

РОЛЬ БЕНТОСНЫХ ХИЩНИКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ЭПИБИОЗА КРАСНОЙ ВОДОРΟΣЛИ *PHYCODYRS RUBENS* В ПРОЛИВЕ ВЕЛИКАЯ САЛМА (КАНДАЛАКШСКИЙ З-В, БЕЛОЕ МОРЕ)

Чава Александра Ивановна¹, Артемьева Анна Васильевна², Яковис Евгений Леонидович²

¹ *Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва*

² *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург*

Введение

В формировании структуры сообществ живых организмов ключевую роль играют меж- и внутривидовые взаимодействия (Bertness, Callaway, 1994). Сообщества, ассоциированные с видами-эдификаторами, формируются под значительным влиянием положительных межвидовых отношений. Однако отрицательные взаимодействия, такие как конкуренция или хищничество, также вносят немалый вклад в облик подобных сообществ. Роль хищничества в сообществах с видами-эдификаторами в целом, и в эпибиозах морских водорослей в частности, изучена довольно слабо: большая часть работ выполнена в тропических и умеренных широтах, в то время как данные по арктическому региону практически отсутствуют (Lippert et al., 2001). Разные группы водорослей также исследованы неравномерно: имеющиеся данные по эпибиотическим сообществам относятся в основном к бурым и зеленым водорослям, в то время как не менее многочисленная и распространенная группа красных водорослей остаётся недоизученной (Seed, O'Connor, 1981; Olafsson, 2016). Для экспериментального исследования влияния хищничества на эпибиоз красных водорослей мы выбрали сообщество прикрепленного макробентоса на красной пластинчатой водоросли *Phycodrys rubens*, которая обитает в верхней сублиторали и широко распространена по всей Арктике, в частности в Белом море. В роли одного из бентосных хищников здесь выступают креветки *Spironthocaris phippisii*, которые, согласно данным наших лабораторных экспериментов, могут питаться многими представителями сообщества обрастания *P. rubens*. Мы предположили, что наличие хищников вообще и *S. phippisii* в частности может значительно влиять на видовой состав и численность обрастателей *P. rubens*.

Методы

В 2014-2015 гг мы поставили двухмесячные эксперименты с огораживанием отдельных растений *P. rubens* от доступа подвижных организмов размером меньше 2-3 мм и исключением хищников или искусственным повышением численности *S. phippisii*. Мы работали в окрестностях ББС МГУ в двух точках: «К» под островом Каменуха N 66.33,028 E 33.9.295 и «В» под островом Великий N 66.33,276 E 33.6,470. За 1-2 дня до постановки эксперимента аквалангисты собирали в двух вышеупомянутых точках (К и В) отдельные кусты *P. rubens*, растущие на небольших камнях (диаметром <15 см), а также креветок *S. phippisii*. Для огораживания растений мы использовали пластиковые корзины. Внутри корзины по всему её объему мы растягивали сетку с диаметром ячеей 2 мм, через дно корзины была протянута пластиковая стяжка для закрепления камня с растением. Мы использовали три типа корзин: «закрытые» без хищников, «полуоткрытые», с крупными (примерно 7 × 7 см) отверстиями в сетке, и закрытые корзины «с хищниками».

Непосредственно перед установкой в каждую корзину помещали камень с растением *P. rubens*, затем в клетки «с хищниками» подсаживали креветок (по 3-4 экземпляра в корзину), после чего аквалангист опускал готовую группу корзин на дно. Постановка эксперимента проходила в конце июля, корзины находились под водой около двух месяцев. В конце сентября корзины поднимали на сушу, водоросли фиксировали и затем анализировали фауну обрастателей пластин, выросших в текущем году, которые на момент постановки экспериментов были ещё практически лишены эпибионтов (Chava и др., 2019) В 2014 году 21 корзина (7 закрытых, 7 полуоткрытых, 7 с хищниками) находилась в точке В, в 2015 году 26 корзин – в точках К и В, по 13 корзин на точку (5 закрытых, 4 полуоткрытых, 4 с хищниками). В качестве природного контроля мы использовали случайные кусты *P. rubens*, собранные в точках постановки корзин в дни снятия эксперимента.

