

## Эпибиоз красных водорослей *Phycodrys rubens* и его связь с размером растений в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море)

Чава А.И.<sup>1</sup>, Артемьева А.В.<sup>2</sup>, Яковис Е.Л.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва

<sup>2</sup>СПбГУ

### Введение

Взаимоотношения между видами вносят важнейший вклад в формирование структуры сообществ живых организмов (Tilman и др., 1982; Bertness, Callaway, 1994). В частности, положительным взаимодействиям между средообразующими видами (эдификаторами) и зависимыми от них видами (консортиями) обязаны своим существованием целые ландшафты, такие как леса на суше и коралловые рифы в море. В литорали и сублиторали в качестве видов-эдификаторов нередко выступают донные макрофиты (Sousa, 1979; Bruno и др., 2005), которые служат укрытием для личинок и субстратом для многочисленных прикрепленных организмов. Несмотря на то, что эпибиозы описаны для многих бурых и зелёных водорослей (Seed, O'Connor, 1981) красные водоросли в этом ключе изучены мало (D'Antonio 1985, Гришанков, 2000). Кроме того, эпибиозы полярных широт исследованы очень слабо по сравнению тепловодными (Lippert et al., 2001).

Сообщества, формируемые эдификаторами, чаще всего описывают с точки зрения различий населения, сопутствующего разным видам эдификаторов (Christie et al., 2009). В то же время известно, что индивидуальные особенности экземпляра эдификатора могут существенно определять структуру сообщества зависящих от него видов. Этот аспект устройства эпибиозов морских донных макрофитов практически не изучен. Немногочисленные работы посвящены бурым водорослям и эпибионтам разных частей их таллома – ризоидов, черешка и пластины (Carlsen и др., 2007; Shunatova и др., 2018). Для исследования влияния внутривидовой изменчивости вида-эдификатора на зависимые виды 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. Мы предположили, что количественный состав эпибионтов будет связан с размером водоросли.

### Методы

В сентябре 2015 года мы исследовали обрастания 80 кустов *P. rubens* в окрестностях ББС МГУ. Мы собирали материал на двух станциях, удалённых друг от друга на 1,7 км («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), на глубине 10-12 м. На станциях брали по две пробы, каждая из которых содержала все макрофиты, собранные со случайной квадратной площадки 0,25 м<sup>2</sup>. Из каждой пробы мы выбирали все талломы *Ph. rubens*, отбирали из них 15 случайных растений и ещё 5 самых крупных из оставшихся, фиксировали в 70% этаноле и затем анализировали фауну обрастателей. Доля *Ph. rubens* от общего веса всех водорослей на площадках составляла 69±4%. Пластины *Ph. rubens* формируются каждый год весной, растут в течение лета и частично отмирают за зиму. На отдельном талломе легко различить молодые пластины (прирост текущего года), которые составляют большую часть его площади, и (у большинства, но не у всех растений) остатки старых пластин, которые формируют «стебель». Для того чтобы выяснить зависимость состава обрастания от возраста таллома, мы исследовали эти части отдельно. Для каждой молодой пластины мы измеряли её площадь и подсчитывали и измеряли всех встреченных на поверхности прикрепленных эпибионтов. Старые части мы обследовали схожим образом, но целиком, так как в них не всегда возможно различить отдельные пластины. У одиночных обрастателей мы измеряли линейные размеры, а у колониальных подсчитывали количество модулей, после чего переводили эти параметры в площадь (в

соответствии с предварительно построенными уравнениями линейной регрессии), занимаемую на поверхности водоросли, а далее в проективные покрытия.

Для того чтобы выяснить, зависит ли проективное покрытие обрастателей и соотношение покрытий одиночных и колониальных организмов от размера растения, мы использовали бета-регрессию с логит-связью (R 3.1.4, пакет *betaregv* 3.1-1; Zeileis и др., 2011). Для выявления различий между средними суммарными покрытиями разных частей растений мы использовали парный критерий Вилкоксона. Средние суммарные покрытия между станциями сравнивали с помощью двухвыборочного t-критерия Стьюдента для независимых выборок. Для того, чтобы охарактеризовать соотношение обилий видов обрастателей на разных частях растений и станциях, мы использовали ординацию по методу главных координат (PCO, principal coordinates analysis) (PRIMER 6.0, Anderson и др., 2008). Связь населения с местом сбора и размером растения мы выявляли с помощью пермутационного многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA, Anderson, 2014).

