

Санкт-Петербургский Государственный Университет

на правах рукописи

ЯКОВИС Евгений Леонидович

СТРУКТУРА И ЭЛЕМЕНТЫ ДИНАМИКИ БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА,  
СВЯЗАННОГО С АГРЕГАЦИЯМИ БАЛЯНУСОВ И АСЦИДИЙ В ОНЕЖСКОМ ЗАЛИВЕ  
(БЕЛОЕ МОРЕ).

03.00.08 - Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург  
2002

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета.

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент Е.Г. Краснодембский

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.Б. Цетлин,

кандидат биологических наук, ст. н. с. А.Д. Наумов

Ведущее учреждение: Российский Государственный Педагогический университет.

Защита состоится 19 декабря 2002 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании Диссертационного Совета Д 212.232.08 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук в Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке СПбГУ.

Автореферат разослан

2002 г.

Ученый секретарь Диссертационного Совета,  
кандидат биологических наук

С.И. Сухарева

## Общая характеристика работы.

Актуальность проблемы. Морфологический метод на протяжении многих лет является основным методом зоологии. В то же время, опыт применения этого метода к надорганизменным системам в основном относится к области фитоценологии и не затрагивает изучение сообществ, где доминируют животные. Труднодоступность морских бентосных экосистем тормозит прогресс в изучении тонкой структуры естественных комплексов, заставляя исследователей сосредотачивать усилия на искусственных объектах, маловидовых системах, воссоздаваемых в эксперименте. При этом природные сообщества, в особенности расположенные ниже литоральной зоны, в основном исследуют достаточно грубыми методами, пространственный масштаб которых диктуют традиционно применяемые технические средства и орудия лова. В то же время, как известно из многочисленных экспериментов, биотические взаимодействия между животными обычно осуществляются на расстояниях, сравнимых с размерами организмов. Это значит, что и закономерности структуры сообщества, обусловленные межвидовыми взаимоотношениями, применительно к морскому бентосу необходимо искать в масштабе от единиц до десятков сантиметров. В настоящей работе впервые предпринята попытка применить морфологический метод к анализу структуры многовидового донного сообщества в указанном масштабе.

Цель и задачи исследования. Цель работы определило современное состояние проблемы изучения структуры бентосных сообществ. Дефицит результатов количественного анализа пространственной структуры естественных систем обусловил выбор объекта и методов настоящего исследования. Мы попытались возможно более подробно количественно изучить структуру выбранного бентосного сообщества и ее природу как результат биотических взаимодействий. В качестве объекта была выбрана система, где предполагалось наличие нескольких видов-эдификаторов, отношения которых друг с другом и остальным населением определяют ее закономерную структуру. В качестве такой системы описано сообщество, связанное с агрегациями (друзами) *Balanus crenatus* (Crustacea) и асцидий (в основном *Styela spp.* и *Bolthenia echinata*). Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать разнообразие агрегаций баянусов и асцидий, плотность их расположения на морском дне, спектр субстратов, служащих им основанием;
2. Выявить видовой состав эпибионтов, встреченных в агрегациях, и количественно описать их пространственное распределение;
3. Выявить видовой состав подвижного населения заполненных грунтом полостей внутри друз, сравнить обитающую здесь фауну с населением окружающей агрегацию грунта;
4. Выявить видовой состав подвижного населения пространства между друзами, сравнить видовой состав и численность представителей макробентоса непосредственно вблизи друз и вдали от них;
5. По возможности реконструировать последовательность многолетних изменений в агрегациях. Охарактеризовать предполагаемые взаимоотношения между потенциальными эдификаторами и характер их воздействия на динамику сообщества, связанного с друзами.

Научная новизна. В работе изучен видовой состав и пространственная структура естественного бентосного сообщества, связанного с поселениями баянусов и асцидий, подробное описание которого отсутствует в литературе. Впервые использована методика сбора материала, позволяющая судить о тонких закономерностях пространственной структуры сублиторального бентосного сообщества, недоступного для непосредственного наблюдения. Количественный анализ пространственной структуры впервые применен для изучения естественной многовидовой системы. В частности, впервые установлены микро топографические особенности распределения эпибионтов на домиках усоногих. Для оценки демографической ситуации в поселении баянусов впервые использован учет числа и размера домиков погибших рачков. Проведенная реконструкция изменений, происходящих в исследуемом сообществе, указывает на закономерную аутогенную смену стадий в агрегациях баянусов и асцидий, связанную с взаимоотношениями между разными видами эпибионтов.

Практическая значимость. Результаты настоящей работы могут быть использованы в природоохранной деятельности Соловецкого музея-заповедника, на морской территории которого выполнены исследования. Диссертация содержит данные о многолетних изменениях изучаемого бентосного сообщества, которые могут составить часть комплексного мониторинга экосистем на заповедной территории. Обнаруженные закономерности динамики систем прикрепленных организмов применимы для усовершенствования методов борьбы с обрастаниями искусственных субстратов. Результаты диссертации используются в курсах экологической направленности, читаемых на кафедре зоологии беспозвоночных Биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Апробация работы и публикации. Основные положения диссертации обсуждались на научном семинаре кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ (С.-Петербург, 1999). Результаты работы были доложены на конференции по изучению открытых и полуоткрытых морских экосистем (ВМВ 15, Marienhamn, 1997), на II ежегодной конференции МБС МГУ (Пояконда, 1997), на 33-м Европейском симпозиуме по морской биологии (Wilhelmshaven, 1998). По теме диссертации опубликовано 5 работ.

Объем и структура диссертации. Рукопись содержит 164 страницы машинописного текста, иллюстрирована 47 рисунками и 19 таблицами. Текст диссертации состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы. Список цитируемой литературы включает 216 работ.

