

ЗООЛОГИЯ

УДК 574.587: 591.524(26)

*А. В. Артемьева, А. В. Гришанков, М. А. Николаева,
М. В. Фокин, Н. Н. Шунатова, Е. Л. Яковис*

РОЛЬ ХИЩНЫХ СВЕРЛЯЩИХ УЛИТОК В БЕНТОСНОМ СООБЩЕСТВЕ: РАКОВИНЫ ЖЕРТВ КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ*

Введение. Отношения между хищниками и их жертвами входят в число самых важных структурообразующих процессов в естественных морских сообществах [1, 14]. Изучение таких отношений, однако, связано с рядом технических сложностей. Для получения возможно более полной информации о взаимодействии видов обычно сочетают количественные аквариумные или полевые эксперименты по выбору жертв и учету темпов их потребления с изучением пищевого спектра хищника путем анализа содержимого пищеварительного тракта [см: 5, 8, 9, 10, 12]. Последний из указанных методов дает возможность реконструировать пищевой спектр лишь в той степени, в которой сохраняются остатки пищевых объектов различной природы, что часто не позволяет сделать сколько-нибудь надежных выводов. В то же время, на основании данных о численности, биомассе и оценок продукции сообществ, роль макробентосных хищников в экосистемах северных морей признается незначительной [3].

Пищевой спектр и степень воздействия хищника на популяцию жертвы представляется удобным оценивать в том случае, когда погибшие особи: 1) длительное время частично сохраняются в грунте; 2) никогда не потребляются целиком; 3) позволяют по останкам сделать заключение о причине гибели. Перечисленным условиям вполне удовлетворяет система из хищных сверлящих брюхоногих сем. Naticidae и их жертв – различных улиток и двустворок [11, 16]. Раковины убитых моллюсков несут характерные перфорации [15] и сохраняются наряду с раковинами моллюсков, причина гибели которых была иной. Полагая, что средние сроки сохранности раковин жертв, по крайней мере, не большие, нежели таковые для целых створок, мы попытались оценить пропорцию раковин с перфорацией и без и ее зависимость от видовой принадлежности и размера жертвы.

Материал и методы. В 1999–2003 гг. в пробах грунта (117 проб площадью 0,0055 м² и 109 проб по 0,025 м²), собранных аквалангистами в окрестностях Соловецких островов (Онежский залив, Белое море, 65°01' с.ш., 35°41' в.д.), мы подсчитывали и измеряли длину всех живых моллюсков и раковин погибших, отдельно отмечая перфорированные сверлящими хищниками. Кроме того, подсчитывались и взвешивались и все остальные живые представители макробентоса. Всего изучено 819 створок погибших моллюсков, принадлежащих к 19 видам. За подробной характеристикой района исследований и сводкой о таксономическом составе местной фауны мы отсылаем читателя к одной из своих предыдущих работ [2].

Значения средней плотности и выборочных частот приведены со стандартной ошибкой, которая для частот рассчитана, как указано в работе Л. А. Животовского [4]. Для оценки доли жертв перфораторов удваивали долю встреченных створок с перфорацией от общего их числа, так как известно, что сверлящие улитки проделывают при питании одно отверстие в раковине жертвы [12].

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 02-04-50020) и Программы «Университеты России» (грант УР-0701013).

© А. В. Артемьева, А. В. Гришанков, М. А. Николаева, М. В. Фокин, Н. Н. Шунатова, Е. Л. Яковис, 2004

Результаты исследований. Из хищников, для которых показана способность к сверлению твердых покровов жертвы, в пробах найдены улитки сем. Naticidae *Cryptonatica clausa* (Broderip et Sowerby) и *Pseudopolynices nanus* (Möller) со средней плотностью $0,79 \pm 0,457$ экз. · м⁻² и $2,91 \pm 0,931$ экз. · м⁻² соответственно. Остальные виды брюхоногих моллюсков в пределах изученного биотопа были крайне малочисленны, как и их пустые раковины. В силу этого мы сочли возможным привести здесь лишь результаты, относящиеся к жертвам-двустворкам. В виде створок нам встретились все виды *Bivalvia*, представленные в пробах живыми экземплярами, кроме *Thracia myopsis* Möller. Максимальная доля погибших особей со следами перфорации составила 69% для *Leionucula belottii* (Adams); в среднем для всех раковин моллюсков она составляет 35% (таблица). Указанная доля достоверно зависит от видовой принадлежности потенциальных жертв (ранговый анализ Крускала-Уоллиса, $p < 0,001$), а также оказывается ничтожно малой у моллюсков с длиной раковины более 30 мм (рис. 1). Кроме того, этот показатель демонстрирует положительную корреляцию с плотностью живых моллюсков соответствующего вида (коэффициент Спирмэна $+0,70$; $p < 0,001$).

