

**Научно-практическая конференция по водным ресурсам, (включая  
биологические ресурсы) Соловецкого архипелага**

**«Состояние и рациональное использование  
пресноводных и морских экосистем (в т. ч.  
водных биологических ресурсов) Соловецкого  
архипелага»**

**сборник тезисов**

**Архангельск, 2014**

Юдахин Ф. Н., Боголицын К. Г., Щёголева Л. С. Экологические проблемы арктических и приарктических территорий России // Материалы совместного заседания Совета РАН по координации деятельности региональных отделений и региональных научных центров РАН и Научного совета РАН по изучению Арктики и Екатеринбург : УрО РАН, 2010. — С. 77–102.

## **МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В БЕНТОСНОМ СООБЩЕСТВЕ С НЕСКОЛЬКИМИ ВИДАМИ-ЭДИФИКАТОРАМИ ВБЛИЗИ СОЛОВЕЦКИХ ОСТРОВОВ (БЕЛОЕ МОРЕ)**

Е.Л. Яковис, А.В. Артемьева  
Санкт-Петербургский государственный университет  
Россия, 199034, СПб, Университетская наб., 7/9  
yakovis@rbcmail.ru

Изменения в сообществах живых организмов происходят по-разному в зависимости от масштаба наблюдений. Динамика на небольших участках биотопа иногда поддерживает тенденцию, характерную для сообщества в целом, а иногда взаимно компенсируется. Последовательность стадий аутогенных сукцессий определяется балансом отрицательных и положительных межвидовых взаимодействий. Некоторые виды, «эдификаторы» или «основатели», вступая во множество биотических отношений, определяют структуру и функционирование сообществ сильнее других и предоставляют ресурсы множеству зависимых видов. Эдификаторы в хорошо изученных экосистемах (как леса или коралловые рифы) представлены одним или несколькими функционально сходными, т.е. принадлежащими к одной и той же жизненной форме, видами. Однако, кроме таких сообществ, в природе распространены и более сложные, построенные вокруг нескольких функционально различных эдификаторов, к изучению которых наука едва подступилась (Angelini, 2011, Yakovis, 2008).

В сублиторали окрестностей Соловецких островов часто встречаются грунты, образованные промытой или заиленной ракушей (Гришанков и др., 1997). В частности, к югу от о. Пёсья луда на глубине 11–15 м на несколько квадратных километров простирается участок дна, покрытый заиленным песком, по которому разбросаны раковины погибших моллюсков и гравий. С 1998 года мы количественно описывали здесь структуру сообщества, собирая и исследуя все твердые субстраты, встреченные на учетных площадках (1,00–1,44 м<sup>2</sup>), а также население мягкого грунта в пробах площадью 1/182 м<sup>2</sup>. Выяснилось, что на квадратный метр поверхности дна обычно приходится несколько десятков субстратов, из которых большинство (62% от общего числа и 87% в терминах площади поверхности) составляют раковины погибших двустворок *Serripes groenlandicus*. Наиболее типичны лежащие выпуклой стороной вверх створки 5–6 см в длину, на которых насчитывается 8–12 колец остановки роста. Сами живые серрипесы обитают здесь же в заиленном песке с плотностью около 7 м<sup>-2</sup>. При жизни они не обрастают, так как их раковина скрыта в толще грунта; в то же время большинство найденных нами пустых створок несли на себе множество прикрепленных организмов. В первом ярусе, непосредственно на ракуше (и редком гравии), безоговорочно доминировали усонogie рачки *Balanus crenatus*. К ним прикреплялись, образуя второй и далее ярусы, также баянусы, ко-доминирующие одиночные асцидии *Styela spp.* и *Molgula*

*retortiformis*, а также красные водоросли. На поверхности баянусов, асцидий, багрянки и в полостях между ними обитали представители еще более двухсот видов макробентоса, в том числе мшанки, гидроидные полипы, губки, двустворчатые моллюски, многощетинковые черви и бокоплавы (Yakovis, 2005, 2008). Всего на 1 м<sup>2</sup> дна приходилось около 750 г обитателей твёрдых субстратов и только 90 г населения окружающего их илисто-песчаного грунта (вес приведен воздушно-сырой). Кроме описанных сростков прикрепленных организмов с основанием в виде раковины или гравия на дне находится множество их фрагментов без первичного субстрата. Обычно это домики погибших баянусов с 1–3 ярусами обрастания, часто включающего асцидий и багрянки.