### **Содержание работы.**

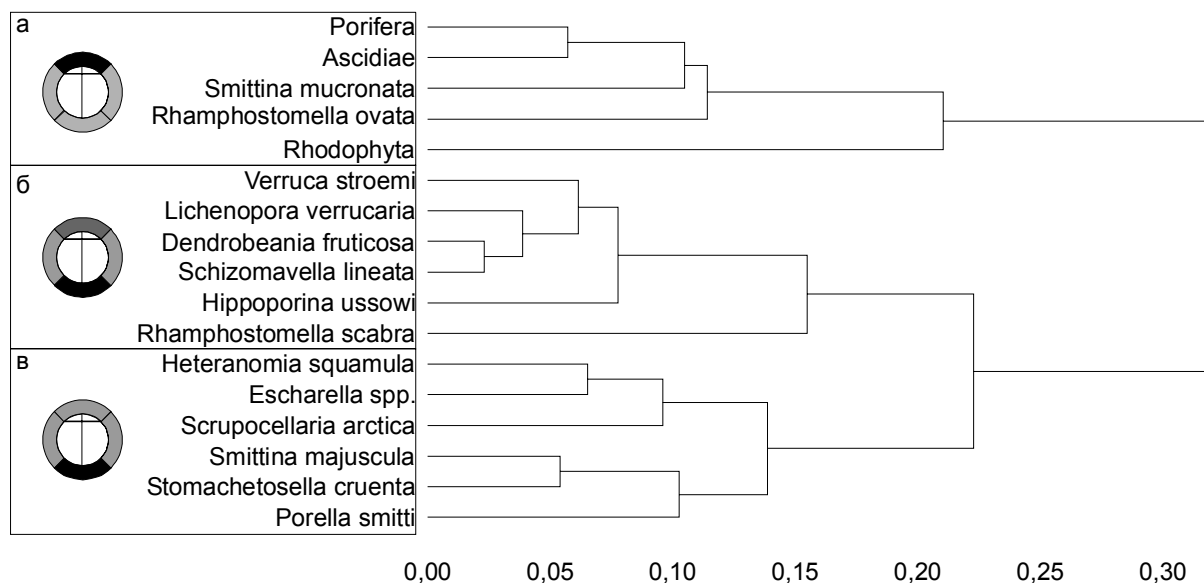
Обзор литературы. В данной главе перечислены и разобраны различные аспекты пространственной структуры сообществ, характерные для систем подвижных и прикрепленных организмов. С точки зрения закономерностей формирования описаны видовой состав, консортивная структура, размещение и ориентация эпибионтов на субстрате. Особое внимание уделено биотическим взаимодействиям и их роли в формировании указанных аспектов структуры. С подобных же позиций рассматривается характер и причины

динамики сообществ. Описаны, кроме того, известные аспекты биологии баянусов и асцидий, ключевых форм в изучаемом сообществе. Обоснован количественный подход к изучению пространственной структуры сообществ и выбор масштаба такого исследования.

Материал и методы. Работа основана на материале, собранном в Соловецком заливе (Онежский залив, Белое море). С 1994 по 1997 год сборы производили с помощью шлюпочной драги и дночерпателя Петерсена, а с 1998 по 2000 г.г. – с использованием легководолазной техники. Было собрано и изучено 355 экземпляров агрегаций, для каждой из которых количественно описывался состав сессильных представителей макробентоса и субстратные связи каждого из них (а также положение на субстрате для обитателей поверхности домиков баянусов). В каждой агрегации измеряли длину апертуры у всех встреченных экземпляров баянусов и взвешивали каждый встреченный экземпляр асцидий. Отдельно измеряли длину апертуры всех домиков, сохранившихся после гибели баянусов. Количественно описывали и подвижную макрофауну друз, обитающую на их поверхности и в пустотах. Представителей подвижной макрофауны окружающего друзы грунта учитывали с помощью дночерпателя Петерсена площадью 0,025 м<sup>2</sup> и рамок площадью 0,0055 м<sup>2</sup>, причем пробы брали попарно вблизи (вокруг) и на удалении 25-30 см от агрегаций. Позиционирование орудия лова осуществлялось аквалангистами вручную. Всего в было отобрано 54 пар проб дночерпателем и 17 пар проб рамками.

Общие характеристики друз. Агрегации баянусов и асцидий встречаются в районе исследований со средней плотностью  $19,3 \pm 2,69$  м<sup>2</sup>, что позволяет оценить среднее расстояние между ними как  $0,26 \pm 0,090$  м. Сами друзы имеют линейные размеры от 2-3 до 15 см. Самым распространенным субстратом агрегаций оказываются раковины погибших моллюсков *Serripes groenlandicus* (49%), на камнях образуется 17% друз, а еще у 22% первичное основание утрачено (субстрат представлен сростком погибших или живых баянусов). В данной главе приведено распределение створок *S. groenlandicus*, найденных в основании друз, по размеру и числу колец остановки роста. Рассмотрено также распределение друз по проективному покрытию основания эпибионтами и по обилию баянусов и одиночных асцидий. Большая часть площади первичного субстрата, не занятой прикрепленными организмами, сосредоточена на раковинах серрипесов. В агрегациях, основание которых утрачено, средняя суммарная биомасса асцидий достоверно выше, а количество баянусов – ниже, чем на раковинах *S. groenlandicus*.

Структура комплекса прикрепленных организмов. Список неподвижных обитателей друз насчитывает 78 видов, из которых богаче всего здесь представлены мшанки (28 видов), асцидии (11 видов) и багрянки (11 видов). На домики баянусов в качестве субстрата приходится 63% всех встреч эпибионтов, на туники асцидий – 21%. Лишь 15% от числа встреч прикрепленных организмов приходится на основание друзы (раковину моллюска или камень). Состав населения субстратов разного типа оказывается различным: на первичном субстрате (основании) селятся несколько видов корковых мшанок и баянусы, на баянусах обитает большинство видов корковых мшанок и асцидии, а на туниках асцидий чаще всего обнаруживаются красные водоросли, асцидии и кустистые мшанки. Существуют различия и



**Рисунок 1.** Результаты кластерного анализа массовых представителей неподвижного населения друз по встречаемости на разных участках боковой поверхности домиков баянусов (эвклидово расстояние между распределениями встречаемости по четырем секторам: каринальному, правому, левому и ростральному. **а - в** - выделенные группы видов, см. пояснения в тексте).