Анализ частоты жертв перфораторов от общего числа погибших моллюсков, раковины которых сохранились в грунте

Вид	Всего створок погибших моллюсков, экз.	Из них с перфорацией, экз.	Оценка доли жертв перфораторов от общего числа погибших	Средняя плотность живых моллюсков, экз./м ²
<i>Leionucula belottii</i>	26	9	$0,69 \pm 0,128$	$17,22 \pm 0,058$
<i>Nuculana minuta</i>	2	0	$0,00 \pm 0,236$	$0,53 \pm 0,009$
<i>Yoldia amygdalea</i>	14	0	$0,00 \pm 0,099$	$3,71 \pm 0,025$
<i>Crenella decussata</i>	176	30	$0,34 \pm 0,051$	$82,65 \pm 0,168$
<i>Musculus cf discors</i>	45	2	$0,09 \pm 0,061$	$10,60 \pm 0,058$
<i>Mytilus edulis</i>	10	0	$0,00 \pm 0,124$	$0,26 \pm 0,007$
<i>Lyonsia arenosa</i>	10	1	$0,20 \pm 0,179$	$4,24 \pm 0,027$
<i>Pandora glacialis</i>	2	0	$0,00 \pm 0,236$	$4,24 \pm 0,030$
<i>Thracia myopsis</i>	0	0	—	$10,60 \pm 0,052$
<i>Axinopsida orbiculata</i>	15	4	$0,53 \pm 0,176$	$10,33 \pm 0,050$
<i>Elliptica elliptica</i>	13	3	$0,46 \pm 0,204$	$1,06 \pm 0,016$
<i>Tridonta borealis</i>	2	0	$0,00 \pm 0,236$	$0,00 \pm 0,000$
<i>Nicania montagui</i>	60	6	$0,20 \pm 0,073$	$41,59 \pm 0,107$
<i>Hiatella arctica</i>	28	1	$0,07 \pm 0,069$	$6,09 \pm 0,041$
<i>Thyasira gouldi</i>	240	69	$0,58 \pm 0,045$	$122,12 \pm 0,236$
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	14	0	$0,00 \pm 0,099$	$3,18 \pm 0,022$
<i>Serripes gröenlandicus</i>	57	6	$0,21 \pm 0,077$	$4,77 \pm 0,026$
<i>Macoma calcarea</i>	88	12	$0,27 \pm 0,067$	$44,77 \pm 0,092$
<i>Arctica islandica</i>	6	0	$0,00 \pm 0,163$	$0,26 \pm 0,007$
<i>Mya truncata</i>	10	1	$0,20 \pm 0,179$	$2,91 \pm 0,021$

Для четырех наиболее массовых видов *Bivalvia* размерная структура перфорированных створок не совпадает с таковой для всех створок (критерий χ^2 , $p < 0,05$) (рис. 2). В частности, практически не обнаружены раковины с перфорацией длиной менее 2 мм. Двустворчатые моллюски, оказывающиеся потенциальным пищевым объектом натицид, по биомассе составляют 61% от всех макробентосных организмов, встреченных в пробах.