Мы исследовали влияние дискретных факторов «тип воздействия» (значения: закрытая клетка, клетка с хищниками, полуоткрытая клетка, природный контроль) и «точка и год эксперимента» (значения: В 2014, В 2015 и К 2015), их взаимодействий, а также площади растения (ковариата) на суммарное проективное покрытие эпибионтов с помощью бета-регрессии (R 3.1.4, пакет betareg v 3.1-1; Zeileis и др., 2011). Попарные сравнения средних, вычисленных при среднем значении ковариаты мы проводили с помощью post hoc теста Тьюки (Tukey HSD test). Вероятность ошибки первого рода $p=0,05$.

Результаты

По результатам экспериментов взаимодействие факторов «тип воздействия» и «точка и год эксперимента» достоверно влияло на суммарные покрытия эпибионтов. Характер различий между клетками радикально отличался в 2014 и 2015 г.г. и при этом был схож в обеих точках материала в 2015. В 2014 году суммарные покрытия были достоверно (в среднем примерно в 2.5-3 раза, см. рис. 1 и 2) выше в закрытых клетках, нежели в клетках любого другого типа и природных контролях. В 2015 году в обеих точках покрытия были достоверно ниже в клетках с креветками, нежели во всех остальных типах клеток и природных контролях (приблизительно в 2-2.5 раза, см. рис. 1 и 2). При этом, суммарные покрытия в полуоткрытых клетках и природных контролях в точке В не отличались между двумя годами и этими двумя типами клеток.