Мы предположили, что, начиная с чистой створки погибшего *Serripes*, обрастание претерпевает длительную закономерную смену стадий, обусловленную биотическими отношениями, в особенности между несколькими присутствующими здесь эдификаторами. В самом деле представляется, что *Serripes groenlandicus*, *Balanus crenatus*, асцидии и багрянки совместно создают набор микробиотопов для большей части всего остального макробентоса, и структура и динамика сообщества должна во многом определяться их (эдификаторов) взаимодействием друг с другом. Наблюдаемое нами разнообразие населения субстратов в этом случае будет связано с соответствием каждого из них определенной стадии динамики обрастания. Чтобы проверить эту гипотезу, с 1998 по 2011 год на расстоянии до 20 м от выбранной точки (65° 01,20' N, 35° 39,70' E) мы закрепляли на дне чистые створки *Serripes groenlandicus* (5–6 см длиной) и извлекали для анализа поставленные ранее. Таким образом, всего исследовано 154 створки сроком экспозиции от 1 до 10 лет. С 1999 по 2010 мы, кроме того, ежегодно изучали население всех твёрдых субстратов на двух случайных площадках (1 м<sup>2</sup>) на расстоянии до 50 м от той же точки. На каждой из этих площадок также отбирали по 4 пробы илисто-песчаного грунта и количественно регистрировали всех его обитателей, чтобы иметь возможность сопоставить процессы, происходящие в масштабе сообщества с изменениями на отдельных субстратах.

На субстратах, экспонированных в течение 1–2 лет, обнаруживается в основном молодь *Balanus crenatus*, колонии нескольких видов мшанок, двустворки *Heteranomia squamula* и проростки красных водорослей. Прикрепленные организмы сосредоточены в одном ярусе непосредственно на первичном субстрате, а подвижные формы почти не встречаются. Количество баянусов сильно варьирует между субстратами и годами их установки, от единиц до нескольких сотен на раковину. Важно, что ни на первичном субстрате, ни на молодых баянусах на данной стадии практически не встречаются одиночные асцидии. При сроке экспозиции в 3–4 года поверхность первичного субстрата оказывается, в основном, занята баянусами, другие виды в первом ярусе встречаются много реже. Количество баянусов в первом ярусе составляет не больше нескольких десятков, они часто смыкаются домиками. Молодь баянусов обитает и во втором ярусе, на поверхности представителей своего вида. Здесь же можно встретить другие прикрепленные организмы, в частности изредка и молодь одиночных асцидий. В последующие годы баянусы продолжают доминировать в первом ярусе. Их количество стабилизируется и составляет обычно два-три десятка экземпляров на раковину. Часть баянусов погибает, причем домики погибших нередко сохраняются благодаря прирастанию к соседям. От разрушившихся же домиков остаются характерные следы в виде прикрепленных к субстрату нижних известковых табличек, особенно многочисленных на раковинах, экспонированных в течение 9–10 лет. Начиная со сроков экспозиции в 5–6 лет, асцидии встречаются на живых баянусах все чаще, и с увеличением срока экспозиции становятся все крупнее, приближаясь к паритету биомассы с баянусами

к 9–10 году. Большая часть биомассы асцидий, впрочем, оказывается сконцентрирована на домиках погибших, а не живых баянусов, причем доля этих пустых домиков в первом ярусе составляет к 9–10 году экспозиции около трети. Непосредственно на раковинах *Serripes* асцидии практически не встречаются. С 5 лет экспозиции баянусы первого яруса растут в основном в высоту. Наблюдаемые в эксперименте различия населения раковин разного возраста по видовому составу и ярусной структуре хорошо соответствует разнообразию обросших субстратов, обнаруживаемых в природе. Судя по возрастанию доли погибших баянусов в первом ярусе и следам их разрушения, сростки обрастателей со временем фрагментируются. Таким образом, разнообразие структуры обрастания природных субстратов в изучаемом сообществе представляет собой совокупность стадий направленных асинхронных многолетних изменений, начинающихся с гибели моллюска и появления его раковины на поверхности грунта.