в населении домиков живых баянусов и домиков, оставшихся от погибших усонюгих. При сравнении численности в пересчете на один домик, достоверные различия демонстрируют 11 видов прикрепленных организмов. В частности, плотность доминирующего представителя асцидий, *Styela rustica*, оказывается значимо выше на домиках погибших баянусов. Несколько рознится соотношение численности эпибионтов *Balanus crenatus*, представляющих концентр I и II порядков. Кроме того, встречаемость большинства из них растет с увеличением размера домиков рачков, играющих роль субстрата. Разные участки поверхности домиков *B. crenatus* оказываются заселены неравномерно. В целом эпибионты преимущественно селятся вдоль карино-ростральной оси рачка, их встречаемость на боковых поверхностях достоверно меньше. Для многих видов отмечены статистически значимые различия частоты их встреч на карине и роструме, а также на этих последних и на латеральных табличках домиков. Сравнение распределений встреч массовых видов эпибионтов по частоте заселения того или иного сектора боковой поверхности баянусов позволяет разделить их на три группы (рис. 1, а-в), причем представители первой (а), включающей губок, асцидий, багрянок и некоторые виды мшанок, преобладают на карине, второй (б), к которой принадлежит большинство видов мшанок и *Verruca stroemi* (Cirripedia) – на роструме и карине, а третьей (в), содержащей несколько видов мшанок и *Heteranomia squamula* (Mollusca) – на роструме. Кроме того, багрянки, губки, асцидии и мшанка *Porella smitti* существенно чаще других видов обнаруживаются на подвижной табличке – скутуме.

Закономерности микропографического распределения прикрепленных организмов в агрегациях, по-видимому, объясняются различиями условий в разных участках исследованных друз. Особенности разных субстратов, способные определять состав их населения, сведены

**Таблица 1.** Особенности субстратов разного типа в агрегациях баянусов и асцидий, способные объяснить различия в их населении.

тип субстрата	освещенность	степень заиления	ригидность	гидродинамическая напряженность	аллелопатическое воздействие
первичный	вероятно низкая	высокая	высокая	вероятно низкая	отсутствует
домики баянусов	вероятно высокая	низкая	высокая	вероятно высокая	отсутствует
туники асцидий	вероятно высокая	низкая	низкая	вероятно высокая	возможно присутствует

в таблицу 1. Сравнительная бедность основания друзы объясняется, скорее всего, высокой степенью его заиления. Однако *Balanus crenatus* оказывается способным здесь селиться и, очищая собственные домики от детрита в процессе питания, предоставляет их поверхность более чувствительным к заилению формам. Приуроченность отдельных видов к домикам живых либо погибших рачков может свидетельствовать как о зависимости этих эпибионтов от жизнедеятельности вида-эдификатора, так и о высокой продолжительности их жизни либо об их негативном воздействии на баянусов. Благодаря особенности личиночного поведения, взрослые баянусы, в том числе и в изучаемых агрегациях, обычно ориентированы каринальной табличкой вверх (Barnes и др., 1951), что должно отражаться на условиях обитания эпибионтов на разных частях поверхности их домиков (таблица 2). Кроме того, движение конечностей усоногих при питании создает своеобразную гидродинамическую обстановку, различную вблизи разных участков их поверхности. Наконец, подвижные личинки и споры эпибионтов с разной вероятностью становятся жертвами баянусов при оседании в разные зоны их домиков (Young, Cameron, 1989). В результате взаимодействия перечисленных факторов варьирование условий среды в пределах одной агрегации оказывается достаточным для того, чтобы сообщить друзам закономерную пространственную структуру.

Подвижное население агрегаций. Пустоты между асцидиями и домиками баянусов, домики, оставшиеся от погибших рачков и неровности основания изученных друз обычно заполнены илистым грунтом. Подвижное макробентосное население данной среды насчитывает 142 вида. Сходство видового состава подвижной фауны друз и окружающего их грунта составляет 61,3%, и там и здесь доминируют многощетинковые черви. Вычислив относительную численность каждого вида в каждой друзе и пробе грунта рядом с ней, попарно сравнивали эти значения для разных таксонов. Большинство видов обнаруживают

**Таблица 2.** Особенности разных участков поверхности домиков баянусов, связанные с их ориентацией и способные воздействовать на эпибионтов.

	карина	боковые	роstrум	тергум и скутум
освещенность	максимальная	средняя	минимальная	максимальная
степень заиления	минимальная	средняя	максимальная	минимальная
подвижность субстрата	нет	нет	нет	да



достоверные различия по данному признаку. Из числа массовых видов к друзам тяготеют моллюски *Hiatella arctica* и многощетинковые черви *Pholoe minuta* (Sigalionidae), *Harmothoe imbricata* (Polynoidae), *Amphitrite cirrata* и *Polycirrus medusa* (Terebellidae), *Pygospio elegans* (Spionidae), *Cirratulus cirratus* (Cirratulidae) и *Capitella capitata* (Capitellidae), в то время как к окружающему грунту приурочены кольцецы *Aricidea nolani* и *Paraonis gracilis* (Paraonidae), *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Microspio theeli* (Spionidae), *Chaetozone setosa* (Cirratulidae), *Heteromastus filiformis laminaria* (Capitellidae), *Rhodine loveni* (Maldanidae) и неопределенные представители Oligochaeta. Кроме того, ряд массовых видов демонстрирует значимые различия среднего веса экземпляра в агрегациях и окружающем их грунте. В частности, *Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis laminaria* (Polychaeta, Capitellidae) оказываются крупнее в друзах.