Вероятность ошибки первого рода  $p = 0,05$ . Все средние значения приведены с указанием стандартной ошибки.

### Результаты

На обеих станциях суммарные проективные покрытия обрастателей на старых частях растений были в 3-5 раз выше, чем на молодых. Для тех растений, у которых присутствовала и старая и молодая часть, эти различия были достоверны ( $p < 0,001$ , парный критерий Вилкоксона, станции и площадки объединены). При этом достоверных различий в суммарных покрытиях между двумя станциями не наблюдалось. Средние суммарные проективные покрытия эпибионтов, видовое богатство и разнообразие для двух станций и для пластин разного возраста указаны в таблице 1.

Таблица 1. Интегральные характеристики эпибиоза *P. rubens*.

Станция	Возраст пластин	Среднее суммарное проективное покрытие	Суммарное количество видов эпибионтов, (среднее количество видов, встреченных на одном растении), станции и площадки объединены	Суммарное видовое разнообразие эпибионтов по Шэннону $H'$ (среднее $H'$ эпибионтов на одном растении), по проективным покрытиям, станции и площадки объединены	Суммарное видовое разнообразие эпибионтов по Шэннону $H'$ (среднее $H'$ эпибионтов на одном растении), по численности, станции и площадки объединены
К	Молодые	0,071±0,006	35 (9,933±0,491)	1,616 (1,330±0,038)	1,530 (1,472±0,032)
	Старые	0,359±0,087	42 (12,067±1,899)	1,506 (1,128±0,172)	2,286 (1,779±0,136)
В	Молодые	0,104±0,014 0	31 (8,633±0,564)	2,154 (1,357±0,074)	1,771 (1,582±0,046)
	Старые	0,238±0,068	30 (9,091±1,239)	1,734 (1,332±0,074)	2,517 (1,921±0,093)

С ростом логарифма размера растений суммарные проективные покрытия на молодых пластинах падали (бета-регрессия,  $p = 0,038$ ,  $z\text{-value} = -2,077$ ,  $SE = 0,047$ ,  $estimate = -0,098$ ,  $pseudoR^2 = 0,181$ ) а на старых – оставались неизменными ( $p = 0,754$ ,  $z\text{-value} = 0,314$ ,  $SE = 0,140$ ,  $estimate = 0,044$ ,  $pseudoR^2 = 0,016$ ). При этом на молодых пластинах покрытие падало с ростом размера растения за счет того, что уменьшалось обилие колониальных организмов (в основном мшанок), а обилие унитарных эпилбионтов (в основном сидячих полихет) оставалось постоянным (рис.1). Обилие мшанок на молодых пластинах падало за счёт уменьшения числа колоний, а не их размера, что может свидетельствовать о недостаточной интенсивности пополнения данных организмов, в частности *Cribrillina annulata* на станции К, *Celleporella hyalina* и *Electra pilosa* на станции В.