Сообщество в целом за период наблюдений изменялось следующим образом. Во-первых, поступление молоди видов-эдификаторов более чем на порядок варьировало между годами, но всплески и провалы пополнения у баянусов и асцидий совпадали, несмотря на то, что личинка первых оседает после нескольких недель, а личинка вторых – после 1–2 дней жизни в планктоне. Чаще всего положительные пики количества молоди следовали за теплой осенью. Во-вторых, средняя общая площадь твердых субстратов на единицу площади дна выросла с 1999 по 2010 годы с 363 до 879 см<sup>2</sup>·м<sup>-2</sup>, пропорционально выросла (от 210 до 727 г·м<sup>-2</sup>) и биомасса баянусов, тогда как биомасса асцидий оставалась на уровне около ста грамм на м<sup>2</sup> (Yakovis, 2013). За 2–3 года после пика пополнения самоизреживание нивелировало всплеск численности баянусов по крайней мере в первом ярусе. В-третьих, в населении мягкого грунта между твердыми субстратами произошла постепенная смена доминирования от многощетинковых червей *Praxillella praetermissa* и *Rhodine loveni* к *Polydora quadrilobata*.

Наиболее важной для структуры сообщества чертой многолетней динамики обрастания твердых субстратов нам представляется последовательность доминирования эдификаторов. Дело в том, что баянусы и асцидии привлекают различающийся набор зависимых видов (Yakovis, 2005, 2008); ко-доминирование асцидий на поздних стадиях развития обрастания локально приводит к широким изменениям видового состава. Для того, чтобы понять, какие процессы лежат в основе наблюдаемой динамики, необходимо исследовать межвидовые взаимодействия между эдификаторами. В 2010–2013 гг. мы поставили эксперименты, в ходе которых экспонировали на дне в течение года очищенные от эпифауны створки раковин *Serripes* и друзья взрослых *Balanus crenatus*. Выяснилось, что молодь асцидий к концу экспозиции обнаруживается практически только на последних, однозначно указывая на положительное влияние взрослых баянусов на пополнение асцидий. Если же створки *Serripes* и баянусов экспонировать в природе не открыто, а в клетках, затянутых сеткой с ячейей 2 мм, то молодь асцидий в изобилии обнаруживается и на ракушке тоже, что не характерно для изучаемого сообщества.. Это, скорее всего, означает, что поселению асцидий в первом ярусе обрастания препятствуют какие-то подвижные хищники, которые уничтожают их на гладких поверхностях эффективнее, чем на складчатых домиках баянусов. Для точного выяснения механизма сукцессии необходимы дальнейшие полевые эксперименты с огораживанием субстратов в присутствии и отсутствии потенциальных ключевых хищников.

Без изучения естественных ненарушенных сообществ невозможно установить закономерности, позволяющие эффективно контролировать результаты влияния экономической деятельности человека на природу. За все продолжительное время исследований мы не столкнулись со следами антропогенного воздействия на наш объект,

что чрезвычайно важно для успеха длительных трудоемких экспериментов. Белое море в целом и окрестности Соловецких островов оказываются, таким образом, ценнейшим полигоном для фундаментальных экологических исследований.

### Список литературы

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, Вып. 1 (№ 3), 1997, с. 3–13.

Angelini C.A., Altieri A.H., Silliman B.R., Bertness M.D. Interactions among foundation species and their consequences for community organization, biodiversity, and conservation // *BioScience*, т. 61, № 10, 2011, с. 782–789.

Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Grishankov A.V., Shunatova N.N. 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, 2005, с. 210–224.

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

Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Varfolomeeva M.A., Shunatova N.N. Synchronous annual recruitment variation in barnacles and ascidians in the White Sea shallow subtidal 1999–2010 // *Hydrobiologia*, т. 706, № 1, 2013, с. 69–79.