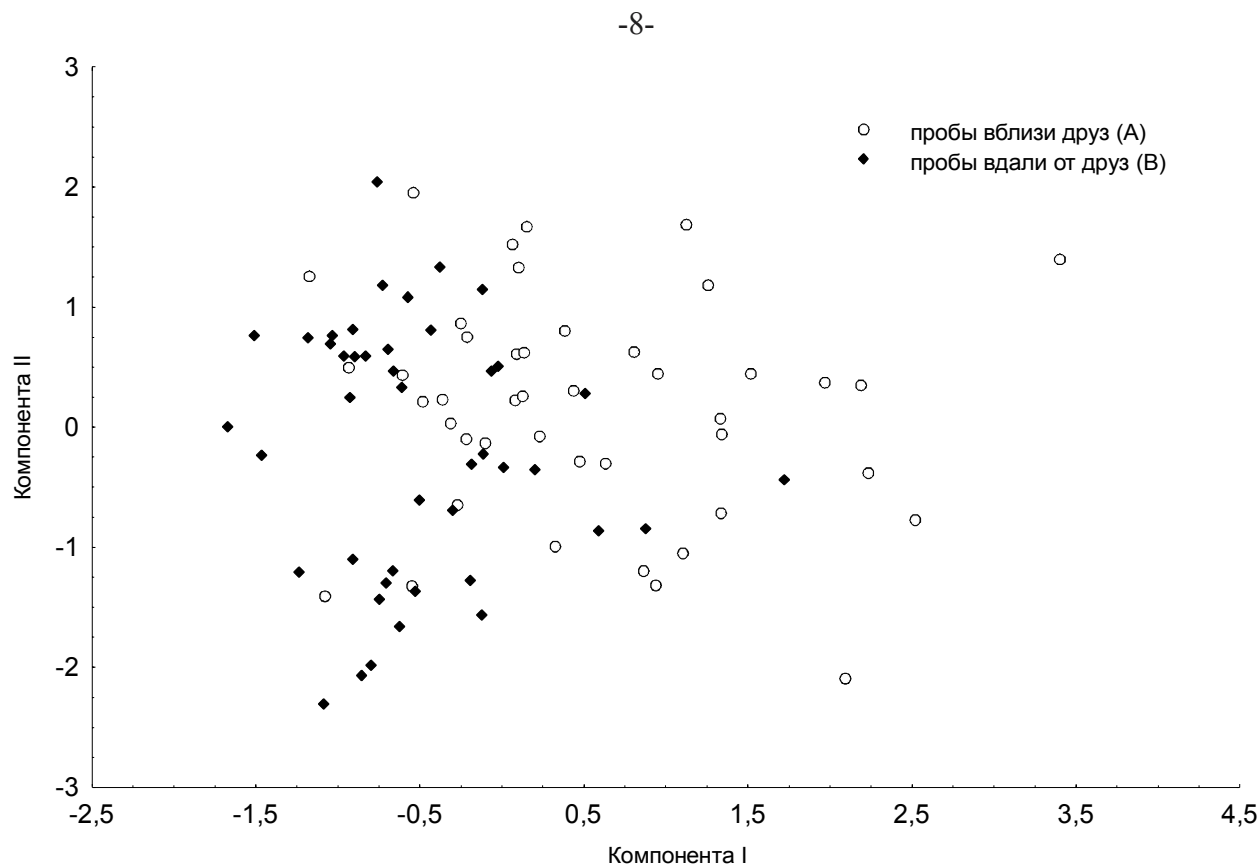
Кластерный анализ, основанный на данных о численности видов подвижных животных в разных агрегациях, позволяет разделить население на несколько групп. Включение в анализ таких параметров, характеризующих неподвижную фауну, как численность крупных (с длиной апертуры не менее 9 мм) и мелких (с длиной апертуры не более 3 мм) баянусов, суммарная биомасса асцидий (*Styela spp.*, *Molgula spp.*, *Bolthenia echinata*), а также число домиков погибших баянусов, дает возможность связать с ними выделенные группировки подвижных организмов. Численность *Pholoe minuta*, *Cirratulus cirratus*, *Polycirrus medusa*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis* (Polychaeta) и *Hiatella arctica* (Mollusca) коррелирует с обилием крупных *Balanus crenatus*. Численность *Harmothoe imbricata*, *Potamilla reniformis* и *Amphitrite cirrata* (Polychaeta) коррелирует с биомассой асцидий и числом домиков крупных погибших баянусов. Отдельно сгруппированы многощетинковые черви *Chaetozone setosa*, *Apistobanchus tulbergi*, *Microspio theeli*, *Aricidea nolani* и *Scoloplos armiger*. По поводу последней группы следует отметить, что все перечисленные здесь виды характерны для фауны окружающего друзы грунта и встречаются совместно в тех агрегациях, которые содержат значительные его количества. Такое случается с агрегациями, субстратом которых служат раковины брюхоногих моллюсков и раковины двустворок, ориентированные на грунте вогнутой стороной вверх.

Своеобразие подвижного населения друз баянусов и асцидий по отношению к фауне окружающего грунта связано со спецификой условий данного микробиотопа. Присутствие крупных сестонофагов создает характерную физическую структуру, особую гидродинамическую обстановку и обогащает грунт продуктами их дефекации. Создание физической структуры, укрепляющей осадок, разделяющей его на “ячейки” и предоставляющей множество убежищ для мелких животных, а также способствующей накоплению детрита, признается одним из важных факторов воздействия эдификаторов на сообщества инфавны (Woodin, 1975; Crooks, Khim, 1999; Lee и др., 2001). Известно, что накопление продуктов дефекации и псевдофекалий крупных фильтраторов действительно приводит к изменениям донного населения (Reise, 1983; Rosenberg, Loo, 1983; Dumbauld, 1997). При этом, по нашим наблюдениям, грунт, извлекаемый из друз, содержит значительное количество фекалий баянусов. По-видимому, наиболее заметным результатом



воздействия накопления в друзах продуктов дефекации *Balanus* следует считать нахождение здесь представителей Capitellidae (*Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis laminaria*), более крупных по сравнению с экземплярами, обитающими вне агрегаций. В самом деле, наибольшая плотность и биомасса *Capitella capitata*, а также иных видов-оппортунистов с коротким жизненным циклом, достигается в условиях дефицита кислорода и избытка органического вещества, а такие условия сопутствуют, например, естественным и искусственным плотным поселениям моллюсков-фильтраторов (Mattison, Linden, 1983; Чивилев, Иванов, 2000). Домики, которые остаются от погибших усоногих, обладают, по-видимому, не менее мощным средообразующим воздействием, нежели живые экземпляры крупных фильтраторов, благодаря их ключевой роли в создании заполненных грунтом пустот в друзах. Таким образом, для агрегаций с разным соотношением живых *Balanus crenatus*, их пустых домиков и асцидий характерно несколько разное подвижное население, достаточно резко отличающееся от фауны окружающего друзы грунта.