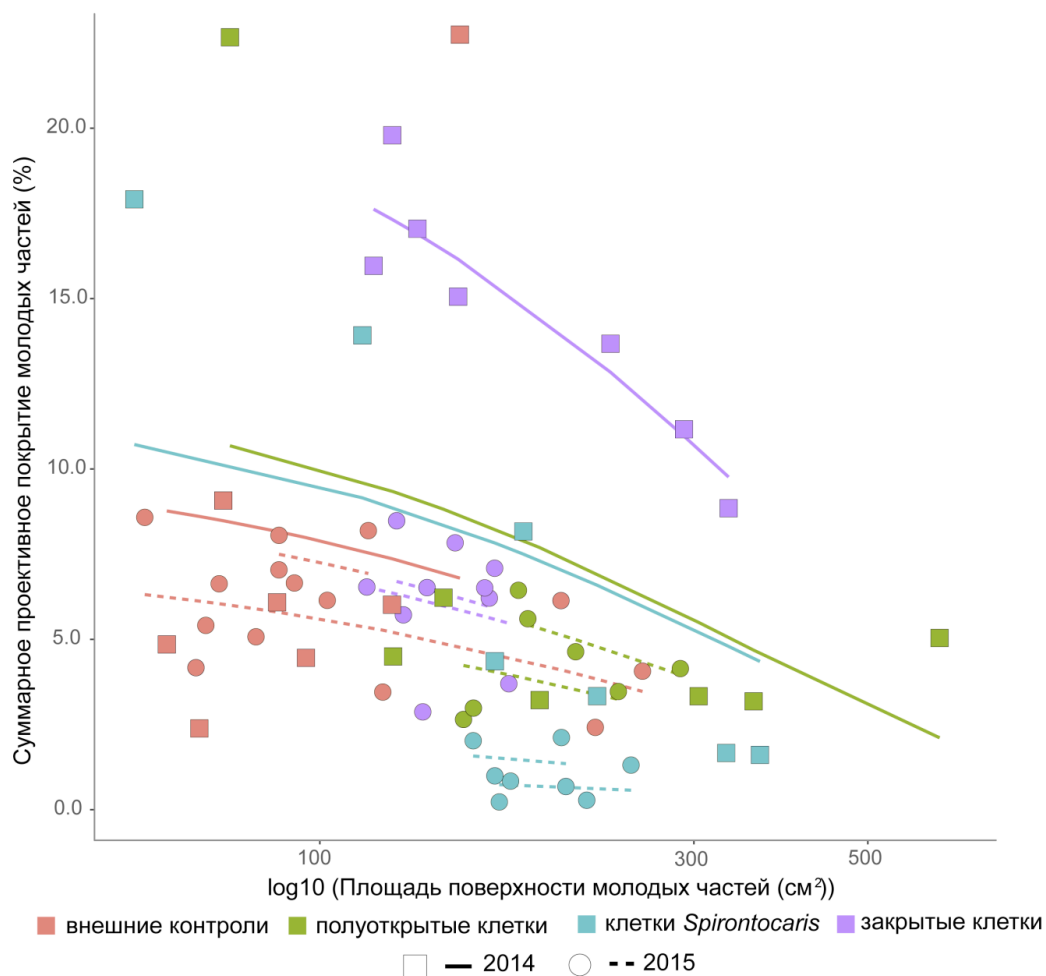


Рисунок 1. Суммарные проективные покрытия эпобионтов на молодой части *Phycodrys rubens* в зависимости от типа клетки в 2014 и 2015 г.г. Графики предсказанных значений построены в соответствии с бета-регрессией.

