

**Санкт-Петербургский государственный
университет
биологический факультет
кафедра ихтиологии и гидробиологии**

МАТЕРИАЛЫ
XIX научного семинара
«Чтения памяти К.М.Дерюгина»
**(СПбГУ, кафедра ихтиологии и
гидробиологии, 2.12.2016 г.)**

Санкт-Петербург

2017

О возможной регуляции хищниками длины каскадов положительных отношений в сообществах живых организмов

ЯКОВИС Е.Л.¹, АРТЕМЬЕВА А.В.

Кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034

Введение

Давно известно, что отрицательные межвидовые биотические отношения в сообществах образуют многоуровневые иерархии (например, Lindeman, 1942). Пищевые цепи, в частности, насчитывают до 5-6 уровней. Показано, что количество таких уровней зависит от доступности ресурсов, истории изменений в сообществе, размеров системы и масштаба абиотических нарушений (Post, 2002). Способность же положительных межвидовых отношений образовывать иерархии из нескольких уровней, напротив, описана сравнительно недавно (Altieri, Silliman, Bertness, 2007), а представления о механизмах, детерминирующих количество этих уровней, совершенно не разработаны. Судя по результатам последних исследований, цепочки или каскады положительных биотических отношений представляют собой вполне обычное явление, долгое время ускользавшее от внимания экологов, а количество уровней в них может значительно варьировать (Thomsen и др., 2016; Yakovis, Artemieva, 2017).

В сублиторали Белого моря описан один из многоуровневых каскадов положительных отношений между организмами (Yakovis, Artemieva, 2017). Здесь, на мелководье вблизи Соловецких островов, раковины двустворок *Serripes groenlandicus* после гибели моллюсков становятся основным (первичным) субстратом для баянусов *Balanus crenatus*, которые, в свою очередь, служат субстратом для нескольких видов одиночных асцидий: *Molgula* spp., *Styela* spp. и *Boltenia echinata*. Кроме того, и на баянусах и на асцидиях обитают красные водоросли. Множество других видов неподвижных организмов населяют поверхность баянусов, асцидий и багрянок, однако непосред-

¹ адрес электронной почты eugene@yakovis.com

ственно на раковинах *Serripes* в природе здесь асцидии практически отсутствуют (Yakovis и др., 2008). Экспериментально было выяснено, что на предварительно очищенных раковинах *Serripes* через год экспозиции на единицу площади субстрата обнаруживается в несколько раз меньше молоди асцидий, чем на живых баянусах или их пустых домиках (Yakovis, Artemieva, 2017). Неизвестный механизм, препятствующий непосредственному заселению асцидиями первичного твёрдого субстрата, таким образом, определяет количество уровней в данном каскаде эдификации. Если бы асцидии разделяли с баянусами поверхность раковин *S. groenlandicus*, то каскад насчитывал бы на уровень меньше. В настоящей работе изложены результаты полевых экспериментов по огораживанию предварительно очищенных раковин *S. groenlandicus*, живых баянусов и их пустых домиков. С помощью этих манипуляций мы планировали проверить гипотезу о субстрат-зависимом истреблении молоди асцидий хищниками. Мы предположили, что именно таков механизм, определяющий отсутствие асцидий на первичных субстратах и, следовательно, количество уровней в каскаде эдификаторов. В случае, если при изоляции от хищников асцидии заселяли бы все субстраты, в том числе и первичный, это указывало бы, что именно пресс хищничества в данном случае ставит асцидий в зависимость от присутствия баянусов. Мы предполагали, что складчатая поверхность домиков последних и обилие в их сростках узких щелей (по сравнению с гладкой поверхностью раковин *S. groenlandicus*) образуют укрытия для потенциально уязвимой молоди асцидий.