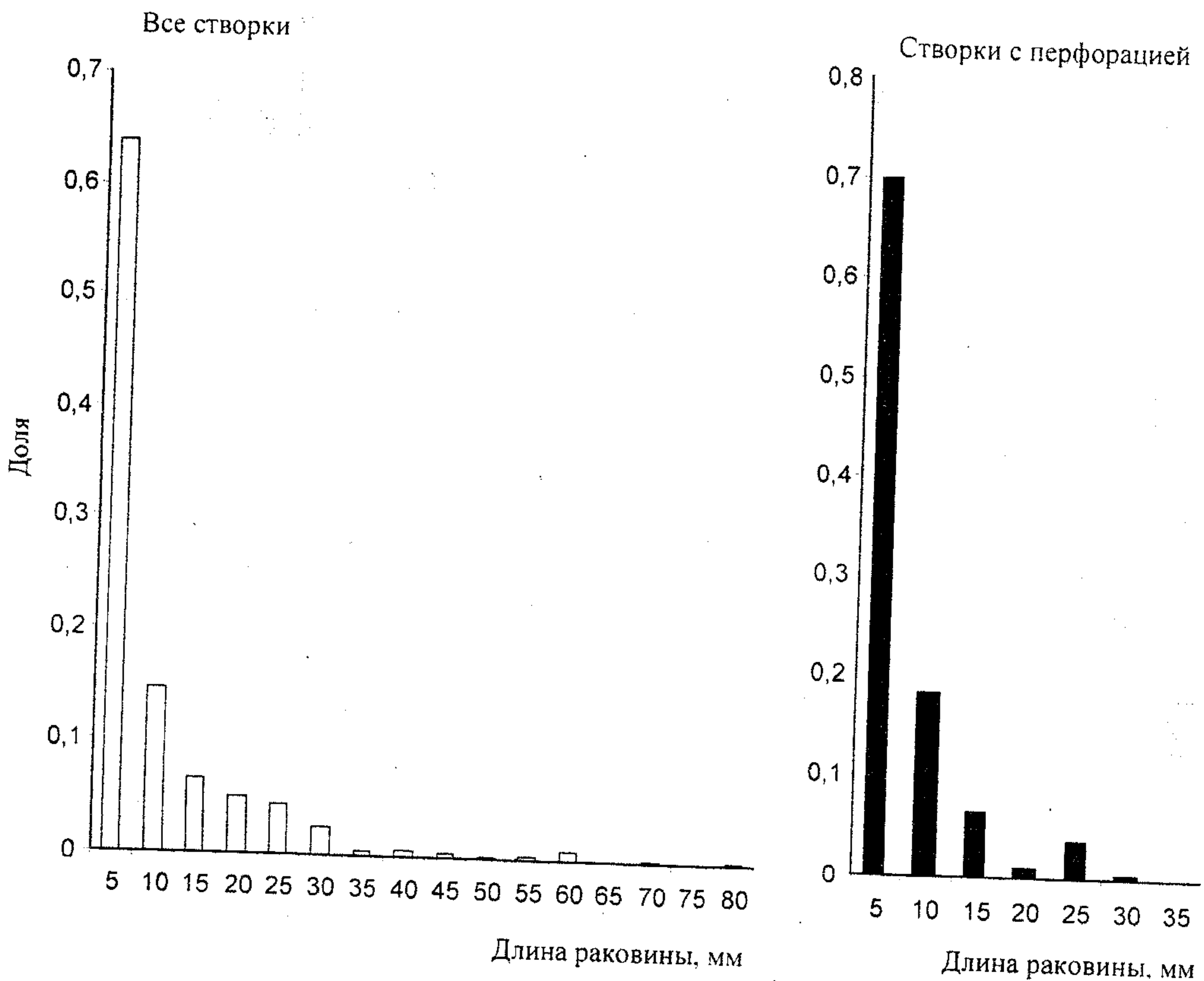


Рис. 1. Размерная структура створок погибших моллюсков без учета видовой принадлежности в зависимости от наличия перфорации.

Обсуждение результатов. Двустворчатыми моллюсками – обитателями мягких грунтов питаются хищники как бентосные, например улитки [11, 12, 15, 16] и ракообразные [8, 7, 10], так и пелагические [5, 9, 10]. Оценка воздействия перфораторов по сохраняющимся в грунте раковинам заведомо не принимает в расчет пелагических хищников и падальщиков, не оставляющих створок в грунте на месте кормления. В то же время известно, что рыбы-бентофаги могут в значительной степени контролировать плотность, по крайней мере, некоторых видов двустворок [9, 10]. Вместе с тем по отношению к естественной убыли потенциальных жертв используемый нами косвенный метод реконструкции структуры смертности моллюсков способен занижить оценку степени воздействия хищников-перфораторов, но не завысить ее. В самом деле, раковины с отверстиями и без могут разрушаться в грунте с различной скоростью. Однако трудно предположить, что перфорированные створки сохраняются дольше, чем целые, а завышение оценки роли бентосных хищников возможно было бы именно в этом случае.

