

Санкт-Петербургский государственный университет  
Биолого-почвенный факультет

Аристов Д.А.

Экологические и поведенческие аспекты взаимоотношений  
*Amauropsis islandica* (Müller, 1776) (Prosobranchia: Naticidae)  
и его жертв на литорали Южной губы о. Ряжкова  
(Кандалакшский залив, Белое море)

Научный руководитель: Полоскин А.В. ,  
ст. преп. каф. зоологии беспозвоночных  
СПбГУ

Рецензент: Максимович Н.В., д.б.н.,  
доцент, зав. каф. гидробиологии  
СПбГУ

# Содержание

<b>Введение.....</b>	<b>3</b>
<b>Обзор литературы.....</b>	<b>5</b>
<b>Материалы и методы.....</b>	<b>21</b>
<b>Результаты.....</b>	<b>26</b>
<b>Обсуждение.....</b>	<b>40</b>
<b>Благодарности.....</b>	<b>47</b>
<b>Основные результаты и выводы.....</b>	<b>48</b>
<b>Литература.....</b>	<b>49</b>

## Введение

Изучение межвидовых взаимоотношений и влияние их на ход многолетних изменений обилия видов является одной из актуальнейших проблем современной экологии. Ввиду особой сложности надорганизменного уровня организации живого, подобные исследования носят комплексный характер. Анализ многолетних изменений, происходящих в популяциях отдельных видов, зачастую требует данных, получить которые в полевых условиях довольно сложно. Это заставляет исследователей организовывать различные эксперименты. Однако, экспериментальные наблюдения изначально не учитывают всей совокупности природных факторов, а, следовательно, дают лишь упрощенное представление о состоянии изучаемых систем. Существенно облегчает задачу исследование «модельных» процессов, когда хотя бы природа взаимодействия и самые общие следствия очевидны (Петросян, Захаров, 1999).

Одна из проблем, связанная с подобными взаимодействиями – это давно разрабатываемая экологами проблема питания организмов. Комплексные подходы к изучению питания животных успешно применяются в трофологии (Гаевская, 1973). Вместе с тем, воздействие потребителя на ресурс может быть завуалированным от наблюдателя большим количеством фоновых процессов, происходящих в сообществе. Не забывая о том, что воздействие потребителя может иметь многочисленные отдаленные последствия на сообщество в целом (Lubchenko, 1978; Paine, 1974; Джиллер, 1988), многие исследователи выбирают в качестве отправной задачи изучение упрощенной системы двух или более видов, взаимодействующих по типу «потребитель-пища», в частности, системы «хищник-жертва». Такая система удобна для изучения еще и тем, что достаточно большое число хищников питается относительно небольшим числом видов жертв («специалисты») (Schoener, 1971; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

Наблюдая за изменениями, происходящими в системе «хищник-жертва», исследователь рассматривает природную модель, демонстрирующую возможные эффекты взаимодействия в конкретных природных условиях.

Пожалуй, наиболее распространенными методами изучения динамики популяций хищника и жертв являются методы математического моделирования. Модели позволяют производить прогнозы поведения системы и выявлять дополнительные факторы взаимодействий, такие, например, как внутривидовая конкуренция за источник питания, использование неоднородности среды жертвами в качестве убежищ и др. В связи с этим очевидно, что описание поведения системы хищник-жертва требует гораздо больше данных, чем простой анализ динамики обилия взаимодействующих видов. Именно поэтому, например, наиболее известная модель Лотки-Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926), описывающая взаимодействие хищника и жертвы простой системой дифференциальных уравнений, которые допускают, что убыль жертв происходит только за счет питания хищника, кажется многим исследователям чересчур упрощенной (Schoener, 1971; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). В связи с этим происходит усложнение модели за счет привлечения для анализа сведений о рационе хищника, его предпочтениях и т.п. (Колмогоров, 1972; Sandvik et al., 2004). Между тем, применение таких моделей для описания взаимодействия хищника и жертвы в природе сопряжено с большими сложностями, так как требуемые для решения

уравнений соответствующие данные зачастую удается получить лишь в экспериментальных условиях.

В отдельных случаях, такие аспекты взаимодействия хищника и жертвы, как скорость потребления пищи, избирательность или безвыборность питания, использование кормовых пятен и другие, хорошо поддаются описанию и без наблюдений в лабораторных условиях. Это – случаи так называемого «регистрируемого» хищничества, то есть ситуация, когда животные оставляют на инертных структурах жертв характерные следы, однозначно свидетельствующие об атаке конкретного хищника. В основном, исследования регистрируемого хищничества и определение по следам жизнедеятельности видовой принадлежности консумента, проводятся на птицах и млекопитающих (Формозов, 1951; Новиков (ред), 1975). Примером может быть исследование погадок представителей семейств ночных и дневных хищных птиц для уточнения их рациона и соотношения численности тех или иных видов-компонентов питания в районе местообитания хищника (Дементьев, Ильичев, 1986). Что касается беспозвоночных, то явление регистрируемого хищничества используется при изучении питания паразитоидов, на примере которых тема взаимодействия между хищником и жертвой гораздо более разработана (Hassel, 1978). Кроме этого, регистрируемое хищничество присуще так называемым «сверлильщикам», то есть животным, просверливающим твердые покровы своих жертв для питания ими (Kabat, 1990). В основном, такая пищевая стратегия присуща брюхоногим моллюскам группы Neogastropoda, таким семействам, как *Muricidae*, *Buccinidae*, *Thaididae* и др., а также мезогастроподам сем. *Naticidae* (Fretter&Graham, 1962; Morton, Chan, 1997).

Феномен регистрируемого хищничества особенно актуален при изучении питания *Naticidae*, поскольку в отличие от вышеописанных семейств, эти гастроподы – облигатные сверлильщики (David, 1999; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). Явление регистрируемого хищничества, и широкое распространение натицид позволяют использовать их в качестве «модельного» объекта для изучения взаимодействий хищника и жертв.

В Белом море отмечены 4 вида сем. *Naticidae* (*Cryptonatica clausa* (Broderip et Sowerby, 1829), *Lunatia pallida* (Broderip et Sowerby, 1829), *Pseudopolinices nanus* (Moller, 1842), *Amauropsis islandica* (Muller, 1776)) (Федяков, 1986; Голиков, 1987). Некоторые вопросы питания натицид (спектр пищевых объектов, аспекты пищевого поведения) были изучены, исходя из анализа просверленной ракуши, найденных при траловых сборах макрозообентоса (Полоскин, 1995). Однако, дальнейшее изучение сублиторальных поселений хищников связано с большими затруднениями вследствие сложности количественного учета хищников ввиду их невысокой плотности, а также того, что поселения натицид в сублиторали в основном смешанные. Недавно была показана возможность образования литоральных поселений для некоторых видов беломорских натицид (Алякринская, 2002; Аристов, Полоскин, 2003). Наконец, в 2000 году в г. Южной о. Ряжкова (вершина Кандалакшского залива Белого моря) было обнаружено моновидовое поселение *A. islandica*, причем плотность хищника была необычно высокой ( $27.3 \pm 6.7$  экз. м<sup>-2</sup> против  $2.4 \pm 1.6$  для литорального поселения *C. clausa* в губе Подпахта Керетского архипелага и  $1.0 \pm 0.7$  для *L. pallida* в губе Круглая Керетского архипелага). Таким образом, впервые появилась возможность

использования указанного полигона для многолетних наблюдений за состоянием системы хищного моллюска и его потенциальных жертв.

В связи со всем вышесказанным, нами было предпринято настоящее исследование с целью охарактеризовать экологические и поведенческие аспекты двухвидовой системы *A. islandica* и *M. balthica*. В рамках цели были поставлены следующие задачи:

- Описать спектр питания и рацион *A. islandica*
- Выявить характер взаимодействия *A. islandica* со своими жертвами на уровне особей и поселений
- Описать и проанализировать динамику системы
- На основании полученных данных предложить возможное развитие данной системы

## Обзор литературы

В свете проблемы межвидовых взаимодействий, а именно, взаимодействий хищника и жертвы представляется важным вопрос, кого следует считать хищником? Между тем, общепринятого определения хищника и хищничества не существует. Известно, что отправной точкой определения является отнесение явления к определенному классу понятий (Любищев, 1982). Тогда хищничество – это один из способов гетеротрофного питания, присущий довольно большому кругу объектов, в том числе насекомоядным растениям и грибам (Гиляров (ред.), 1986). Примерно так определяют хищничество в обширных трудах по экологии (Дажо, 1975; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Однако, обычно под хищниками подразумевают лишь животных. В данном случае понятие хищника связано со стратегией питания, включающей определенные стадии поведения, и относящееся, таким образом, к поведению животных. Некоторые специалисты по поведению (Дьюсбери, 1981) относят хищничество к одному из способов питания, присущему плотоядным организмам. Таким образом, область понятия существенно сужается, так как в качестве жертвы при таком определении могут быть только животные. В существенно более широком относительно объекта потребления смысле трактуют хищничество специалисты в области экологии. Так, например, Р. Дажо (Дажо, 1971) относит хищничество к одному из типов антагонистических взаимоотношений между видами, когда один из видов получает пользу, а другой погибает. Существенным дополнением к приведенному определению кажется то условие, что жертва должна быть живой перед первым нападением хищника (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Приведенное здесь определение хищничества кажется нам более предпочтительным, поэтому его мы и будем в дальнейшем придерживаться.