Методы

Мы прикрепляли предварительно собранные чистые створки раковин *S. groenlandicus* (E), а также створки с приросшими живыми *B. crenatus* (L) и пустыми домиками *B. crenatus* (D) ко дну пластиковых клеток размером 30×37,5×7 см, часть из которых была забрана нейлоновой сеткой с размером ячеи 2,5 мм. Использовались клетки трёх типов, причём тип назначался каждой клетке случайным образом после монтажа субстратов. Клетки первого типа, «открытые», были без нейлоновой сетки, моделируя естественную доступность субстратов для подвижных животных. Клетки второго типа, «полузакрытые», исполь-

зовались для контроля на артефакты, порождаемые процедурой огораживания. Они были забраны сеткой с парой прорезанных по бокам окон 20×4 см. Клетки третьего типа, «закрытые», были полностью затянуты сеткой без окон. Клетки устанавливали на дне моря в случайном порядке на глубине 12 м в радиусе 50 м от точки с координатами 65°01,180'N и 35°39,721'E вблизи о. Пёсья луда (Соловецкие острова, Онежский залив Белого моря) в начале августа 2011 и 2015 г. и экспонировали до середины июля следующего года. В конце экспозиции мы извлекали все субстраты из клеток и исследовали их под биноклем после окрашивания метиленовым синим красителем, подсчитывая и измеряя всех встреченных баянусов, их пустые домики и одиночных асцидий. Кроме того, в закрытых и полузакрытых клетках определяли воздушно-сухой вес всех подвижных животных крупнее 0,5 мм. Всего мы изучили 25 экспонированных клеток (по 2 каждого типа в 2012 г., а также 5 открытых, 6 полузакрытых и 8 закрытых в 2016 г.), в каждой из которых находилось 2-4 чистых створки *S. groenlandicus* и по 2 створки с живыми баянусами и их пустыми домиками. Разница в количестве клеток каждого типа объясняется потерями в ходе эксперимента, в том числе исключением из анализа тех из них, у которых при снятии были обнаружены повреждения сетки. Влияние наличия сетки и типа субстрата на плотность молоди асцидий оценивали, попарно сравнивая средние значения плотности на каждом типе субстрата и их соотношения между типами клеток с помощью U-теста Манна-Уиттни и внутри каждого типа клеток с помощью парного критерия Уилкоксона. Для принятого уровня значимости ($\alpha = 0,05$) в каждом случае вводили поправку Бонферрони в соответствии с количеством множественных сравнений. Площадь поверхности створок серрипеса S_s и домиков баянусов S_b аппроксимировали из длины L (раковины или апертуры, соответственно) с помощью предварительно установленных соотношений:

$$S_s = 0,8 \cdot L^2 + 15,91 \cdot L - 284,48 \quad (n = 30, R^2 = 0,87) \text{ и}$$

$$S_b = 6,4119 \cdot L^{2,1215} \quad (n = 56, R^2 = 0,91).$$

Средние значения везде приведены со стандартной ошибкой.

Результаты

По окончании экспериментов в полузакрытых клетках плотность молоди асцидий на всех типах субстрата была достоверно ниже, чем в открытых. В закрытых клетках, напротив, этот параметр на всех типах субстрата был достоверно выше, чем и в полузакрытых, и (за исключением плотности на пустых домиках баянусов) в открытых клетках (U-тест Манна-Уиттни). Соотношение плотностей молоди асцидий на разных субстратах было радикально разным в зависимости от типа клетки. В открытых клетках плотность молоди асцидий была достоверно ниже на раковинах серрипеса ($0,014 \pm 0,003 \text{ см}^{-2}$), нежели на живых баянусах ($0,084 \pm 0,009 \text{ см}^{-2}$) и их пустых домиках ($0,128 \pm 0,051 \text{ см}^{-2}$). В полузакрытых клетках их плотность на раковинах серрипеса ($0,002 \pm 0,001 \text{ см}^{-2}$) тоже была значимо ниже, чем на живых баянусах ($0,023 \pm 0,004 \text{ см}^{-2}$) и многократно (но не достоверно) ниже, чем на их пустых домиках ($0,022 \pm 0,008 \text{ см}^{-2}$). В закрытых же клетках, наоборот, гуще всего ($0,623 \pm 0,069 \text{ см}^{-2}$) были заселены именно раковины серрипеса, в то время как на живых баянусах ($0,338 \pm 0,034 \text{ см}^{-2}$) и их пустых домиках ($0,263 \pm 0,032 \text{ см}^{-2}$) молоди асцидий было достоверно меньше (таб. 1). В результате в закрытых клетках отношение плотности молоди асцидий на раковинах серрипеса к таковой на живых баянусах ($1,95 \pm 0,28$) и на их пустых домиках ($2,48 \pm 0,28$) было достоверно (и многократно) выше, чем в полузакрытых ($0,10 \pm 0,06$ и $0,46 \pm 0,44$, соответственно) и открытых ($0,17 \pm 0,03$ и $0,21 \pm 0,06$, соответственно) клетках (таб. 2, рис. 1).