Практическое отсутствие перфорированных раковин размером меньше 2 мм мы скорее склонны объяснять не избирательностью хищника (каковая, впрочем, показана для нацид [12]), а потенциально низкой сохранностью таких раковин, у которых повреждена большая часть поверхности. Наблюдаемая положительная зависимость доли перфориро-

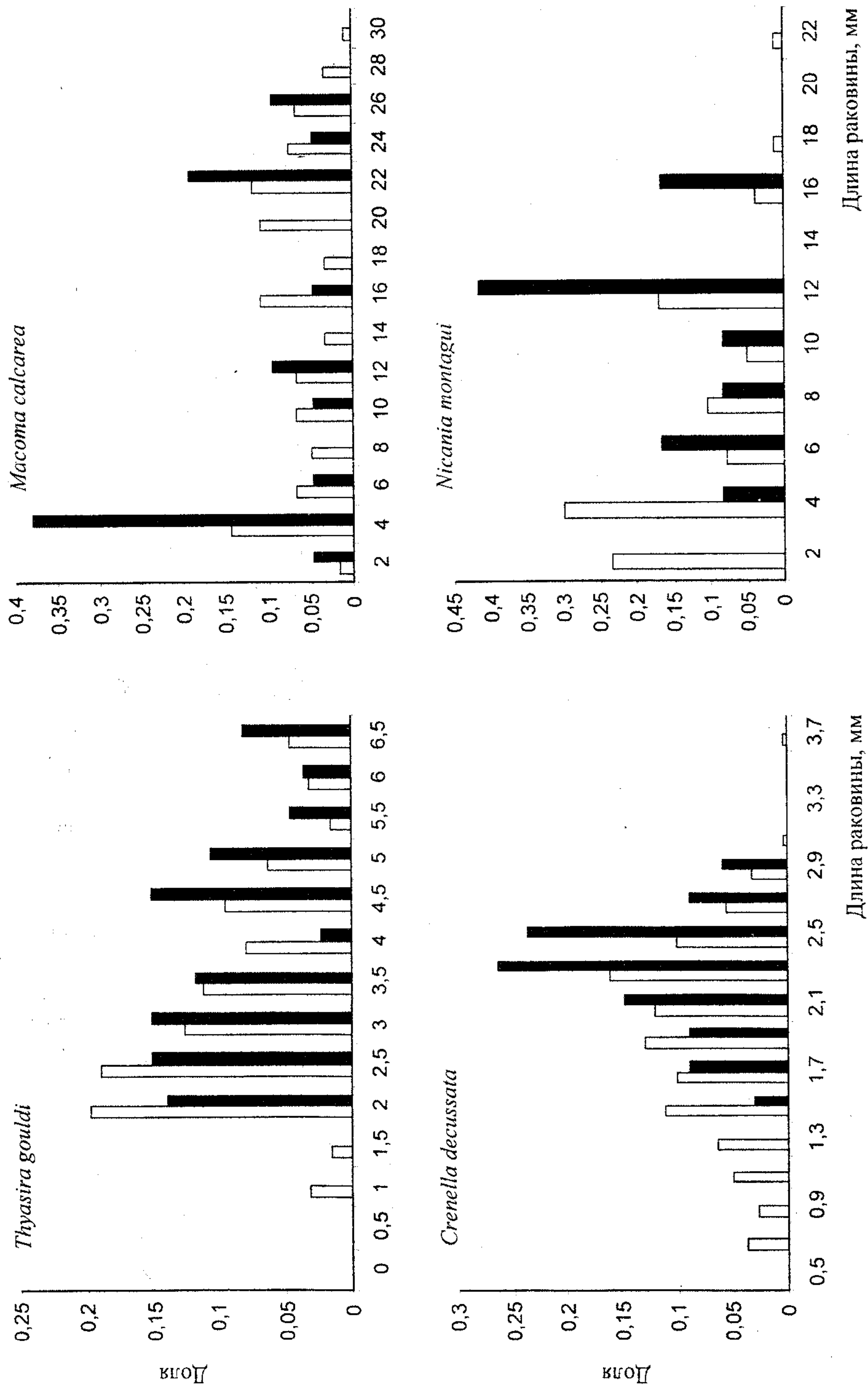


Рис. 2. Размерная структура створок погибших моллюсков, принадлежащих к четырем наиболее обильным видам, в зависимости от наличия перфорации.