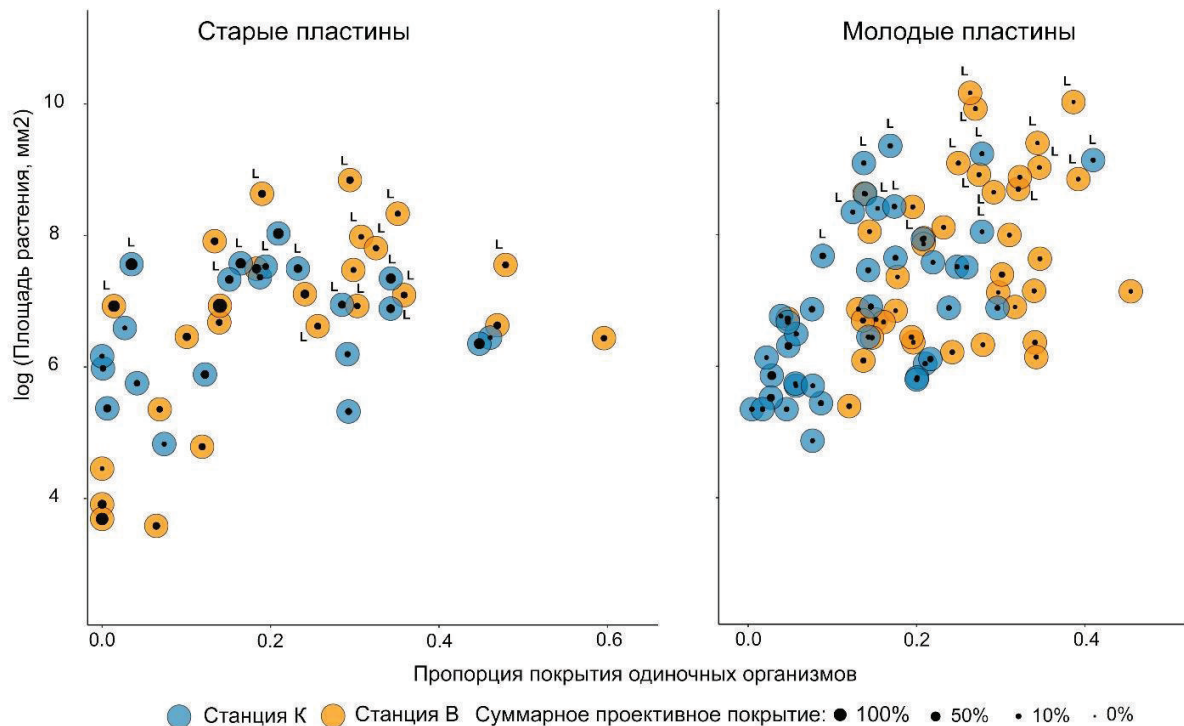


Рисунок 1. Соотношение проективных покрытий одиночных и колониальных организмов на старых и молодых частях *Ph. rubens*. Буквой L обозначены крупные растения, изученные в дополнение к случайно выбранным.

Население старых и молодых частей *Ph. rubens* различалось по видовому составу (рис.2). На старых листьях больше половины всей занятой обрастателями площади оккупировали губки. На станции К вместе с ними доминировали многоресничковый червь *Circeis armoricana*, мшанка *Cr. annulata* и двустворчатый моллюск *Musculus discors*. На станции В – *M. discors*, молодёжь *Mytilidae* и мшанка *E. pilosa*. На молодых пластинах около половины покрытия составляли мшанки, причем на разных станциях доминировали разные виды (на К *Cr. annulata*, на В – *E. pilosa* и *C. hyalina*), а покрытие других доминантов (Porifera и *C. armoricana*) было схоже. Старые и молодые части одних и тех же растений оказались достаточно сходны по соотношению обилий видов за исключением увеличения доли губок на старых частях.