Классификация хищников может осуществляться на разных основах. Во-первых, их можно разделить на всеядных, растительноядных и плотоядных (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Такая классификация довольно удобна и часто используется на практике, однако в свете экологических исследований указанные типы хищничества имеют практически одинаковые следствия. Другие авторы, по-видимому, полагая хищниками лишь плотоядных животных, придерживаются «поведенческой» классификации их питания, базирующийся на оценке того, как хищник настигает

жертву (Бескупская, 1963, Гиляров (ред.), 1986). При таком разделении хищники делятся на засадчиков и преследователей. Несмотря на то, что подобное разделение имеет важные экологические следствия, и в дальнейшем мы будем пользоваться указанными терминами, на наш взгляд именно в силу того, что рассматриваются не все хищники, а лишь плотоядные, классификация не охватывает всех случаев хищничества. Более полной, на наш взгляд, является «функциональная» классификация, учитывающая то, «как питается» хищник (Смирнов, 1973). Такая классификация учитывает, в основном, механизмы поглощения пищи, при этом понимая хищников в принятых нами границах определения. Удачным, на наш взгляд является разделение хищников на макрофагов, микрофагов и тех, кто питается растворенной пищей. Из них макрофаги делятся на способных к заглатыванию добычи целиком, жующих, скребущих и животных с внешним пищеварением. Микрофаги могут заглатывать объекты путем фильтрации или заключать пищевые частицы в слизь, впоследствии заглатывая их. Кроме того, микрофаги могут питаться, высасывая жидкое содержимое жертвы (Prosser, 1950 по Fretter & Graham, 1962). Дж. Н. Томпсон (Thompson, 1982 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989) предлагает 4 основных типа хищничества: истинные хищники, хищники с пастбищным типом питания, а также паразиты и паразитоиды. Истинные хищники убивают свою жертву более или менее сразу после того, как нападут на нее, хищники с пастбищным типом питания съедают, как правило, только часть своей жертвы, в то время, как оставшаяся часть может регенерировать. В отличие от хищников с пастбищным типом питания, нападающих в течение жизни на большое количество жертв, паразиты и паразитоиды используют для питания всего лишь одну или несколько особей жертв в течение жизни. Паразитоиды отличаются от паразитов тем, что обязательно убивают своих жертв (чего нельзя сказать о паразитах), а от истинных хищников тем, что гибель хозяина происходит не сразу, а по мере развития личинки паразитоида (чаще всего перепончатокрылых насекомых, но также, например, и волосатиков) внутри тела хозяина. Эта классификация, таким образом, не противоречит приведенной выше «поведенческой», а дополняет ее. Именно, засадчики и преследователи являются истинными хищниками по определению Дж. Н. Томпсона (Thompson, 1982 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Таким образом, объектами исследования большинства работ по питанию хищников являются истинные хищники, жертвы и поселения жертв.

Антагонистические взаимоотношения между хищником и жертвой давно уже стали модельными в экологических, поведенческих и эволюционных исследованиях (Шовен, 1972; Мантейфель, 1973; Тинберген, 1978; Северцов, 1981; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Зорина, Полетаева, Резникова, 1999). Очевидно, это связано с тем, что, во-первых, отправные постулаты хищничества в виде негативного воздействия на жертву очевидны, а во-вторых, актуальность проблеме придает то, что природопользование по своим экологическим следствиям во многом схоже с хищничеством (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Широко известно, что многие эволюционные приобретения удается обычно приурочить либо к механизмам, облегчающим добывание жертв, либо к защитным механизмам. Такие, как правило, согласованные изменения, своего рода, «гонка вооружений», проявляется практически в каждой исследуемой системе «хищник-жертва» (Лоренц, 1998; Benard, 2004). С эволюционной точки зрения, такие изменения затрагивают взаимодействующие объекты

на уровне видов (серьезный обзор многочисленных следствий коэволюционных изменений хищника и жертвы приведен в работе П. А. Абрамса (Abrams, 2000)). Гораздо менее значительные, однако зачастую более зрелищные изменения происходят при рассмотрении системы «хищник-жертва» с точки зрения экологии. Оценкой влияния хищника на сообщество занимается трофология (Пирожников, 1973). В широкий круг интересов трофологии входит, в том числе, поведенческие особенности хищников (Мантейфель, 1973), а также особенности их экологии в свете роли в сообществе, и, что особенно важно, количественные оценки взаимодействия хищник-жертва, исходя из расчетов продуктивности трофических уровней жертв и т.п (Пирожников, 1973).

Существуют некоторые данные о том, что хищник определяет структуру сообщества так, что в его отсутствие могут изменяться не только сравнительные плотности и характер распределения в пространстве отдельных видов в сообществе, но также и в целом таксономический состав сообщества, причем необязательно напрямую связанных с хищником видов. Одним из таких случаев является изменение видового состава водорослей в некоторых прибрежных водоемах в зависимости от численности брюхоногих моллюсков из р. *Littorina* (Paine, 1966; Lubchenco, 1978). При этом численность самих литторин регулируется хищными крабами *Carcinus maenas*, которых, в свою очередь поедают чайки, если у крабов нет возможности урывать. Другим примером является влияние морских звезд на сообщество обрастателей (Paine, 1974). Морские звезды, выедая некоторые виды моллюсков, препятствуют зарастанию участков определенными видами водорослей и способствуют росту морских желудей, что привлекает хищных брюхоногих моллюсков сем. *Thaididae*. Таким образом, опосредованное влияние хищников может быть заметным фактором и играть важную роль в формировании сообщества.

Популяции и гемипопуляции жертв испытывают определенные воздействия со стороны хищника, однако, хищник также реагирует на изменения параметров популяции жертв, таких как количество, качество особей и характер их распределения в пространстве. Получающиеся согласованные изменения являются предметом многочисленных моделей, предсказывающих поведение подобных систем. Вопреки мнению о том, что воздействие хищника негативно, это может частично компенсироваться, к тому же присутствие хищника может повлиять на скорость размножения жертв (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), так что убыль жертв происходит нелинейно. Одними из первых опытов по изучению динамики численности хищника и жертвы являются опыты с инфузорией *Didinium nasutum*, питающейся *Paramecium caudatum* (Gause, 1934 по Дажо, 1971). В экспериментах наблюдались периодические колебания численности, как жертвы, так и хищника. Сходные циклические, или реципрокные, колебания наблюдаются в системе *Typhlodromus-Eotetranychus* (2 видов клещей) (Huffaker, 1958). Наиболее известной моделью, описывающей динамику системы «хищник-жертва» является модель Лотки-Вольтерра. Наиболее простая модель В. Вольтерры (Вольтерра, 1976) гласила, что если жертве будут предоставлены неограниченные пищевые ресурсы, если хищник будет питаться только жертвой и если у жертвы отсутствует естественная смертность, то в системе будут, во-первых, наблюдаться циклические колебания численности хищника и жертвы, а, во-вторых, система в целом будет находиться в положении устойчивого равновесия относительно нарушений извне (Петросян, Захаров, 1997).

Модель А.Н. Колмогорова (Колмогоров, 1972 по Петросян, Захаров, 1997) вводит дополнительные коэффициенты, отражающие характеристики прироста и количество пищи для жертвы. Существует модель, учитывающая то, что наблюдаемые колебания численности хищника имеют некоторый период запаздывания по сравнению с колебаниями численности жертв (May, 1981 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Иной тип моделей – графический, основанный на том, что при существующих периодических колебаниях, отложив по осям плотность жертв и значения смертности жертв за генерацию хищника, можно получить график изменения состояния системы, так называемый «фазовый портрет». При последовательном соединении точек, соответствующих численностям жертвы и уровню потребления жертв хищником, в случае затухающих периодических колебаний, «фазовый портрет» будет иметь вид спирали, закрученной по или против часовой стрелки (Hassel, 1985). Следует отметить, что подобный анализ можно усовершенствовать, используя метод угловых частот (Sandvik et al., 2004) при котором анализируются средние углы векторов, образующих спираль линий. Подобный анализ хорошо применим в экспериментальных условиях, в данном случае система была представлена бактериофагом, уничтожающим кишечную палочку *Esherichia coli*.