Из подвижных организмов, которые, на наш взгляд, не могли бы проникнуть в закрытую клетку через сетку с ячейей 2,5 мм (т.е., обладающих твёрдым скелетом бóльших размеров), в полузакрытых клетках при снятии мы обнаружили крабов *Hyas araneus* (средним весом $1,75 \pm 0,93$ г на клетку), креветок *Spirontocaris phippsi* ($1,29 \pm 0,29$ г на клетку), *Eulalis gaimardi* ($1,21 \pm 0,48$ г на клетку) и *Lebbeus polaris* ($0,66 \pm 0,41$ г на клетку), а также брюхоногих моллюсков *Boreotrophon clathratus* ($0,54 \pm 0,30$ г на клетку) и *Buccinum glaciale* ($0,24 \pm 0,24$ г на клетку). Молодь большинства перечисленных видов присутствовала при снятии и в закрытых клетках (средним весом

0,004 ± 0,004, 0,051 ± 0,039 и 0,018 ± 0,007 г на клетку для *H. araneus*, *S. phippii* и *B. clathratus*, соответственно).

Таблица 1. Сравнение средней плотности молоди асцидий на разных типах субстрата внутри открытых, полузакрытых и закрытых клеток

Тип клетки		Открытые	Полузакрытые	Закрытые
Средняя плотность (см ⁻²)	на живых баянусах (L)	0,084 ± 0,009	0,023 ± 0,004	0,338 ± 0,034
	на пустых домиках баянусов (D)	0,128 ± 0,051	0,022 ± 0,008	0,263 ± 0,032
	на раковинах серрипеса (E)	0,014 ± 0,003	0,002 ± 0,001	0,623 ± 0,069
Парный тест Вилкоксона	между L и E	Z = 2,37 p = 0,018*	Z = 2,52 p = 0,012*	Z = 2,50 p = 0,013*
	между D и E	Z = 2,37 p = 0,018*	Z = 2,24 p = 0,025	Z = 2,70 p = 0,007*

Достоверные различия выделены **жирным** шрифтом. * – p < 0.025 (уровень значимости скорректирован с учетом поправки Бонферрони).

Обсуждение

Мы установили, что изоляция обрастания от подвижных организмов крупнее 2,5 мм приводит к качественному изменению распределения молоди асцидий по субстратам по сравнению с наблюдаемой как в контроле, так и в природе (см. Yakovis, Artemieva, 2017). Хотя артефакты огораживания и сказывались на плотности асцидий (в полузакрытых клетках на всех типах субстрата асцидий было меньше, нежели в открытых), но со знаком противоположным относительно экспериментального воздействия изоляции. Наблюдаемая высокая плотность асцидий в закрытых клетках, таким образом, однозначно не являются побочным эффектом самого наличия сетки. Наши эксперименты показали, что ничтожное в естественных условиях пополнение асцидий на раковинах *S. groenlandicus* под действием полного огораживания становится даже выше (примерно вдвое), чем на живых баянусах и их пустых домиках. На рако-