Население грунта, окружающего агрегации. Всего в пробах илисто-песчаного грунта, взятых вблизи и вдали от друз, обнаружено 157 видов макробентосных беспозвоночных. Как и среди подвижного населения друз, здесь преобладают многощетинковые черви. Доминируют по частоте и обилию такие виды, как *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Apistobanchus tulbergi*, *Microspio theeli*, *Pygospio elegans* (Spionidae), *Aricidea nolani*, *Paraonis gracilis* (Paraonidae), *Chaetozone setosa*, *Tharyx marioni* (Cirratulidae), *Heteromastus filiformis laminaria* (Capitellidae), *Praxillella praeternissa*, *Rhodine loveni* (Maldanidae) и неопределенные представители Oligochaeta. Население, наблюдаемое вблизи друз, по видовому составу очень мало отличается от такового между ними (коэффициент Жаккара составляет 0,94). При этом, из числа видов, встречаемость которых превысила 5% (а таких всего оказалось 78), 42 показывают статистически значимые различия между относительной плотностью поселения вблизи друз и вдали от них. В частности, малощетинковые черви, а также Polychaeta из семейств Ampharetidae, Terebellidae, Capitellidae и Cirratulidae и, кроме того, *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Aricidea nolani* (Paraonidae), *Gattyana cirrosa* (Polynoidae), *Nephtys sp.* (Nephtyidae), *Nereimyra punctata* (Hesionidae) и *Pholoe minuta* (Sigalionidae) демонстрируют достоверно большую плотность вблизи друз. Таким же образом размещаются в пространстве многоколенчатые, крабы и большинство моллюсков (всего 28 видов). Напротив, многощетинковые черви из семейств Spionidae, Maldanidae а также некоторые ракообразные, иглокожие и моллюски (всего 14 видов) преобладают вдали от агрегаций. Еще 36 видов не показывают значимого варьирования численности по данному признаку. Сравнение по значениям абсолютной численности демонстрирует чрезвычайно сходный с рассмотренным выше характер ее варьирования для массовых видов. На рисунке 2 представлены результаты ординации проб с использованием метода главных компонент. В качестве признаков здесь выступают относительные численности видов, встреченных в пробах. Диаграмма показывает распределение проб в осях двух первых компонент, из которых первой соответствует 22,2% от общей дисперсии, а второй – 6,9% (всего 29,2% дисперсии). Точки, представляющие пробы, удаленные от друз, отчетливо концентрируются в левой части диаграммы.



**Рисунок 2.** Результаты ординации проб, собранных вокруг и между агрегаций, по методу главных компонент (в качестве признаков использованы значения относительной численности видов в пробах).

Некоторые виды, приуроченные к пробам, взятым вблизи друз, представляют собой компонент эпифауны последних и, скорее всего, попадают в окружающий агрегации грунт случайно [*Pantopoda*, *Musculus* sp. и *Hiatella arctica* (Mollusca)]. В частности, пикногониды обычно обитают на колониях гидроидов и мшанок, которыми питаются, а мускулюсы инкрустируют туники асцидий. С нашей точки зрения, существует четыре главных пути возможного влияния агрегаций баянусов и асцидий на окружающее подвижное население. Фильтрация, с помощью которой эти животные добывают себе пищу, может приводить к (i) уменьшению концентрации взвешенных пищевых частиц и (ii) уничтожению планктонных личинок каких-либо представителей донной фауны. Продукты жизнедеятельности, фекалии и псевдофекалии, аккумулируясь, могут вызывать обогащение грунта органическими веществами (iii) благодаря своему составу и уменьшать его стабильность (iv) благодаря своему размеру (отличающемуся от такового частиц грунта), физической структуре и характеру поступления. Что касается двух первых путей влияния усоногих и асцидий, то их реальный вклад в создание внутри- и межвидовой конкуренции в бентосных сообществах показан в ряде работ (Young, Gotelli, 1988; Young, Cameron, 1989; Pullen, LaBarbera, 1991; Osman, Whitlatch, 1995; Frese, 1997; Navarette, Vieters, 2000). Хотя было изучено только воздействие баянусов и асцидий на представителей эпифауны, нет сомнений, что подобным же образом присутствие этих сестонофагов сказывается и на населении илистого грунта. Чувствительность роющих детритофагов к содержанию органических веществ (Pearson,

Rosenberg, 1978; Hily, 1987; Gray и др., 1990), как и поверхностных детритофагов из семейства Spionidae (Polychaeta) к степени стабильности осадка (Brenchley, 1981; Wilson, 1981; Zuhlke, Reise, 1994; Ragnarsson, Raffaelli, 1999) также известна и описана. Скорее всего, наблюдаемые закономерности пространственной организации населения вокруг агрегаций обусловлены совокупным воздействием всех четырех перечисленных факторов. В то время как третий из них, по-видимому, в наибольшей степени влияет на размещение роющих детритофагов, таких как Oligocheta, Capitellidae, Maldanidae, *Scoloplos armiger* и *Aricidea nolani*, первый, должно быть, воздействует в основном на поверхностных – Spionidae, Ampharetidae и Terebellidae. Если распределение спионид согласуется с предлагаемой гипотезой, то представители двух последних таксонов демонстрируют неожиданную приуроченность к пробам, взятым вблизи от друз. Разрешить противоречие можно, предположив, что строящие трубки амфаретиды и теребеллиды привлекаются физической структурой агрегаций, а негативное воздействие баянусов и асцидий они переживают благодаря относительно большой длине щупалец. Результаты ординации проб показывают, что зависимость особенностей донного населения в пределах изучаемого биотопа от близости к агрегации баянусов и асцидий действительно здесь представляет собой главный аспект его разнообразия. По сравнению с воздействием друз, все остальные эффекты, судя по их структурообразующему результату, отступают на второй план.