Описанные выше модели как правило, не могут до конца объяснить наблюдаемые согласованные изменения численности в популяциях хищника и жертвы. Этому есть несколько объяснений, и прежде всего, необходимо остановиться на том, что модели оперируют константным уровнем потребления жертв. Между тем, судя по наблюдениям в природе, это не так. Существует ситуации, когда при увеличении плотности жертв увеличение прироста хищников не происходит – ситуации насыщения. Оказывается, что разные хищники реагируют на повышение доступности и обилие жертв по-разному. В связи с этим была разработана классификация, включающая 3 типа функциональных ответов хищника на увеличение доступности и обилия жертв (Holling, 1959 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Для первого типа характерно монотонное возрастание с медленно убывающей производной, что, по-видимому, справедливо для многих животных, у которых время обработки добычи до момента получения следующей жертвы является главным фактором, ограничивающим скорость питания. Например, личинка стрекозы, получающая корм, будет уменьшать скорость потребления, поскольку время обработки пищи в желудке является лимитирующим фактором получения следующей порции корма (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Петросян, Захаров, 1997). Функциональный ответ типа 2 характеризуется линейным ростом уровня потребления жертв хищником до некой пороговой величины, когда этот рост практически прекращается. Такой ответ можно наблюдать у фильтраторов, когда поглощение связано с необходимостью освободить фильтрационный аппарат, а скорость поступления жертв в него линейно связана с количеством жертв в природе (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Наконец, третий тип функциональных ответов хищника заключается в том, что рост уровня поглощения добычи хищником происходит по сигмовидной кривой, имеющей некоторую точку перегиба (Петросян, Захаров, 1997). Считается, что при уменьшении доступности и обилия жертв, хищник способен более успешно их добывать, или переходить на питание другими, более доступными и обильными видами жертв. Таким образом, этот тип ответов характерен для хищников, способных к направленному поиску жертв (Петросян, Захаров, 1997).



Еще одним приближением модели системы «хищник-жертва» к природной ситуации является отмена допущения об однородности физической среды, в которой сосуществуют виды. Действительно, в природе неоднородность среды вызывает агрегированность распределения особей в пространстве. Подобные агрегации могут служить частичными убежищами для жертв от хищников, что продемонстрировано в работе, посвященной исследованию взаимодействий в совместном поселении двух видов клещей (Huffaker, 1958). Хищный клещ *Typhlodromus* в однородной среде эффективно находил и уничтожал другого клеща из рода *Eotetranychus*. Когда же однородность среды была существенно нарушена таким образом, что жертвы могли перераспределяться в пространстве более легко, чем хищники, система пришла к устойчивым периодическим колебаниям численности. Скорее всего, при этом жертвы имели какие-то свободные от хищников участки, где они были некоторое время защищены, и за счет чего могло происходить пополнение их численности. Важность наличия убежищ у жертв для успешного сосуществования видов хищника и жертвы показана в полевых экспериментах на личинках мух и хищных плоских червях (Hart, Merz, 1998). Близкие по результату данные наблюдений в природе были получены при анализе взаимоотношений морских звезд и моллюсков (Murdoch, Oaten, 1975). Морские звезды питаются в пределах скопления моллюсков до тех пор, пока полностью не уничтожат их. После этого, они покидают участок в поисках жертв. Однако, поскольку пул личинок производится другой частью популяции, они заселяют освобожденные места и имеют возможность роста до прихода новых генераций хищника. В общем, эти данные говорят об относительной устойчивости метапопуляции жертв (McCauley et al., 2000), что особенно важно для морской экологии при рассмотрении систем, в которых виды жертв обеспечиваются «неуничтожимым» пулом личинок.

Рассуждения о типах функциональных ответов и других проблемах взаимодействия между хищником и жертвой, безусловно, должны быть дополнены рассмотрением этих взаимодействий с точки зрения особей. Экологические аспекты взаимодействия хищника и жертвы на уровне особей во многом обуславливаются поведением этих организмов. Довольно давно экологи пытаются предугадать действия хищника с точки зрения «оптимальной» пищевой стратегии (MacArthur, Pianka, 1966; Charnov, 1976 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Т. Шенер в своем обзоре, посвященном пищевым стратегиям (Schoener, 1971), отмечает, что для решения вопроса об «оптимальной» пищевой стратегии необходимо сформулировать, во-первых, что должно быть минимизировано, а что – максимизировано? Во-вторых, нужно понять, как в математической форме выразить кривую, описывающую выгоды и траты организма? В-третьих, необходимо вычислить, как найти экстремум вышеописанной функции. В простейшем случае, энергетическая выгода от поглощения жертвы должна быть отнесена к общему времени, затраченному на питание в общем (Schoener, 1971). Однако, время, затраченное на питание, может быть разделено на время *поиска* добычи и время ее *обработки*, включающее в себя время на преследование, поимку и поедание (MacArthur, Pianka, 1966). Согласно теоретическим выкладкам (Schoener, 1971), хищники по вышеуказанным параметрам могут быть разделены на 2 типа: первый тип характеризуется тем, что время, затраченное на питание, не включает в себя время поиска добычи. Такая

ситуация может возникнуть, если хищник охотится из засады, плотность жертвы очень велика (например, для хищников с пастбищным типом питания), или хищник в поисках жертвы может проявлять другую активность, не связанную с питанием. Такие хищники должны, согласно модели, иметь довольно узкий спектр питания (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). В противоположность этому типу, если хищник, в основном, в процессе питания тратит время на поиск добычи, наиболее выгодна стратегия с включением в диету как можно больше объектов, без оценки их относительной выгоды (Schoener, 1971). Таким образом теория оптимального фуражирования, пользуясь вышеуказанными методами, дает прогнозы относительно оптимального спектра питания хищника исходя из особенностей его биологии. Кроме того, в некоторых случаях применение данной теории для объяснения предпочтений в отношении размеров жертв и их доступности для хищника оказывается довольно удачным (Kitchell et al., 1981, Kitchell, 1987; Dolmer, 1998; Tomyama, Sasaki, Omori, 2004; Diaz-Fleischer, 2005).

Несмотря на то, что влияние хищника на все уровни организации жертв очевидно, строгих доказательств такого воздействия в природе не так много. В качестве примера можно назвать уже упоминавшиеся работы, посвященные морским бентосным сообществам (Paine, 1974; Lubchenko, 1978). Сравнивая динамику численности полихет *Scoloplos* и *Notomastus*, Дж. Дж. Бьюкема с соавторами показал, что хищный многощетинковый червь р. *Nephtys* оказывает более сильное воздействие на поселения полихет, чем варьирование среднетемпературной температуры в течение периода наблюдения (Beukema, Essink, Dekker, 2000). Кроме того, существуют работы по влиянию хищников на отдельные группы беспозвоночных (Comitato, Ambrose, 1985; Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; Thiel, 1998; Tomyama, Sasaki, Omori, 2004). Исследователи пресноводного планктона (Blumenshine, Hambright, 2003) показали, что планктонные беспозвоночные хищники могут иметь решающее влияние на численность фитопланктона в озерах. Большинство же работ по влиянию хищников в той или иной форме содержат экспериментальную часть. Чтобы исследовать влияние хищничества, необходимо сравнивать определенные характеристики сообщества или популяции отдельного вида в присутствии хищника и без него (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Однако, в природе ситуации, когда остальные параметры среды, кроме присутствия или отсутствия хищного вида одинаковы, практически не встречаются. Отсюда вытекает необходимость постановки экспериментов, которые в большинстве случаев включают в себя также расчет уровня потребления жертв хищником (Dolmer, 1998; Buck et al., 2003; Rotjan, Blum, Lewis, 2004). Известно, что в экспериментальных исследованиях уровень потребления жертв может значительно отличаться от природного, так как хищник может демонстрировать ненормальное поведение, быть зараженным паразитом и т.п. (Kabat, 1990). Вышесказанное вынуждает некоторых исследователей искать такие виды хищников, уровень поглощения добычи которых может быть оценен непосредственно в природе.