Таблица 2. Сравнение соотношений средних плотностей молодежи асцидий на разных типах субстрата между открытыми, полузакрытыми и закрытыми клетками

Отношение плотности на раковинах серрипеса к плотности на живых баянусах				
	Тип клетки	Открытые	Полузакрытые	Закрытые
	Среднее значение	0,17 ± 0,03	0,10 ± 0.06	1,95 ± 0,28
U-тест Манна-Уиттни	Открытые	x	Z = -1,620 p = 0,1052	Z = 3,416 p = 0,0006*
	Полузакрытые	Z = -1,620 p = 0,1052	x	Z=3,554 p= 0,0004*
	Закрытые	Z = 3,416 p = 0,0006*	Z = 3,554 p = 0,0004*	x

Отношение плотности на раковинах серрипеса к плотности на пустых домиках баянусов				
	Тип клетки	Открытые	Полузакрытые	Закрытые
	Среднее значение	0,21 ± 0,06	0,46 ± 0.44	2,48 ± 0,28
U-тест Манна-Уиттни	Открытые	x	Z = -1,852 p = 0,0641	Z = 3,416 p = 0,0006*
	Полузакрытые	Z = -1,852 p = 0,0641	x	Z = 2,754 p = 0,0058*
	Закрытые	Z = 3,416 p = 0,0006*	Z = 2,754 p = 0,0058*	x

Достоверные различия выделены **жирным** шрифтом. * – p < 0.0167 (уровень значимости скорректирован в соответствии с поправкой Бонферрони).

винах в закрытых клетках оно возрастает в 44 раза по сравнению таковым в открытых клетках, тогда как на других субстратах наблюдается прирост всего в 2-4 раза. Такой результат согласуется с ранее полученными данными об отсутствии у личинок асцидий избирательного избегания раковин серрипеса при оседании (Николаева и др., 2006; Varfolomeeva и др., 2007), а также всецело подтверждает гипотезу о роли хищников в регуляции распределения видов-эдификаторов по типам субстрата.