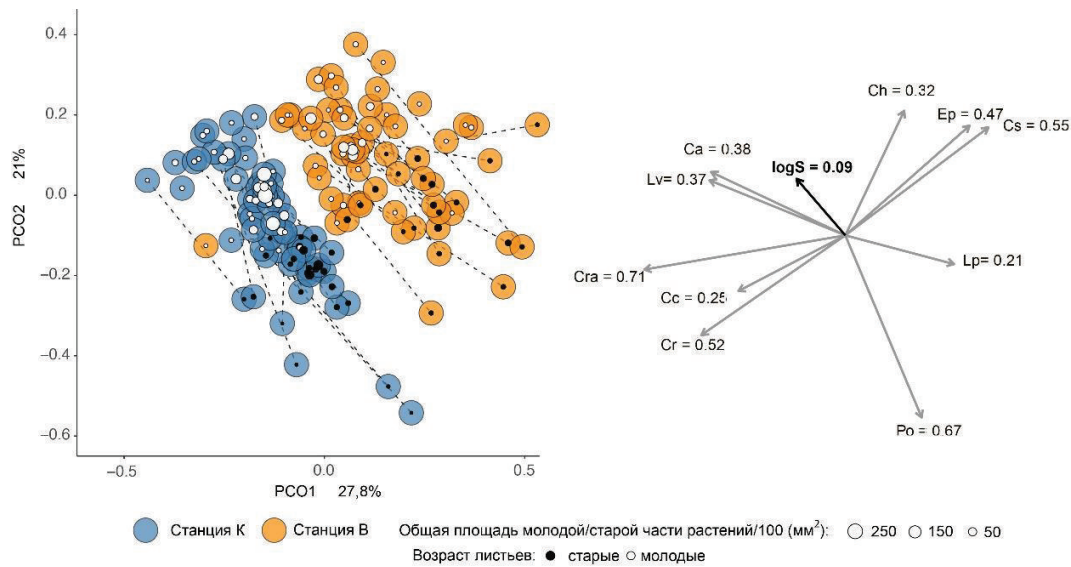


Рисунок 2. Видовая структура эпифиоза в разных точках сбора материала и на разных по возрасту частях растений, ординация по методу главных координат (PCO), справа показаны вклады отдельных видов (коэффициенты корреляции  $> 0,20$ ). Пунктир соединяет маркеры, соответствующие населению старой и молодой части одного и того же растения. Ca – *Circeis armoricana*, Lv – *Lichenopora verrucaria*, Cra – *Cribrilina annulata*, Cc – *Callopora craticula*, Cr – Crisiidae, Po – Porifera, Lp – *Lafae apocillum*, Cs – *Calycella syringa*, Ep – *Electra pilosa*, Ch – *Celleporella hyalina*, logS – логарифм общей площади растения.

### Заключение

Структура эпифиоза и межвидовые взаимоотношения его участников отчасти определяются наличием подходящего субстрата для оседания организмов, их ростом и конкуренцией за пищу и пространство. Доступность этих ресурсов может сильно варьировать в пределах сообщества красных водорослей *Ph. rubens*. Например, условия могут быть неоднородными в пределах одного растения из-за наличия частей разного возраста с разной степенью жёсткости, а также из-за разницы в гидродинамических условиях на разных пластинах. Другой важный фактор, определяющий состав сообщества обрастателей – интенсивность пополнения отдельных видов. С одной стороны, неоднородная интенсивность пополнения может определять пространственные различия масштаба километров. Например, на двух станциях оказываются разные доминанты среди мшанок. С другой стороны, состав эпифиоза может различаться и в меньшем масштабе, а именно на растениях с одной станции разного размера, т.к. виды, количество личинок которых на данной станции невелико, могут давать заметную плотность только на маленьких растениях. Наблюдаемая нами зависимость между размером растения и составом населения его обрастателей, скорее всего, объясняется пространственным варьированием интенсивности пополнения мшанок, каковая лимитирует их проективное покрытие на крупных растениях.

### Благодарности

Работа поддержана РФФИ (гранты №14-04-00972а и №17-04-00651а).

### Литература

- Гришанков А.В. Структура сообщества макрообрастания ассоциированного с талломами *Phycodrys rubens* (Rhodophyta) в окрестностях МБС СПбГУ // Вестник Ленинградского Университета, сер. 3. – 2000 – Т.2 – N.11. – С. 101-104.
- Anderson M.J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) // Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. – 2014. – С. 1-15.

- Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods // PRIMER-E, Plymouth, UK. – 2008.
- Bertness M.D., Callaway R. Positive interactions in communities // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Т. 9. – №. 5. – С. 191-193.
- Bruno J. F. и др. Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities // Ecology Letters. – 2005. – Т. 8. – №. 11. – С. 1165-1174.
- Carlsen B. P. и др. Biodiversity patterns of macro-epifauna on different lamina parts of *Laminaria digitata* and *Saccharina latissima* collected during spring and summer 2004 in Kongsfjorden, Svalbard // Polar Biology. – 2007. – Т. 30. – №. 7. – С. 939-943.
- Christie H., Norderhaug K.M., Fredriksen S. Macrophytes as habitat for fauna // Marine Ecology Progress Series. – 2009. – Т. 396. – С. 221-233.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v6: User Manual PRIMER-E // Plymouth, UK. – 2006.
- D'Antonio C. Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: Negative effects on the host and food for herbivores? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1985. – Т. 86. – №. 3. – С. 197-218.
- Lippert H. и др. Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen) // Polar Biology. – 2001. – Т. 24. – №. 7. – С. 512-522.
- 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.
- Shunatova N. и др. The longer the better: the effect of substrate on sessile biota in Arctic kelp forests // Polar Biology. – 2018. – Т. 41. – №. 5. – С. 993-1011.
- Sousa W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community // Ecological Monographs. – 1979. – Т. 49. – №. 3. – С. 227-254.
- Tilman D., Kilham S.S., Kilham P. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients // Annual review of Ecology and Systematics. – 1982. – Т. 13. – №. 1. – С. 349-372.
- 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. – С. 84.