### Регистрируемое хищничество

В природе существует довольно много случаев, когда хищник, питаясь жертвой, оставляет «следы» жизнедеятельности, по которым вполне удовлетворительно можно оценить уровень потребления пищи. Однако, за исключением совсем небольшого числа работ (Vignali, Galleni, 1986; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003), специальные упоминания о том, что результаты были получены путем оценки обилия поврежденных инертных структур жертв со следами атак, оставленных хищником, практически отсутствуют в литературе. Во многих работах явление регистрируемого хищничества налицо, однако авторы о нем умалчивают (Peters, 1980 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Sandvik et al., 2004). Поскольку в большинстве случаев описанное явление интересует исследователей лишь тогда, когда не только влияние, но и даже простой учет численности хищника вызывает существенные затруднения, в наиболее полной мере регистрируемое хищничество находит применение при изучении питания млекопитающих и птиц (Формозов, 1952; Дементьев, Ильичев, 1986; Ошмарин, Новиков, 1990; Nakaoka, Mukai, Chunchabundit, 2002). В одной из работ, посвященных сублетальному хищничеству, интенсивность питания камбалы *Platichthys bicoloratus* оценивалось по количеству обкусанных сифонов двустворки *Nuttallia olivacea*, причем процент удаленных сифонов являлся отражением уровня потребления хищника (Томуама, Sasaki, Omoi, 2004). Что касается регистрируемого хищничества беспозвоночных, то эта проблема относительно слабо освещена в литературе. В исключительных случаях данные о размерах хищника могут быть получены с помощью изучения следов его жизнедеятельности (например, данные о размерах крупных головоногих моллюсков *Architeutis* по отпечаткам от хитиновых крючьев и присосок на коже кашалотов (Акимушкин, Филиппова, 1988). В основном же, такие данные имеются относительно паразитоидов (оценка уровня смертности в данном случае происходит по количеству зараженных особей жертв) (Hassel, 1985) и «сверлильщиков».

Литоральный осьминог *Octopus dierythraeus* способен как вытягивать моллюсков из их раковины, так и просверливать их. Регистрируемое хищничество осьминога дает возможность проследить смену паттернов поведения с вытаскивания жертвы из раковины на просверливание створок при увеличении размеров добычи – брюхоногого моллюска (Steer, Semmens, 2003). Обширную сводку по питанию хищников-«сверлильщиков» дал А. Кэбет (Kabat, 1990). В основном, к ним относятся различные брюхоногие моллюски, но отмечены также некоторые виды нематод, десятиногих раков, полихет, один вид плоских червей, и сверлящих губок.

Брюхоногие моллюски семейства *Cassidae* с помощью кислоты растворяют и удаляют известковые пластинки морских ежей, питаясь их внутренними тканями (Kabat, 1990). Представители семейства *Capulidae* питаются моллюсками, иглокожими (Kabat, 1990) и полихетами, имеющими кальциевый домик (Б.И. Сиренко, устное сообщение). Наконец, целые группы гастропод освоили механизм сверления. Это, прежде всего, представители семейств *Muricidae* и *Naticidae*, но также и *Nassariidae* и *Buccinidae* (Morton, Chan, 1997; Petersen, Black, 1995, по Morton, Chan, 1997). Мурициды имеют широкий спектр питания, в который входят, в основном, моллюски, брахиоподы и, изредка, усонogie раки (Dunkin, Hughes, 1984). Оставляемые

при этом на поврежденных раковинах отверстия сверления имеют цилиндрическую форму, а незавершенные отверстия характеризуются отсутствием центрального возвышения (Kabat, 1990). Показано, что при питании усонагими рачками способ прободения известкового панциря (через оперкулюм, или боковые пластинки) зависит от индивидуального опыта хищника (Dunkin, Hughes, 1984). Также известно, что мурициды могут питаться и не прободая раковины жертв, получая доступ к мягким тканям жертв после смерти животного (Yamamoto, 2004).

Кроме того, регистрируемым является питание четырех видов голожаберных моллюсков. *Phestilla lugubris*, *Phestilla minor*, *Cuthona poritophages*, *Pinufius rebus* питаются на коралле рода *Porites*. У трех более мелких видов, зубы радулы значительно мельче, чем у близкородственных видов, а в случае *Phestilla lugubris* (представители этого вида крупнее) зубы значительно больше зубов особей близкородственных видов. По-видимому, это адаптация для кормления в тонком слое живой ткани, которая покрывает коралловый скелет. Три меньших вида выедают полип в каждой чашечке его зооидов, тогда как большой размер радулярных зубов *P. lugubris* позволяет ему скоблить сразу несколько зооидов (вместе с известковым скелетом) (Rudman, 1981). Насколько нам известно, несмотря на то, что специфические повреждения коралла в данном случае отвечают воздействиям на него разных видов хищников, данные об экологических следствиях таких различий отсутствуют. В итоге, следует отметить, что феномен регистрируемого хищничества довольно широко представлен в природе, однако вопрос о роли этого явления в оценке взаимодействия хищника и жертв, по всей видимости, в литературе не обсуждался.

#### *Naticidae, их приспособления к питанию и распространение*

Представители семейства *Naticidae* Forbes, 1838 – брюхоногие моллюски (Mollusca: Gastropoda), относящиеся к подклассу Pectinibranchia (Миничев, Старобогатов, 1984, по Голиков, 1987). По другой системе, принятой в зарубежной литературе, данные моллюски относятся к подклассу Prosobranchia (Fretter&Graham, 1962; Ruppert, Barnes, 1994). Также следует указать принадлежность этого семейства к обширному подотряду Mesogastropoda (отряда Monotocardia), указываемому некоторыми авторами (Fretter&Graham, 1962). А.Н. Голиков и Я.И. Старобогатов (Голиков, Старобогатов, 1975, по Golikov, Sirenko, 1988) предлагают поместить семейство в отряд Naticiformes (=Aspidophora Fisher, 1884), куда, помимо *Naticidae*, также входит отдельно выделенное семейство *Polynicidae* Gray, 1847. Поскольку вопрос относительно систематики группы нельзя считать до конца устоявшимся (Голиков, Сиренко, 1983; Егорова, 2000), мы считаем целесообразным в дальнейшем вслед за А.Н. Голиковым (1987) рассматривать натицид как единое семейство *Naticidae*. Осталось заметить, что система семейства до конца не устоялась, в настоящий момент она претерпевает существенные перестройки в связи с открытием новых видов в Южном полушарии. По имеющимся в распоряжении данным, в состав семейства *Naticidae* входит около 200 нынеживущих видов (Шилейко, 1977; Kabat, 1991).

Представители семейства *Naticidae* – гастроподы с овальной или шаровидной раковиной, характеризующейся довольно низким завитком и практическим отсутствием перламутрового слоя. Периостракум у некоторых видов развит, у некоторых не выражен (р. *Lunatia*, *Pseudopolynices*).

Пупок частично или полностью прикрыт париетальной или колюмеллярной частью устья. Крышечка может быть как конхиолиновая, так и обызвествленная (р. *Cryptonatica*), спиральная, с эксцентрическим ядром (Голиков, 1987). Нога натицид представляет собой многофункциональный орган, служащий для локомоции, закапывания, защиты дыхательных путей во время нахождения натициды в грунте, а также принимающий непосредственное участие в питании хищников (Алякринская, 1990а). Нога может увеличиваться в объеме в несколько раз. Это достигается путем накачки воды в особые лакуны, связанные с внешней средой тонкими каналами (Алякринская, 1990а). Передняя часть ноги преобразована в проподиум, прикрывающий голову. Ктенидий гребенчатый, осфрадий двоякоперистый, довольно развитый, что связано с необходимостью тонкой рецепции сигналов при хищничестве (Камардин, 1999). Радула тениоглоссная (Fretter&Graham, 1962; Алякринская, 1990б), формула радулы 0.3.1.3.0. Рахидальный зуб с треугольной зубной пластинкой. Паллиальный гонодукт хорошо развит, имеется копулятивный аппарат (Голиков, 1987).

Представители семейства имеют всеветное распространение, причем большинство обитает в шельфовой зоне (Шилейко, 1977). Однако, существуют виды, встречающиеся в широком диапазоне глубин, в том числе и выходящие на литораль. Так, например, на Баренцевом море *Cryptonatica clausa* встречается у нуля глубин (Голиков, Сиренко, 1983). На Атлантическом побережье проводились исследования натицид, обитающих на литорали или выходящих на нее (Edwards, Neubner, 1977; Hughes, 1985; Berry, 1990). Е. Цигельмейер (Ziegelmeier, 1954) исследовал особенности биологии *Lunatia nitida* именно на литорали. Ряд отличительных черт, а именно, закапывающийся образ жизни и кладки в виде плотных, свернутых в конус («кратер») лент, инкрустированных песком, помогают натицидам переносить осушку и слабое прибойное воздействие, вследствие чего они могут иногда достигать на литорали значительной плотности (Ziegelmeier, 1954). Например, в поселении *Choromytilus meridionalis* в Bailey's Cottage, False Bay (Южная Африка) *Natica tecta* достигает плотности 69 экз./м<sup>2</sup> (Griffiths, 1981).