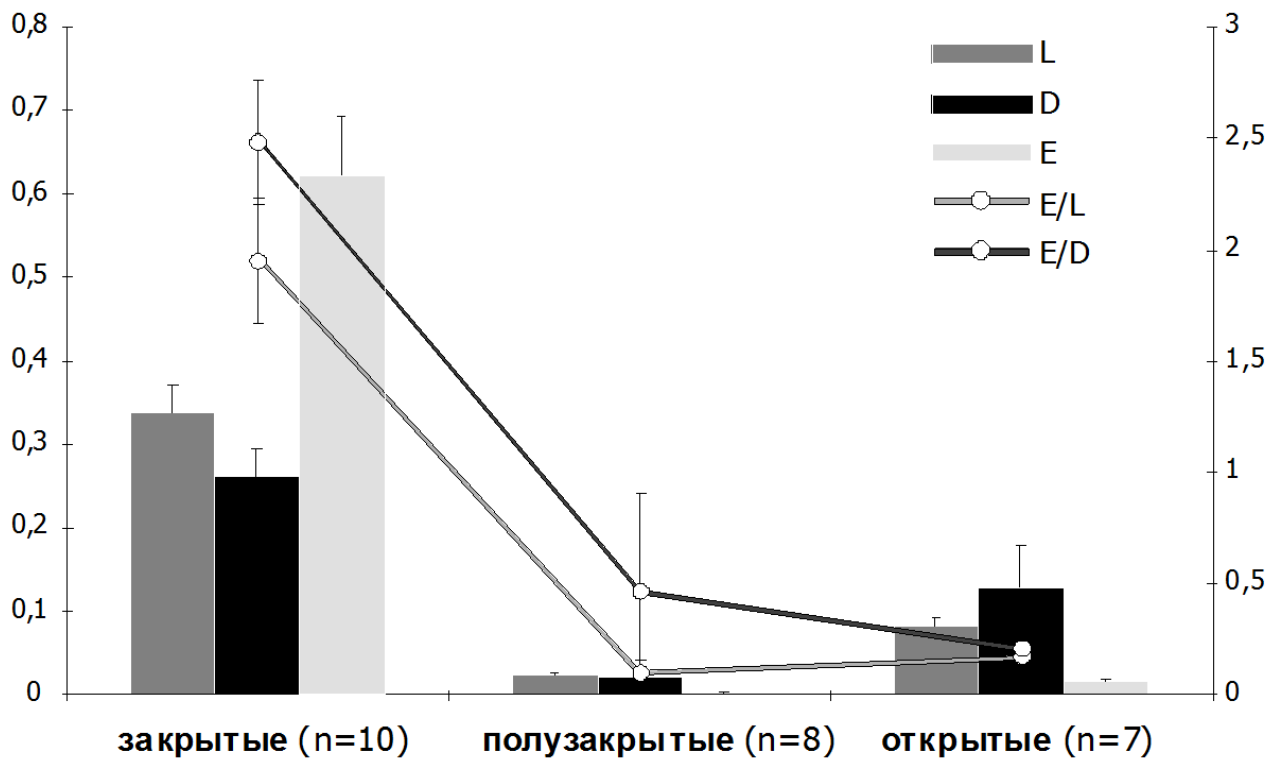


Рисунок 1. Средняя плотность молоди одиночных асцидий на раковинах серрипеса (E), живых баянусах (L) и пустых домиках баянусов (D) в зависимости от типа клетки. Соотношения плотностей E/L и E/D отложены по правой оси

Состав обнаруженных в полузакрытых клетках крупных подвижных организмов подсказывает и направление для дальнейшего поиска конкретного вида (или видов) хищников, «ответственного» за вытеснение асцидий с первичного субстрата. В то же время, ни для крабов, ни для креветок, ни для брюхоногих моллюсков *Boreotrophon* и *Buccinum*, насколько нам известно, ранее не было показано питание молодью асцидий.

Результаты экспериментов подтверждают высказанную нами гипотезу, что количество уровней в каскаде положительных отношений может регулироваться хищничеством. В самом деле, при огораживании асцидии поселяются на первичных субстратах даже в большем количестве, чем на баянусах. Таким образом, огораживание сводит на нет обнаруженное ранее (Yakovis, Artemieva, 2017) положительное воздействие баянусов на пополнение асцидий. В природе серрипесы, будучи ключевым поставщиком первичных субстратов, занимают первый уровень каскада, баянусы, доминирующие на первичном суб-



Рисунок 2. Схема влияния хищничества на количество уровней в каскаде эдификаторов

страте, занимают второй, а асцидии, обитающие на баянусах – третий. В закрытых же клетках асцидии демонстрируют отсутствие зависимости от баянусов, а значит, если бы не хищники, то данный каскад эдификаторов насчитывал бы на уровень меньше (рис. 2).

Кроме структурных последствий (детерминации распределения сессильных эдификаторов по субстратам), влияние хищников должно определять и динамику в изучаемом сообществе. Судя по предварительным результатам многолетних экспериментов (Yakovis и др., 2005; Яковис и др., 2007), створки серрипеса в данном сообществе после гибели моллюсков вначале заселяются баянусами, и только потом, на 4-5 год, на последних появляются асцидии. Такая последовательность стадий обрастания очевидно обусловлена здесь именно заградительной смертностью молодежи асцидий на первичном субстрате. В отсутствие этой смертности асцидии и баянусы конкурировали бы за первичный субстрат друг с другом, а также, возможно,

и с другими видами, представители которых на гладкой поверхности раковин уничтожаются хищниками. В результате последовательность стадий и продолжительность их смены была бы совершенно иной.