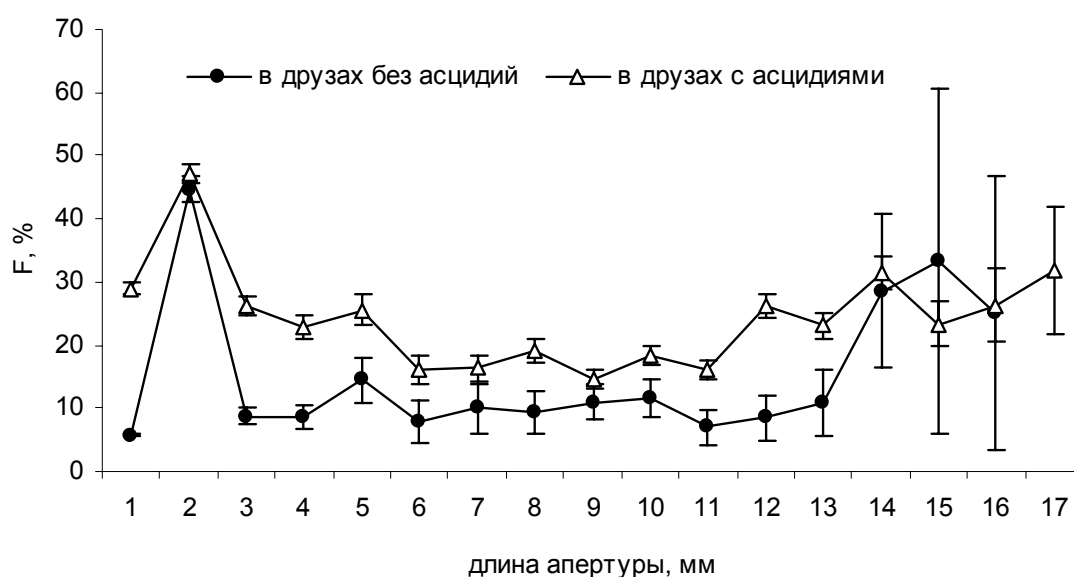
Принимая во внимание выполненную нами оценку среднего расстояния между агрегациями (см. выше) и расстояния между пробами в сравниваемых парах, можно отметить, что вся мозаика размещения населения илесто-песчаного грунта на исследованном участке морского дна в большой степени подчинена мозаике размещения друз баянусов и асцидий. Предполагая смешанную природу воздействия этих крупных сестонофагов на окружающее их агрегации сообщество и не имея возможности оценить вклад каждого из возможных путей такого влияния, мы, в то же время, можем утверждать, что такое влияние существует и что оно велико. Соответственно, и самих фильтраторов, агрегации которых в такой степени организуют поселения других видов, следует считать сильными эдификаторами.

Взаимоотношения видов-эдификаторов и динамика сообщества, связанного с их агрегациями.. Отношения между баянусами и асцидиями в совместных агрегациях развиваются на протяжении сроков, сравнимых с продолжительностью жизни этих животных (и возможными сроками существования самих агрегаций). Такие сроки могут составлять от трех до десяти лет для отдельных организмов и в несколько раз больше для многоярусных агрегаций (см. ниже). Поэтому, а также потому, что находящиеся на глубине 12 м агрегации сложно непосредственно наблюдать на протяжении длительных отрезков времени, изучать закономерности динамики связанного с ними сообщества удобнее путем реконструкций. Существующие друзы мы рассматриваем как находящиеся на разных стадиях процессов изменения их населения. Представляя себе аутоэкологические характеристики ключевых видов изучаемого сообщества, можно установить, какие стадии могут с необходимостью или с некоторой вероятностью сменять друг друга. Основные различия между внешним обликом разных агрегаций, а также условиями, в которых обитает их население, находятся в

зависимости от того, в каком количестве и качестве здесь представлены основные формы крупных эпибионтов – баянусы и асцидии. Соотношения между демографическими параметрами этих видов должны информативно описывать агрегации, а также указывать на взаимоотношения между эдификаторами. Ниже анализируются такие соотношения и на их основе строится схема изменений, протекающих в друзах.

Наблюдаемые в течение четырех лет изменения размерной структуры баянусов свидетельствуют, что интенсивное пополнение изучаемого поселения этих животных молодью происходит не каждый год. В результате такого неравномерного пополнения, в поселении баянусов существуют хорошо различимые размерно-возрастные группы. Изменения суммарной размерной структуры *Balanus crenatus* с 1997 по 2000 г.г. в сочетании с подсчетом колец остановки роста на домиках рачков позволяют оценить возраст 9-12 миллиметровых экземпляров как 4-6 лет. При этом, число колец остановки роста значимо коррелирует с длиной апертуры ( $r=0,80\pm 0,039$ ). В друзах, где присутствуют асцидии, относительно низка доля мелких усоногих, и, соответственно, велика доля крупных. Соотношение живых баянусов и домиков, оставшихся от погибших рачков, также различается в агрегациях, где обнаружены или не обнаружены асцидии. Во втором случае доля погибших составляет  $1,7\pm 0,14\%$ , а в первом –  $14,6\pm 0,37\%$  (отличия статистически достоверны). Степень указанных различий изменяется с размером баянусов: если для мелких экземпляров и усоногих с длиной апертуры 14 мм разница практически отсутствует, то при размере от 3 до 13 мм процент пустых домиков в друзах, где обитают асцидии, остается сравнительно высоким (рис. 3).

Общее число живых баянусов в друзе связано с суммарной биомассой асцидий незначительной отрицательной корреляцией [ $r=-0,14\pm 0,063^*$  (звездочкой здесь и далее помечены значения, достоверно отличающиеся от 0)]. Доля молодежи от общего количества



**Рисунок 3.** Зависимость между длиной апертуры и долей домиков погибших *Balanus crenatus* в друзах, где присутствуют и отсутствуют асцидии. F - частота.

живых рачков сильнее отрицательно коррелирует с биомассой асцидий ( $r=-0,26\pm 0,060^*$ ). Количество же молодых баянусов, в отличие от их доли от общего числа, показывает с весом асцидий небольшую отрицательную корреляцию ( $r=-0,14\pm 0,063^*$ ). Количество крупных живых *B. crenatus* в друзах практически не зависит от биомассы асцидий ( $r=0,09\pm 0,064$ ). В то же время, количество крупных домиков, оставшихся от погибших баянусов, связано с ней ярко выраженной положительной зависимостью ( $r=0,62\pm 0,040^*$ ). Существенную положительную корреляцию можно также наблюдать между весом асцидий и долей погибших баянусов от общего числа крупных экземпляров этих животных ( $r=0,38\pm 0,055^*$ ). Зависимость между количеством крупных и мелких экземпляров *B. crenatus* в друзах не выявлена ( $r=-0,04\pm 0,064$ ).