Пищедобывательный аппарат *Naticidae* состоит из: акремболического хобота, парных челюстей, тениоглосной радулы, сверлильной железы, разбухающей ноги, а также дополнительных желез (Fretter&Graham, 1962). Рот находится на конце акремболического хобота, способного растягиваться в длину. У некоторых натицид хобот способен поворачиваться на 90°, что имеет большое значение при процессе питания. Хобот беломорской натициды *Cryptonatica clausa* составляет 2,5% от массы тела моллюска без раковины. Снаружи хобот одет кожистым чехлом. На кожистом валике во рту располагаются парные челюсти, представляющие собой снабженные мускулатурой парные кутикулярные пластинки, служащие как бы ножницами, отрезающими куски тела жертвы. Ковнутри от челюстей на субрадулярном хряще (одонтофоре) подвижно закреплена тениоглоссная радула с хорошо выраженным центральным зубом с треугольной зубной пластинкой. При помощи сложно организованных пучков мышц радула способна совершать возвратно-поступательные движения, скользя по одонтофору. Последний выдвигается изо рта, и, таким образом, радула служит своеобразной «теркой», а также транспортером для пищевых частиц

(Алякринская, 1990б).

Важным элементом пищедобывательного аппарата является шайбообразная сверлильная железа, находящаяся на вентральной стороне хобота под ротовым отверстием. В литературе также встречается название “суборальная присоска” (Шилейко, 1977 по Алякринская, 1990б). В зарубежной литературе сверлильная железа именуется добавочным сверлильным органом (“accessory boring organ”, ABO) (Ziegelmeier, 1954; Fretter&Graham, 1962). По своему строению, сверлильную железу разделяют на 2 части – железистую и мышечную. Первую часть составляет железистый ресничный эпителий; в мышечной части находится мускулатура, позволяющая органу выворачиваться наружу, а также обширные лакуны, которые могут заполняться гемальной жидкостью (Fretter&Graham, 1962). Для некоторых натицид показано, что секрет железы проявляет слабо кислотные свойства (Guerrero, Reyment, 1988).

Другим существенным приспособлением к питанию *Naticidae* является способная к разбуханию нога, в которой обнаружены тонкие каналы, ведущие в лакуны. Заполнение морской водой этих лакун приводит увеличению объема тканей ноги, что имеет большое значение при поимке и обездвиживании жертвы (Алякринская, 1990а). Некоторые авторы указывают, что обхват жертв ногой и обволакивание слизью может служить альтернативным способом хищничества среди натицид, поскольку при этом происходит удушение жертвы, и соответственно расслабление аддукторов, вследствие чего моллюск получает доступ к мягким тканям без сверления (Ansell, Morton, 1987; Vermeij, Dudley, 1989; Алякринская, 1990а)

По своему способу питания натициды – хищники-макрофаги (Prosser, 1950 по Fretter&Graham, 1962). В подавляющем большинстве случаев натициды используют механизм сверления для прободения раковин жертв и питания их тканями. К сожалению, из-за того, что натициды в естественных условиях просверливают добычу в толще грунта, проследить сам процесс сверления зачастую не удастся. Поэтому, за исключением ряда работ (Ziegelmeier, 1954; Hughes, 1985; Guerrero, Reyment, 1988; Алякринская, 1990б), эта часть пищевого поведения натицид не освещена в литературе. В то же время А.Р. Кэбэт (Kabat, 1990) отмечает, что поведение, продемонстрированное в аквариумальных условиях, может быть неадекватно таковому в природных. Так, например, при описании питания *Naticarius intricatoides* С. Гьюеро и Р.А. Реймен (Guerrero, Reyment, 1988) указывают, что натицида предпочитает атаковать верхнюю створку лежащей на грунте двустворки *Chamalea gallina*. В то же время, очевидно, что в природе натицида редко сталкивается с незакопавшейся двустворкой, так как их закапывание рассматривается как реакция избегания хищника в природе (Dudley, Vermej, 1999), и, следовательно, данное поведение двустворки является атипичным, вызванным неестественными условиями. Факторами, способствующими этому, могут являться: отличная от природной насыщенность воды кислородом, температура, стресс и т.п. Однако, из-за методических сложностей, процессы, обуславливающие взаимоотношения между хищником и жертвой в момент непосредственной атаки натициды, изучены лишь в условиях аквариумального наблюдения, а также имеется ряд реконструкций, на основании косвенных фактов (Ziegelmeier, 1954 по Fretter&Graham, 1962; Алякринская, 2002).

Итак, пищедобывательное поведение натицид можно логически подразделить на 4 этапа:

обнаружение добычи, манипуляция, сверление и поедание. Считается, что в обнаружении добычи главную роль играет ольфакторный орган, хорошо развитый у натицид (Kohn, 1961, по Kabat, 1990; Hughes, 1985; Камардин, 1999). Не исключен также и способ нахождения добычи по вибрации грунта, вызываемой жертвой (Ziegelmeier, 1958; Gonor, 1965, по Hughes, 1985; Kitching&Pearson, 1981). Затем натицида активно перемещается по направлению к жертве, двигаясь либо в толще песка, либо по поверхности грунта (Hughes, 1985, Guerrero, Reynment, 1988). Представляется, что обнаружение добычи является ключевым стимулом для запуска фиксированного комплекса действий (Зорина, Полетаева, Резникова, 1999), хотя подробно этот вопрос почти не изучался (Ansell, 1960, по Kabat, 1990).

После обнаружения добычи, натицида, если она находилась на поверхности грунта, начинает закапываться (Ziegelmeier, 1958). Контакт с добычей запускает следующую последовательность действий: натицида обхватывает двустворку разбухшей ногой и вытягивает из толщи грунта. Далее происходит манипуляция добычей для нахождения подходящего для сверления места на раковине. Следует отметить, что при этом сверления обычно четко приурочены к какому-либо участку экзоскелета жертв. После этого двустворка утягивается обратно в грунт, где и происходит сверление (Fretter&Graham, 1962). Относительно собственно механизма сверления существует исключительно мало данных, вероятно, вследствие методических затруднений, связанных с исследованием этого процесса. Складывается впечатление, что со времен предложенной Е. Цигельмейером (Ziegelmeier, 1958) схемы, никто не занимался изучением механизма сверления. Во всяком случае, все работы, так или иначе касающиеся вопросов, связанных с пищедобывающим поведением *Naticidae* отсылают к данному исследованию (Шилейко, 1977; Алякринская, 2002; Guerrero, Reynment, 1988; Fretter&Graham, 1962). Е. Цигельмейер предположил, что, пользуясь акремболическим хоботом, натицида начинает формировать зону сверления, после чего радула совершает рашпильные движения, постепенно образуя борозду, затем хобот поворачивается на несколько градусов, и процесс продолжается. Потом хобот несколько смещается по окружности, и весь цикл действий повторяется. Таким образом, по краю будущего отверстия сверления формируется циклическая борозда, а в центре соответственно возникает возвышение – так называемая «шишка» («boss»), что и видно на раковинах с незавершенными отверстиями сверления (Fretter&Graham, 1962). После этого известковый материал в зоне циклической борозды проламывается, и хищник получает доступ к мягким тканям жертвы. При этом известковый материал «шишки» заглатывается хищником. Долгое время дискутировался вопрос об участии сверлильной железы в данном процессе. Подробные исследования М. Р. Кэррикера с коллегами (Carriker, Schaadt, Peters, 1974; Carriker, 1977; Carriker, Williams, 1978; Carriker, Gruber, 1990, по Kabat, 1990) посвящены сравнению этого процесса у двух семейств «гастропод-сверлильщиков» - *Naticidae* и *Muricidae*. Показано, что в процессе сверления у мурицид АВО способна выделять соляную кислоту, служащую, очевидно, для растворения известковой части раковины. Для натицид выделение сверлильной железой HCl в небольших концентрациях тоже показано (Guerrero, Reynment, 1988), однако ее участие в процессе сверления не доказано. Ряд авторов считает, что сверление натицид – это чисто механический процесс, не связанный с химическим растворением раковины жертв

(Ziegelmeier, 1958, Шилейко, 1977, Алякринская, 2002). А.А. Шилейко (1977), например, полагает, что сам термин «сверлильная железа» является некорректным, так как в сверлении эта железа участия не принимает, а служит присоской для фиксированного положения хобота в момент сверления, в связи с чем данный орган следует называть «суборальной присоской». И.О. Алякринская (2002) сравнивала количественное содержание гемоглобина в радулярных тканях *Thais haemastoma* и *Cryptonatica clausa* и показала связь имеющихся различий с разным уровнем производимой радулой работы, что может служить косвенным подтверждением исключительно механического способа сверления натицид. Однако, тонкие исследования, проведенные С. Гьюеро и Р.А. Рейменом (Guerrero, Reyment, 1988), не позволяют однозначно утверждать о чисто механическом способе сверления. В итоге данный вопрос еще далек от разрешения. Так или иначе, сверление раковины может занимать до нескольких суток (Fretter&Graham, 1962) и напрямую зависит от толщины раковины жертвы (Kabat, 1990). Эта особенность позволила американским исследователям (Vermeij, Dudley, Zipser, 1989) предположить, что более частые находки раковин с недосверленными отверстиями натицид в теплых водах по сравнению с морями умеренного климата связано с удушением жертвы в процессе сверления, поскольку натицида обволакивает двустворку слизью. После расслабления мускула-ретрактора жертвы, натицида может выесть мягкие ткани через образовавшуюся щель между двумя створками. В норме же, после завершения процесса сверления, в образовавшееся отверстие просовывается хобот и начинается поглощение добычи, предполагают, что в этом процессе принимают участие челюсти и радула, при этом челюсти «откусывают» куски тканей жертвы, а радула служит транспортером пищевых частиц в глотку (Алякринская, 1990б). Внекишечное пищеварение не найдено (Reid, Gustafson, 1989, по Kabat, 1990).