Известно, что влияние хищников на структуру и динамику сообществ оказывается сильнее, если в роли жертвы выступает вид-эдификатор (Chesher, 1969). В этом случае факторы, регулирующие интенсивность хищничества, становятся определяющими для всех связанных с эдификатором-жертвой зависимых видов (Sanford, 1999). Наши данные указывают, что если жертвой оказывается эдификатор, участвующий в каскаде эдификации, то последствия такого хищничества могут быть особенно значительными. Каскады положительных отношений, таким образом, должны обладать способностью усиливать воздействие хищников на структуру сообщества. Пусть в терминах изъятия биомассы жертвы уничтожение молодежи асцидий на раковинах серрипеса может быть сравнительно слабым воздействием, косвенные его последствия, по-видимому, практически формируют характер ландшафта на изучаемом нами мелководье. Считается, что с удалением от экватора роль биотических отношений в структурировании сообществ падает (Freestone и др., 2011). Результаты наших экспериментов показывают один из механизмов, который обеспечивает существование исключений из этого правила.

Благодарности

Спасибо М.В. Фокину, В.А. Крапивину, М.А. Варфоломеевой, Н.Б. Архиповой, В.Л. Джуринскому, Д.С. Гребельному, С.Д. Гребельному, А.С. Курициной и К.В. Шунькиной за помощь в полевых работах под водой и на суше. Наше пребывание на Соловецких островах было бы невозможным без постоянной помощи А.Е. и Н.Н. Черенковых, которым мы глубоко признательны. Данное исследование поддержано грантами РФФИ № 13-04-10178, 14-04-00972, 14-04-10124 и 17-04-00651.

Литература

Николаева М.А., Шунатова Н.Н., Халаман В.В., Беляева Д.В., Яковис Е.Л., 2006. О выборе субстрата личинками асцидий *Styela rustica* (L.) // Тезисы VII научной сессии МБС СПбГУ. – Изд. СПбГУ. С. 68 – 69.

Яковис Е.Л., Артемьева А.В., Фокин М.В., Варфоломеева М.А., Шунатова Н.Н., 2007. Асцидии против баянусов (детектив с продолжением) // Материалы IX научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина» – СПбГУ. С. 27 – 44.

Altieri A.H., Silliman B.R., Bertness M.D., 2007. Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities // Amer. Nat. – Т. 169. – С. 195 – 206.

Chesher R.H., 1969. Destruction of pacific corals by the sea star *Acanthaster planci* // Science. – Т. 165. – С. 280 – 283.

Freestone A.L., Osman R.W., Ruiz G.M., Torchin M.E., 2011. Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities // Ecology. – Т. 92. – С. 983 – 993.

Lindeman R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology. – Т. 23. – № 4. – С. 399 – 417.

Post D.M., 2002. The long and short of food-chain length // Trends Ecol. Evol. – Т. 17. – С. 269 – 277.

Sanford E., 1999. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature // Science. – Т. 283. – С. 2095 – 2097.

Thomsen M.S. и др., 2016. A sixth-level habitat cascade increases biodiversity in an intertidal estuary // Ecol. Evol. – Т. 6. – С. 8291 – 8303.

Varfolomeeva M.A., Shunatova N.N., Khalaman V.V., Belyaeva D.V., Yakovis E.L., 2007. Choice of substrate by ascidian larvae does not explain the distribution of adults // 42nd European Marine Biology Symposium abstracts. – Kiel. – С. 199.

Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Grishankov A.V., Shunatova N.N., 2005. Patches of barnacles and ascidians in soft bottoms: associated motile fauna in relation to the surrounding assemblage // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., – Т. 327. – № 2. – С. 210 – 224.

Yakovis E.L., Artemieva A.V., Shunatova N.N., Varfolomeeva M.A., 2008. Multiple foundation species shape benthic habitat islands // Oecologia. – Т. 155. – № 4. – С. 785 – 795.

Yakovis E., Artemieva A., 2017. Cockles, barnacles and ascidians compose a subtidal facilitation cascade with multiple hierarchical levels of foundation species // Scientific Reports. – Т. 7. – публикация 237.