ванных створок от плотности соответствующих видов жертв хорошо согласуется с представлениями об эффективной стратегии питания хищников [6, 13], предсказывающими преимущественное поражение наиболее доступных пищевых объектов. Отсутствие поврежденных натицидами створок длиной более 30 мм свидетельствует о том, что для крупных во взрослом состоянии моллюсков, таких как *Serripes groenlandicus* (Bruguiere), отношения с перфораторами актуальны только в первые несколько лет жизни.

Установленная высокая доля перфорированных раковин указывает на то, что хищничество в значительной степени вызывает смертность многих массовых видов, характерных для исследуемого сообщества. Плотность самих хищников, «ответственных» за указанный эффект, при этом оказывается крайне низкой и сама по себе не позволяет предположить такого заметного воздействия.

Статья рекомендована проф. А. И. Грановичем.

Summary

Artemieva A. V., Grishankov A. V., Nikolaeva M. A., Fokin M. V., Shunatova N. N., Yakovis E. L. The role of boring snails in a benthic assemblage: drilled shells as an information source.

The proportion of drilled bivalve shells found in sediment cores was analyzed to estimate the impact of boring snails (family Naticidae) on the soft bottom macrobenthic assemblage. Bivalves, being a potential prey, make 61% of total biomass at the sampling site. The average frequency of predation load estimates was 35% and ranged from 0% to 69%, significantly depending on the prey species. Higher impacts were generally documented for abundant bivalve species, drilled shells exceeding 30 mm in length never being found. The data suggests that the role of benthic predators in structuring soft bottom communities in northern seas might have often been underestimated.

Литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщества. Т. 2. М., 1989.
2. Гришанков А. В., Нинбург Е. А., Артемьева А. В., Хайтов В. М., Яковис Е. Л. Бентос Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) и его особенности // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1997. Вып. 3 (№ 17). С. 3–11.
3. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 1. М., 1951.
4. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991.
5. Aarnio K., Bonsdorff E., Rosenback N. Food and feeding habits of juvenile flounder, *Platichthys flesus* (L.), and turbot, *Scophthalmus maximus* L., in the Åland archipelago, northern Baltic Sea // J. Sea. Res. 1996. Vol. 36. P. 311–320.
6. Charnov E. L. Optimal foraging: attack strategy of a mantid // Amer. Nat. 1976. Vol. 110. P. 141–151.
7. Cote I. M., Jelnikar E. Predator-induced clumping behaviour in mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 235. P. 201–211.
8. Ejdung G., Byren L., Elmgren R. Benthic predator-prey interactions: evidence that adult *Monoporeia affinis* (Amphipoda) eat postlarval *Macoma balthica* (Bivalvia) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. Vol. 253. P. 243–251.
9. Hiddink J. G., Marijnissen S. A. E., Troost K., Wolff W. J. Predation on 0-group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica*: Interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. Vol. 269. P. 223–248.
10. Hunt H. L., Mullineaux L. S. The roles of predation and postlarval transport in recruitment of the soft shell clam (*Mya arenaria*) // Limnol. Oceanogr. 2002. Vol. 47. P. 151–164.
11. Kabat A. R. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation // Malacologia. 1990. Vol. 32. P. 155–193.
12. Kingsley-Smith P. R., Richardson C. A., Seed R. Stereotypic and size-selective predation in *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) Risso // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. Vol. 195. P. 173–190.
13. Krebs J. R. Optimal foraging: decision rules for predators // Behavioural Ecology. Sunderland, 1978. P. 23–63.
14. Paine R. T. Food web complexity and species diversity // Amer. Nat. 1966. Vol. 100. P. 65–76.
15. Sohl N. F. The fossil record of shell boring by snails // Amer. Zool. 1969. Vol. 9. P. 725–734.
16. Vignali R., Galleni L. Naticid predation on soft bottom bivalves: a study on a beach assemblage // Oecologia. 1986. Vol. 13. P. 157–177.

Статья поступила в редакцию 17 июня 2004 г.