По данным, приведенным в обширном обзоре А. Р. Кэбэта, жертвами натицид являются моллюски, полихеты, ракообразные, а также предположительно, брахиоподы и рыбы (Kabat, 1990). Отмечено питание мертвыми животными (Ansell&Morton, 1985 по Kabat, 1990), хотя, поскольку эти данные получены в результате аквариумальных исследований, нельзя быть уверенным в том, что в природе натициды могут питаться падалью. Так, например для *Euspira alderi* показано питание только плотно закрытыми, живыми двустворками (Ansell, 1982, по Kabat, 1990). Также отмечено питание яйцами морских животных (Jensen, 1951 по Ziegelmeier, 1954). Среди моллюсков, 47 семейств морских гастропод и 35 двустворчатых оказываются жертвами натицид. Для многих видов натицид отмечен каннибализм, например, в плейстоценовых отложениях в Фиджи до 30% раковин натицид несут характерные отверстия. Следует учесть, однако, что эти данные не могут однозначно свидетельствовать в пользу каннибализма, поскольку одни виды натицид могли поедаться другими (Kabat, Kohn, 1986; Kabat, 1990). При учете того, что, по сравнению с *Bivalvia*, в морях обитают значительно больше видов раковинных брюхоногих моллюсков, следует отметить, что натициды в основном потребляют в пищу двустворчатых моллюсков, причем наибольшую долю в питании составляют *Lucinidae*, *Tellinidae* и *Veneridae* (Татишвили и др., 1968; Kabat, 1990). Для беломорской *Cryptonatica clausa* показано питание двустворками *Mytilus edulis*, *Astarte* (= *Tridonta*) *borealis*, *Macoma calcareo* и *Mya arenaria* (Алякринская, 2002). По данным Т.А.



Матвеевой (1974, по Алякринская, 2002) на Восточном Мурмане жертвой натики становятся *Leda pernula*, *Lyonsia arenosa*, *Portlandia lenticula*, а также виды р. *Littorina*, *Cylichna alba*, *Solariella varicosa*. Молодь натицид может питаться фораминиферами (Саидова, Беклемишев, 1963). В аквариумальных условиях было показано питание молодежи мелкими гастроподами родов *Bittium* и *Rissoella* (Berg, 1976, по Kabat, 1990) и остракодами (Maddocks, 1988 по Kabat, 1990). Недавно, анализ таксономической принадлежности просверленных раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков, обитающих в Белом море, был произведен А.В. Полоскиным (1995). Выяснилось, что в рацион *Naticidae* входят, по крайней мере, 19 видов двустворчатых и 13 брюхоногих моллюсков (Полоскин, 1995). К этому также стоит добавить находку просверленных *Serripes groenlandica* в Двинском заливе (Яковис, устное сообщение).

Вследствие «регистрируемого» питания натицид представляется возможным проводить разного рода исследования предпочтений хищников в отношении видов и размеров жертв. Причем, как уже было сказано, в данном случае, ценную информацию можно извлечь даже из анализа просверленных раковин без исследования самих хищников. Так, например, в большом количестве работ показана корреляция между размерами раковин жертв и внутренним диаметром отверстия сверления (Ansell, 1960; Kitchell et al. 1981; Bayliss, 1986; Kabat, Kohn, 1986). Вместе с тем, некоторые исследователи полагают, что последний определенным образом связан с размером хищника, так как через отверстие сверления к тканям жертвы должен проникнуть плохо сокращаемый в ширину хобот (Алякринская, 2002; Kabat, 1990). С другой стороны, некоторые работы (Green, 1968) показывают, что смертность от хищничества натицид возрастает с увеличением размеров жертвы (*Notospisula parva*), хотя, по другим источникам, размеры добычи не влияют на частоту ее появления в рационе (Aitken, Risk, 1988). В онтогенезе *Naticidae* происходит закономерная смена одних видов жертв другими, более крупными (Broom, 1983). Однако, в большинстве случаев предпочтения не четко связаны с размерами жертв. По-видимому, немаловажную роль здесь играет энергетическая ценность тканей жертвы и ее защитные приспособления, такие, например, как глубина закапывания в грунт (Commito, 1987; Kabat, 1990). Возвращаясь к уже упомянутой теории оптимального фуражирования, следует отметить, что применительно к питанию натицид разработкой подобной модели занимался Дж. А. Китчелл (Kitchell et al., 1981, Kitchell, 1987). В итоге, он заключает, что при прочих равных условиях, натициды более крупного размера должны быть более узко специализированы в отношении жертв, чем мелкие особи.

Кроме предпочтений определенных видов жертв, а также определенных размеров, натициды демонстрируют также закономерность в выборе места сверления на раковине (Полоскин, 1995; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). Так, например, И. Эрьюа и М. Хокью (Aqua, Noque, 1989) показали, что наиболее часто раковины брюхоногих моллюсков несут отверстия, сделанные натицидами на последнем обороте завитка, непосредственно над устьем. Вероятно, такой выбор диктуется необходимостью закрыть жертве устье, тем самым, препятствуя реакции бегства жертвы. С другой стороны, последний оборот завитка занимает большую часть от самой раковины, и, следовательно, даже при случайном выборе места сверления, большинство отверстий окажется именно на этом участке (Kabat, 1990). Что же касается выбора места сверлений на створках

раковины *Bivalvia*, то, скорее всего, разные виды жертв атакуются по-разному. Некоторые исследования говорят в пользу расположения большинства сверлений по краю раковины, где она тоньше (Ansell, Morton, 1985). Другие приурочивают сверления натицид к вершине раковины (Vignali, Galleni, 1986; Arua, Hoque, 1989). В значительном числе работ показано центральное расположение отверстий на створках (Griffiths, 1981; Bayliss, 1986; Aitken, Risk, 1988; Roopnarine, Beussink, 1999). По-видимому, выбор места сверления во многом определяется чисто механическими причинами, как то: толщина раковины в месте сверления, архитектура и скульптурированность раковины жертвы, длина хобота хищника. Особого предпочтения правых или левых створок *Bivalvia* у натицид не отмечено при условии равнобокости раковин жертв (Kabat, 1990). Из других причин предпочтения можно отметить, что жившая в Триасе *Mysidioptera* атаквалась всегда в левую створку, поскольку эта створка чаще была наклонена в сторону субстрата (Newton et al., 1987, по Kabat, 1990).

Относительно исследованной экологической роли натицид можно сказать, что они могут оказывать существенное влияние на поселение жертв (Golikov, Sirenko, 1988). Р. Грин (Green, 1968, по Kabat, 1990) показал, что в 9% случаев смертность *Notospisula parva* происходила в результате хищничества натицид. Для европейской *Euspira alderi* показано, что каждую неделю взрослая натицида потребляет столько же мягких тканей своей жертвы (*Tellina tenuis*), сколько весит сама (Ansell, 1982). *Neverita duplicata* поедала примерно 1,85 особей *Mya arenaria* в неделю, причем в день потребляется до 1% веса собственного тела (Heubner, Edwards, 1981). Интересные круглогодичные исследования были проведены А.Дж. Бэрри (Berry, 1990) в отношении *Natica maculosa*, обитающей на нижней илисто-песчаной литорали (Малайзия) и питающейся мелкой гастроподой *Umbonium vestiarium*. Оказывается, что последняя на исследованном районе может достигать 20000 экз./м<sup>2</sup>, в основном за счет молоди, плотность же *N. maculosa* достигает к этому моменту 241 экз./м<sup>2</sup>, причем в основном хищники поедают крупных половозрелых умбониумов. Миграции натицид на нижнюю литораль приурочены к нересту *U. vestiarium*. К середине лета молодь умбониумов подрастает, но к тому моменту большая часть натицид, отложив кладки, погибает. Таким образом, данная работа показывает сбалансированное сообщество, где хищник регулирует плотность жертв лишь отчасти, а в результате координации жизненных циклов, данная система взаимоотношений является устойчивой (Berry, 1990). Для дальневосточной *Cryptonatica janthostoma* показано, что только при достаточно высокой плотности она может регулировать численность *Bivalvia* (Селин, 1990).