Абсолютное большинство (и большая часть веса) асцидий обнаруживается на поверхности домиков живых либо погибших *Balanus crenatus*, а также на *Styela rustica*. Наибольшее число асцидий встречено на живых баянусах, несколько меньше – на *S. rustica*, и еще меньше найдено на домиках погибших усоногих. Большая часть биомассы приходится на домики погибших баянусов и гораздо меньше – на домики живых и *S. rustica*. Средний вес экземпляра встреченных в друзах одиночных асцидий по результатам дисперсионного анализа значительно различается для особей, встреченных на трех основных типах субстрата; выше всего он у экземпляров, обнаруженных на домиках погибших баянусов. Большая часть молодежи *S. rustica* обнаруживается только на поверхности домиков живых баянусов и представителей своего вида. В то же время, наиболее крупные экземпляры в абсолютном большинстве найдены на домиках погибших *Balanus crenatus*, а также, в единичном количестве, на тунике асцидий. Соотношение числа живых и погибших усоногих, выступающих в роли субстрата для стиил, с увеличением веса последних монотонно падает.

Типичная друза развивается на раковине *Serripes groenlandicus*. Появлению такого субстрата обычно предшествует десятилетняя жизнь моллюска и его гибель. Процесс образования все новых и новых друз (по крайней мере, на основе раковин моллюсков) происходивший несколько лет назад, имеет место и по сей день. И живые серрипесы, и свободные субстраты, как и субстраты на предположительно ранних стадиях развития эпибиоза, продолжают присутствовать в изучаемом сообществе. История каждой друзы начинается с заселения ее будущего основания (раковины или камня), которое в дальнейшем может быть утрачено. Друзы, первичный субстрат которых отсутствует, оказываются заякорены в грунте одним или несколькими погибшими (реже живыми) баянусами и прикрепленными к ним асцидиями, что свидетельствует об потере (погружении или растворении) основания. Первыми представителями макробентоса, которых можно обнаружить на поверхности основания будущих друз, представляются виды, проявившие себя либо как относительно индифферентные к типу доступного жесткого субстрата, либо как избегающие поселяться на домиках баянусов. Кроме самих *Balanus crenatus*, молодь которых найдена абсолютно во всех друзах, где есть твердое основание, здесь следует назвать *Electra crustulenta arctica*, *Stomachetosella cruenta* (Bryozoa), *Chitinopoma fabricii*, *Bushiella quadriangularis* (Polychaeta) и *Heteranomia squamula* (Mollusca). Специально отметим, что в



таких “молодых” агрегациях нет и, по-видимому, не может быть массовых видов асцидий (*Styela spp.* и *Bolthenia echinata*), которые практически не встречаются на первичном субстрате. Самые большие возможности для роста существуют на данном этапе развития комплекса у баянусов – их взрослые экземпляры многократно крупнее особей и колоний других перечисленных выше видов.

Когда *Balanus crenatus* достигают длины апертуры в 9–10 мм (в возрасте 4-5 лет), на их поверхности резко возрастает встречаемость других прикрепленных организмов. Характерный комплекс подвижных и неподвижных видов, связанный с наличием крупных живых усоногих, который включает *Pholoe minuta*, *Polycirrus medusa*, *Amphitrite cirrata*, *Cirratulis cirratus*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis laminaria* (Polychaeta), *Hiatella arctica* (Mollusca), *Verruca stroemi* (Crustacea), *Heteranomia squamula* (Mollusca), и мшанок *Bowerbankia sp.*, *Porella sp.*, *Smittina majuscula*, *Schizomavella lineata*, *Hippoporina ussovi* и *Rhaphostomella scabra*, по-видимому, появляется именно на этом этапе развития агрегаций. Весьма вероятно, что дальнейшая судьба агрегации находится в зависимости от того, в какой степени здесь разовьется поселение одиночных асцидий (в основном *Styela rustica*). Судя по соотношениям демографических параметров баянусов и асцидий, рост последних связан с гибелью первых. Сравнительно высокая доля крупных (более 9 мм) домиков погибших *Balanus crenatus* от количества крупных же живых рачков наблюдается в друзах, где обитают асцидии. Эта же доля положительно коррелирует с биомассой стиел. В сочетании с прочими данными, такие зависимости указывают на антагонизм между баянусами и асцидиями. Механизмы угнетения баянусов асцидиями, с нашей точки зрения, могут в описываемом случае быть трех типов. Во-первых, возможна пищевая интерференция этих животных. Во-вторых, асцидии, поселяясь на домиках баянусов и разрастаясь, оказываются способны частично или полностью блокировать апертуру рачка, изолируя его от источников пищи. Такое явление, в частности особенно характерное для случаев прикрепления асцидий к тергуму или скутуму усоногого, мы неоднократно наблюдали на примере собственного материала. Третьим возможным способом представляется погружение баянусов в грунт под действием веса их крупных эпибионтов (или наносов, связанных с гидродинамической активностью асцидий). Аквалангистам неоднократно удавалось наблюдать агрегации, на поверхности грунта представленные исключительно телами асцидий, в то время как при извлечении этих друз выяснялось, что первичный субстрат и баянусы, обычно погибшие, были захоронены в заиленном песке. Таким образом, взаимоотношения усоногих и асцидий в агрегациях, по нашему мнению, представляют собой взаимодействие конкуренции за пищу и за пространство, которое показано и для других прикрепленных сестонофагов (Buss, 1979). Относительное снижение числа и доли молодежи от общего числа баянусов в присутствии асцидий может свидетельствовать как о недостатке подходящего для первых субстрата, так и о поглощении асцидиями личинок усоногих в процессе фильтрации.