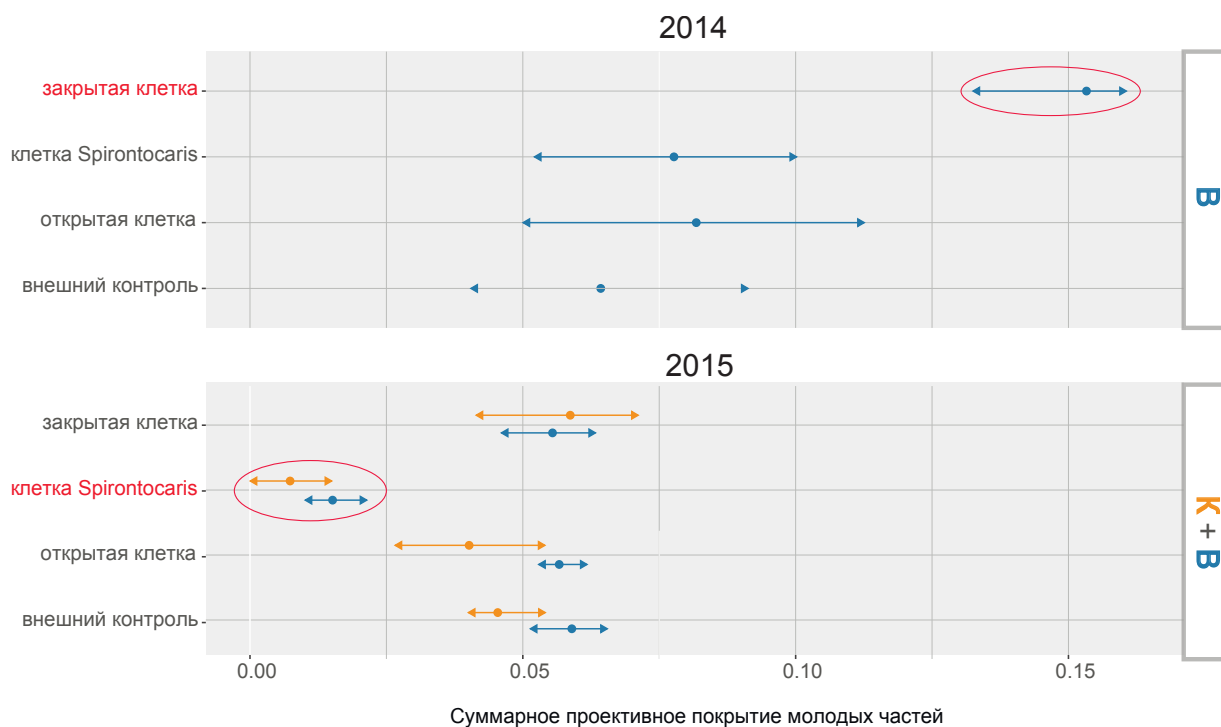


Рисунок 2. Средние значения и доверительные интервалы суммарных проективных

покрытий эпибионтов молодых частей *Phycodrys rubens* по типам клеток в экспериментах 2014 и 2015 года. Обведены достоверно отличающиеся группы значений по post hoc тестам (критерий Тьюки) для фактора «тип воздействия» по уровням фактора «точка и год эксперимента». Оранжевые линии – точка К. Синие линии – точка В.

Таким образом нам удалось зафиксировать, что в отсутствие хищников в 2014 году покрытия эпибионтов значительно увеличивались по сравнению с контрольными, а в 2015 оставались неизменными. В то же время, искусственное добавление одинакового количества *S. phippisii* в 2014 году приводило проективные покрытия эпибиоза к природным значениям, а в 2015 году – к значениям значительно ниже природных. При этом, плотность креветок в природе в 2014 году была в несколько раз выше, чем в 2015.

Заключение

Результаты 2014 года свидетельствуют о том, что в 2014 году влияние хищников, в том числе креветок *S. phippisii* играло важную роль в ограничении выживаемости эпибионтов молодых частей талломов *P. rubens*. В 2015 году мы наблюдали совершенно иной эффект: покрытия были достоверно ниже только в клетках с включением креветок, а во всех остальных (закрытых, полуоткрытых и контролях) не отличались. При этом в природе креветок было в 2,5 – 3 раза меньше, чем в 2014 году. Это говорит о том, что исключенный нами в закрытых клетках фактор хищничества не был сколько-нибудь заметной структурирующей силой в сообществе обрастания *P. rubens* в 2015 году. В то же время, на контрольных растениях из природы и в полузакрытых клетках суммарные проективные покрытия эпибионтов не отличались между годами. Ни в один из годов мы не обнаружили достоверных различий между контролями и полуоткрытыми клетками, что свидетельствует об отсутствии артефактов, связанных с процедурой огораживания. В разные годы, таким образом, одинаковые показатели обилия обрастателей бывают обусловлены совершенно разными процессами: сильным трофическим контролем в 2014 году, когда в природе хищников было сравнительно много, и соотношением пополнения и смертности от причин, не связанных с хищниками в 2015, когда хищников в природе было гораздо меньше.

Литература

1. Anderson M. J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) // Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. – 2014. – С. 1-15.
2. Anderson M. J., Gorley R. N., Clarke K. R. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods // PRIMER-E, Plymouth, UK. – 2008.
3. Bertness M. D., Callaway R. Positive interactions in communities // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Т. 9. – №. 5. – С. 191-193.
4. Chava A., Artemieva A., Yakovis E. Plant Part Age and Size Affect Sessile Macro-benthic Assemblages Associated with a Foliose Red Algae *Phycodrys rubens* in the White Sea // Diversity. – 2019. – Т. 11. – №. 5. – С. 80.
5. Lippert H. и др. Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen) // Polar Biology. – 2001. – Т. 24. – №. 7. – С. 512-522.
6. Olafsson E. Marine Macrophytes as Foundation Species. USA, Florida, Boca Raton: CRC Press. 2016. P. 43-65.
7. Seed R., O'Connor R. J. Community organization in marine algal epifaunas // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1981. – Т. 12. – №. 1. – С. 49-74.

8. Zeileis A., Cribari-Neto F., Grün B. Beta Regression: Shaken, Stirred, Mixed, and Partitioned //The R User Conference, useR! 2011 August 16-18 2011 University of Warwick, Coventry, UK. – 2011. – C. 84.