#### Функциональные ответы жертв

До сих пор мы рассматривали систему хищник-жертва с «точки зрения» хищника, полагая, что главной причиной наблюдаемых изменений на всех уровнях является хищничество. Между тем, не следует забывать, что жертва выступает отнюдь не как пассивный агент взаимодействия, напротив, есть мнение, что, например, хищник не вызывает периодические колебания численности, а наоборот, следует за ними (Бигон, Харпер. Таунсенд, 1989). Мы рассмотрим некоторые ответы жертв на появление хищника, позволяющие объяснить динамику хищников.

Видоизменение жертв в присутствии хищников известно довольно давно. Например, приобретение базальных щитов у коловраток р. *Keratella* в присутствии хищной коловратки *Asplancha* (Stemberger, Gilbert, 1984) или приобретение дафниями *Daphnia pulex* дополнительных гребней а ответ на появление в системе хищных личинок комаров сем. *Chaoboridae* (Krueger, Dodson, 1981 по Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Видимо бентосные виды также чувствительны к присутствию хищника. Например, только что осевшие *Mytilus edulis* в присутствии хищников (брюхоногого моллюска-сверлильщика *Nucella lapillus* и краба *Carcinus maenas*) приобретают утолщенные края створок, причем это утолщение больше у мидий, контактировавших со сверлильщиком. Кроме того, прирост раковины жертв в присутствии хищника снижен по сравнению с контрольным (Smith, Jennings, 2000). Следует, правда, с большой осторожностью относиться к интерпретациям таких данных в адаптивном смысле. Ведь, помимо ответной реакции («избегание во времени» атак сверлильщика (Smith, Jennings, 2000)), более медленный рост может быть связан, в том числе и просто с тем, что большая часть синтезируемых элементов раковины идет на ее утолщение. Обширный обзор подобных изменений сделан М. Бенардом (Benard, 2004). Не менее наглядны поведенческие ответы жертв на присутствие хищников. Например, пресноводная улитка *Physella gyrina* по-разному реагирует на присутствие в эксперименте окуня *Lepomis gibbosus* и рака *Orconectes rusticus*. Присутствие рака заставляет моллюсков скапливаться у поверхности воды, в то время как от окуня улитки скрываются на дне (Turner, Fetterolf, Bernot, 1999). Наконец, существуют работы, в которых показано, что отсутствие хищника может привести к повышению численности жертв. В изолированных от хищника условиях численность закапывающихся креветок *Upogebia pusilla* повышается по сравнению с контрольными, открытыми для воздействия хищников садками (Como, Rossi, Lardicci, 2004). В общем, приведенные данные являются примером того, что воздействие видов в системе «хищник-жертва» не является односторонне направленным, и, по-видимому, стабильность системе придает комплекс взаимообуславливающих воздействий.

#### *Некоторые экологические особенности потенциальных жертв *Amauropsis islandica* – *Macoma balthica*, *Mya arenaria* и *Mytilus edulis**

Три указанных вида двустворок образуют массовые скопления на литорали, причем *M. balthica* и *M. arenaria* тяготеют к илисто-песчаному грунту, скопления мидий же чаще всего встречаются на каменистой литорали. При этом появление одиночных мидий на илисто-песчаной литорали – довольно редкое событие, поскольку в отсутствии подходящего субстрата для прикрепления, моллюски начинают сползаться в специфические скопления – щетки (Погребов, Максимович, 1991), захватывая в них находящиеся на поверхности грунта раковины и живых моллюсков. В щетках нами неоднократно находились пустые раковины *A. islandica* и оперкулюмы. Не исключено, что подобное поведение мидий может иметь важные следствия для взаимодействующих видов (Strasser, Walensky, Reise, 1999).

В отличие от эпифаунных *M. edulis*, *M. arenaria* и *M. balthica* – инфаунные виды, зачастую глубоко зарывающиеся формы. Известно, что глубина закапывания напрямую зависит от длины

сифона, в связи с чем большие моллюски, как правило, оказываются закопанными глубже, чем молодые мелкие двустворки (Goeij, Luttkhuizen, 1998; Arruda, Domaneschi, Amaral, 2003). При этом, оказывается, что *M. balthica* вынуждена менять стратегию питания с собирающей детритофагии на сестонофагию. Уменьшение эффективности питания отрицательно сказывается на поступлении веществ в организм моллюска, вследствие чего его рост замедляется (Goeij, Luttkhuizen, 1998). Между тем, реакция закапывания происходит в ответ на воздействие хищника (например, кулика-сороки *Haematopus ostralegus*). Следовательно, присутствие на литорали хищников косвенно влияет на скорость роста маком. Однако, некоторые данные противоречат сделанному утверждению. Так, присутствие хищной изоподы *Saduria entomon* не влияет на глубину и скорость закапывания у *M. balthica* (Tallqvist, 2001). По-всей видимости, в данном случае, влияние хищников опосредовано какими-то иными, пока не изученными факторами.

Еще одна особенность биологии маком подверглась экспериментальному исследованию (Hiddink et al., 2001). Известно, что сеголетки маком иногда используют верхнюю литораль в качестве временного «питомника», откуда затем мигрируют в остальные местообитания. Изолирование маком от хищников (креветки *Crangon* и краба *Carcinus*) приводило к увеличению плотности сеголеток маком, причем во время сизигийного отлива влияние хищников было существенно выше. Предполагается, таким образом, что использование временных «питомников» является для молоди маком способом избегания хищников (Hiddink et al., 2001).

Известно, что распределение *M. balthica* на литорали имеет выраженную агрегированность (Максимович, Герасимова, Кунина, 1991; Meer, Beukema, Dekker, 2003). Подобная неоднородность может играть особую роль в поддержании численности популяции при истреблении части особей в микроместообитании (Meer, Beukema, Dekker, 2003). Поскольку вид имеет сложный жизненный цикл с планктонной личинкой и множественными миграциями, определенный характер распределения особей в пространстве с образованием локальных поселений, отличающихся по размерной структуре, оценка численности *M. balthica* варьирует в широких пределах (Beukema, Nonkoop, Dekker, 1998; Зубаха, Полоскин, Гольцев, 2000). Однако, в целом, в последнее время наблюдается рост численности маком в Кандалакшском заливе Белого моря (Максимович, Герасимова, 2004)

Распределение *Mya arenaria* на литорали также отличается большой агрегированностью и подвержено сложной динамике, однако, скорее всего, влияние хищников и внутривидовой конкуренции не может быть единственной причиной изменения в размерной структуре моллюска (Strasser, Walensky, Reise, 1999).

Обобщая вышесказанное, стоит отметить, что основными особенностями указанных литоральных двустворок, имеющими важные следствия для потенциального хищника, являются:

1. Ограничение доступности на уровне особей вследствие закапывания в толщу грунта (избегание), или сползание в щетки
2. Склонность к образованию агрегаций
3. Наличие общего пула планктонных личинок, за счет которого может происходить пополнение популяции молодью, что повышает стабильность локальных поселений моллюсков (McCauley et al., 2000).

## Материал и методика

### Описание места сбора материала

Полигоном для исследований послужил кутовый закрытый от волнового воздействия участок литорали Южной губы о. Ряжкова (67°00' СШ, 32°34' ВД) (Северный архипелаг, вершина Кандалакшского залива, Белое море) площадью примерно 500 м<sup>2</sup> (Рис. 1, Фото 1.). Со стороны моря участок илисто-песчаной литорали с вкраплениями крупных валунов ограничен изобатой ноля глубин, с берега – примерной изобатой +0,5 м. Осушка участка составляет около 1 ч. за один приливно-отливной цикл. С запада и с востока участок был ограничен примерной границей поселения *A. islandica*, которая определялась по присутствию указанных моллюсков на поверхности грунта, а также по присутствию характерных кладок *Naticidae* (Аристов, 2003). Спуск в сублитораль в районе исследований пологий, отчетливо выраженный пояс фукоидов отсутствует. В куту губы наблюдается распреснение, иногда достигающее довольно значительных величин из-за ручьевого стока. Литораль губы населяют типичные обитатели илисто-песчаного пляжа, такие как *Arenicola marina*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Microspio sp.* и др.

