesson. 1996. “Differentiation in Radular and Embryonic Characters, and Further Comments on Gene Flow, Between Two Sympatric Morphs of Littorina Saxatilis (Olivi).” *Ophelia* 45 (1): 1–15.

Sergievsky, SO, AI Granovitch, and IM Sokolova. 1997. “Long-Term Studies of Littorina Obtusata and Littorina Saxatilis Populations in the White Sea.” *Oceanolica Acta* 20 (1): 259–65.

Smith, Thomas M, and RL Smith. 2012. “Elements of Ecology, Eight Editions.” *Person Benjamin Cummings: San Francisco*, 1–611.

Watson, David C, and Trevor A Norton. 1987. “The Habitat and Feeding Preferences of Littorina Obtusata (l.) and l. Mariae Sacchi Et Rastelli.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 112 (1): 61–72.

Wood, S. N. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with r*. 2nd ed. Chapman; Hall/CRC.

Наумов, АД, and ВВ Федяков. 1993. “Вечно Живое Белое Море.” *СПб.: Изд. СПбГДТЮ*.

Наумов, Андрей Донатович, and Анатолий Викторович Оленев. 1981. *Зоологические Экскурсии На Белом Море: Пособие Для Летней Учебной Практики По Зоологии Беспозвоночных*. ЛГУ.