Доминирование асцидий в агрегациях приводит к изменениям и подвижной, и неподвижной фауны: относительно высокие корреляции с их обилием обнаруживают иные виды, нежели приуроченные к скоплениям *Balanus crenatus*. Невозможно разделить влияние

на население друз таких факторов, как, с одной стороны, уменьшение числа живых баянусов, а с другой – увеличение числа домиков погибших усонюгих и веса асцидий, так как эти явления слишком сильно связаны друг с другом. На наш взгляд, многочисленные пустоты, заполненные илом, которые появляются с гибелью баянусов, в большей степени модифицируют среду обитания подвижного населения. В то же время, смена доминирующего субстрата в друзах на поверхность туники асцидий, по-видимому, обедняет и модифицирует видовой состав эпибионтов. Остается открытым вопрос о продолжительности существования таких друз, крупные живые организмы в которых представлены асцидиями. Можно предположить, что многие друзы существуют до момента гибели асцидий, которые занимают первый ярус (т.е. играют роль основания для остальных), после чего агрегации теряют целостность. Так как остатки погибших асцидий надолго не сохраняются, а четких морфометрических критериев возраста для этих животных также не существует, только продолжительные эксперименты могут позволить установить судьбу агрегаций, все баянусы в которых погибли.

**Заклучение.** Экспериментальное исследование систем живых организмов позволяет четко охарактеризовать отношения между представителями одного или разных видов. Воспроизводя в лабораторных или полевых условиях небольшую часть природного сообщества, исследователи могут контролировать и измерять те параметры, которые описывают изучаемое взаимодействие. Однако реально существующие в природе многовидовые комплексы часто оказываются слишком сложно организованы для того, чтобы успешно изучать их современными экспериментальными методами. С другой стороны, количественное описание структуры (как, в частности, показано выше) возможно и для достаточно сложных природных систем. Даже в тех случаях, когда из результатов наблюдений нельзя сделать строгий вывод о структурообразующих силах и взаимодействиях, получаемые морфологические данные диктуют выбор условий и гипотезы для возможного эксперимента, зачастую бессмысленного в их отсутствие (Underwood и др., 2000). Нами было выявлено множество особенностей структуры, свидетельствующих о ключевой роли биотических взаимодействий в организации изученного сообщества и его динамике. Количественное изучение организации сообщества бентосных беспозвоночных позволяет получить немало информации и об интегрирующих силах, действующих в данной системе, и о процессах, в ней происходящих.

### **Выводы.**

1. Большая часть агрегаций баянусов и асцидий найдена на раковинах погибших *Serripes groenlandicus* (Bivalvia). У 22% агрегаций первичный субстрат оказывается утрачен. Друзы располагаются на дне на расстояниях 20-30 см друг от друга.
2. Пространственное распределение большинства из 78 найденных в друзах видов прикрепленных организмов обнаруживает статистические закономерности. К основным типам субстрата, представленным в агрегациях – основанию друзы, домикам *Balanus crenatus* и туникам крупных асцидий – приурочено разное население. В частности,



массовые виды одиночных асцидий встречаются исключительно на домиках баянусов и на поверхности друг друга. Население домиков живых и погибших баянусов, равно как и разных зон на их поверхности, тоже оказывается различным. В основе таких закономерностей лежат особенности жизнедеятельности видов-эдификаторов, баянусов и асцидий.

3. Подвижное население полостей в агрегациях, заполненных илистым грунтом (всего встречено 142 вида), качественно и количественно отличается от фауны окружающего друзы грунта. Специфика фауны друз может объясняться как обилием здесь пустот и щелей, так и обогащением грунта продуктами жизнедеятельности баянусов.
4. Население грунта, окружающего агрегации (здесь найдено 157 видов), оказывается неоднородным. В пробах, взятых вплотную к друзам и на удалении от них, представители разных видов встречаются в различных соотношениях. Дистантное влияние агрегаций может выражаться в обогащении окружающего их грунта органическими веществами и в дестабилизации эдификаторами поверхностного слоя осадка в своих ближайших окрестностях.
5. Самые крупные и часто доминирующие в друзах организмы – асцидии – поселяются здесь только вслед за появлением и ростом баянусов. Молодь первых не обнаружена на основании друзы. Соотношения демографических показателей баянусов и асцидий в агрегациях свидетельствуют об антагонизме между этими неподвижными фильтраторами. С ростом биомассы асцидий в друзах растет как абсолютное число, так и доля крупных погибших баянусов. Крупные асцидии в основном обнаруживаются на домиках погибших рачков, тогда как мелкие – на живых. Такие отношения между руководящими формами подразумевают их закономерную смену в ходе истории развития каждой друзы.
6. Большая часть населения изученного сообщества вовлечена во взаимодействия с представителями видов-эдификаторов (серрипесов, баянусов и асцидий), что формирует закономерную пространственную структуру друз. Влияние населения агрегаций распространяется на расстояния, сравнимые со средними расстояниями между ними, а следовательно вся мозаика биоценотического покрова здесь оказывается подчинена характеру расположения агрегаций. Смена руководящих форм в друзах, доминирование, затем гибель баянусов и последующее доминирование асцидий, приводит к изменениям как неподвижного, так и подвижного населения, связанного с этими эдификаторами.
7. Количественный анализ пространственной структуры сообщества, положенный в основу настоящей работы, оказывается информативным источником сведений о функционировании многовидовой системы и подходящим методом для экономного ее описания.

**Материалы диссертации изложены в следующих работах:**

1. Гришанков А.В., Нинбург Е.А., Хайтов В.М., Артемьева А.В., Яковис Е.Л. Бентос

- Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) и его особенности // Вестник Санкт-Петербургского Университета. Сер. 3. – 1997. - Т. 1. - N. 3. - С. 3-13.
2. Николаева А.М., Хайтов В.М., Яковис Е.Л. Сравнение населения друз *Balanus crenatus* и окружающего грунта // Материалы II научной конференции ББС им. Н. А. Перцева МГУ им. М. В. Ломоносова. - 1997. - С. 49-50.
  3. Яковис Е. Л. Мшанки, встреченные в друзах *Balanus crenatus* в Белом море // Мшанки земного шара - тез. докл. междунар. конфер. - СПб. - 1997. - С. 70.
  4. Yakovis E. L. Species composition and spatial structure in subtidal aggregations of barnacles / / Comparison of enclosed and semi-enclosed marine systems. - BMB 15 and ECSA 27 Symposium abstracts. - Marienhamn. - 1997. - С. 80.
  5. Yakovis E. L., Khaitov V. M., Nikolaeva A. M., Fokin M. V. Barnacle aggregations alter benthic infauna // 33<sup>rd</sup> European Marine Biology Symposium abstracts. - Wilhelmshaven. - 1998. - С. 56.