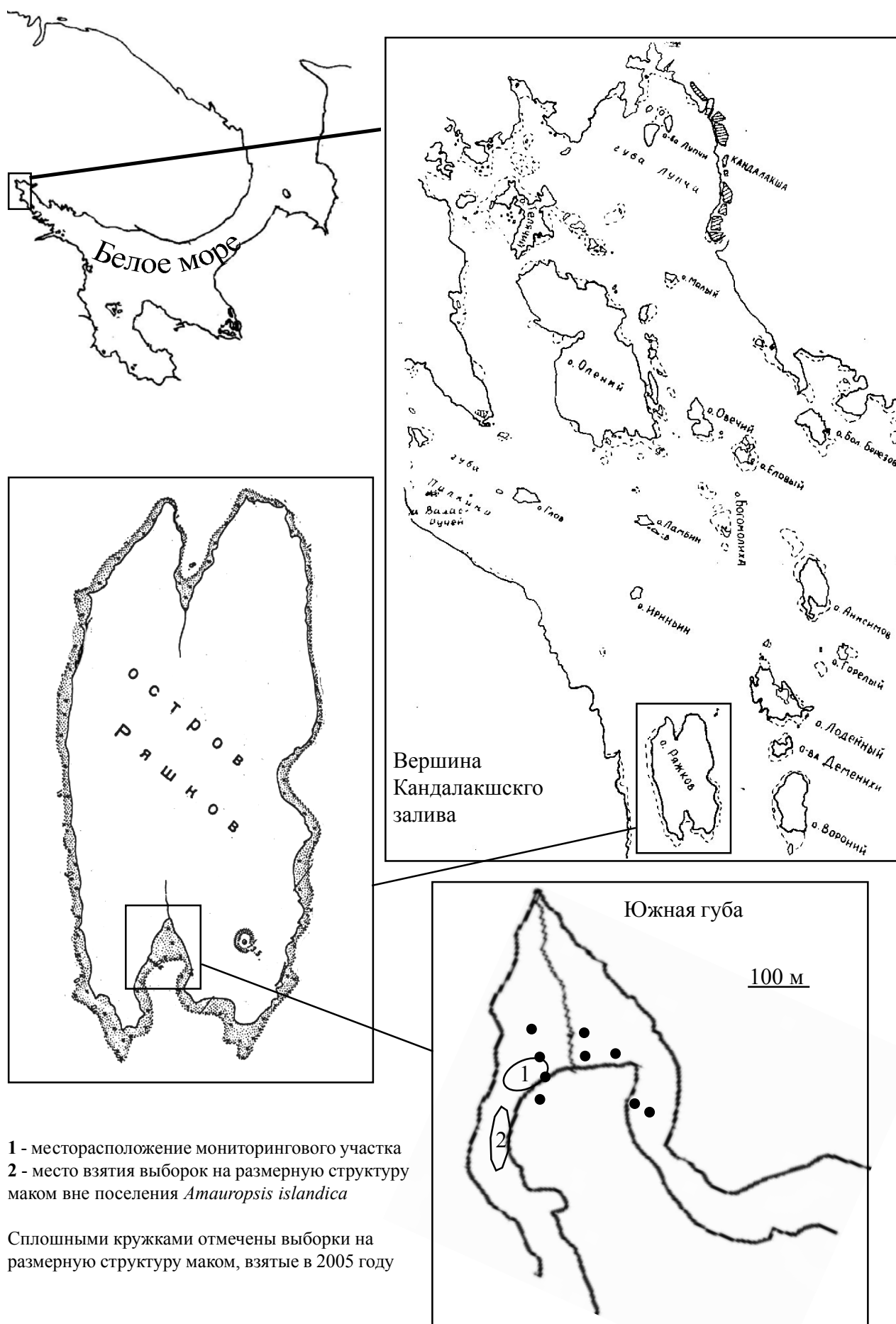
### Сбор и обработка материала

Материалом для данной работы послужили сборы XXII-XXVI Беломорской экспедиции Лаборатории Экологии Морского Бентоса (гидробиологии) отдела биологии Санкт-Петербургского Городского Дворца Творчества Юных в 2001-2005 годах. Все исследования производились на территории Кандалакшского Государственного природного заповедника. Ежегодно в пределах района, условно называемого «поселением *A. islandica*» случайным образом отбирались выборки по методике, ставшей стандартной. Каждая выборка представляла собой пару проб, причем первая проба бралась рамкой с площадью захвата 1/4 м<sup>2</sup>, а вторая – площадью захвата 1/30 м<sup>2</sup> внутри первой (Рис. 2). Грунт из первой пробы тщательно перебирался вручную, при этом вынимались все особи *Naticidae*. Грунт из второй пробы промывался на сите с диаметром ячеей 1 мм, а затем остаток разбирался в фотографической кювете с белым дном. *Amauropsis islandica*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Mya arenaria* учитывались количественно, а остальная фауна – качественно. Из пробы вынимались также все пустые интактные и просверленные раковины и створки указанных видов, как парные, так и одиночные, при условии сохранности вершины створки. При этом количество найденной ракуши вычислялось по следующей формуле:

$$N_{\text{створок}} = \frac{N_{\text{одиночных}} + 2N_{\text{двойных}}}{2}$$

Вся найденная фауна определялась с максимально возможной точностью, а все образцы, выбранные количественно, подсчитывались и измерялись с точностью до 0,1 мм с помощью штангенциркуля или бинокуляра с окуляром-микрометром. Раковины *Amauropsis islandica* измерялись по 4 параметрам: высота раковины, диаметр последнего оборота завитка, высота устья и ширина устья. У двустворчатых моллюсков измерялась длина раковины, для створок указывалась их парность или одиночность. Для просверленных створок измерялась их длина,

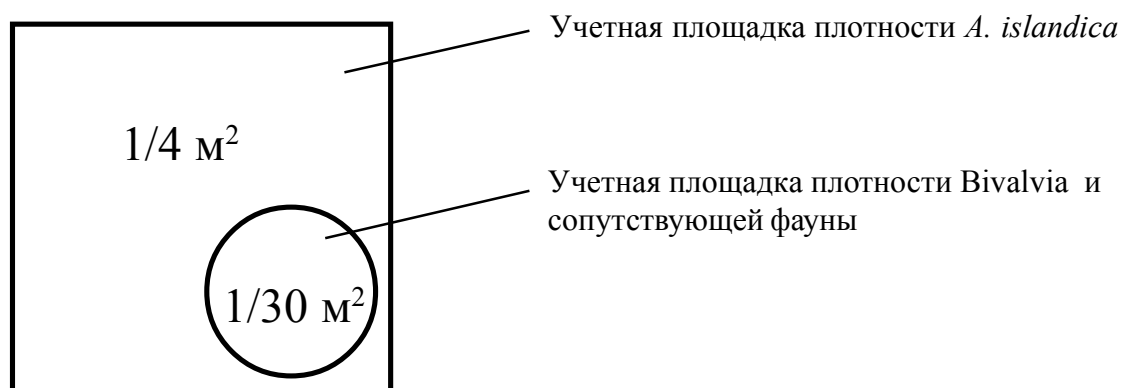
Рисунок 1. Месторасположение мониторингового полигона



Фотография 1. Участок илисто-песчаной литорали в районе полигона



Рисунок 2. Схема взятия стандартных проб



атакуемая створка (правая или левая), а также максимальный внутренний диаметр отверстия сверления. Объем выборок указан в таблице 1

Таблица 1. Характеристика материала

Год	Даты взятия проб	Объем выборки, проб
2001	15.07-20.07	12
2002	13.07-18.07	16
2003	13.07-18.07	15
2004	15.07-20.07	13
2005	12.07-13.07	15

Дополнительно к указанным исследованиям, 19.07-3.08 2005 года была взята серия выборок вне поселения *A. islandica* по следующей методике: в каждой выборке бралось по 3 пробы рамкой  $1/30 \text{ м}^2$ , причем пробы впоследствии обобществлялись, таким образом площадь обследованного грунта составляла  $1/10 \text{ м}^2$ . Дополнительно к этому вокруг каждой станции с помощью 4 рамок площадью  $1/4 \text{ м}^2$  учитывались *A. islandica*. Всего таким образом на литорали было взято 8 проб (Рис. 1). Одна выборка бралась на глубине ок. 1,7 м с помощью водолазного оборудования несколько ниже литорального поселения *A. islandica* 5 рамками  $1/133 \text{ м}^2$ . Таким образом была обследована площадь примерно  $1/30 \text{ м}^2$ . Дальнейшая обработка проб производилась по указанной выше методике.

Кроме того, для сравнения обилия *M. balthica* в пределах поселения *A. islandica* и вне его в 2001 и 2003-2005 годах были взяты репрезентативные выборки маком на участке Южной губы, располагающемся северо-западной полигона исследований (Рисунок 1). Все особи *M. balthica* учитывались и измерялись с точностью до 1 мм. Первичные материалы по размерам маком в указанных выборках любезно предоставлены заведующим Лабораторией экологии морского бентоса СПбГДТУ В.М. Хайтовым.

Для изучения рациона *A. islandica* в течение 2 лет в районе нуля глубин нами устанавливались садки, куда поодиночке помещались хищники и *M. balthica* различных размеров. Садок представлял собой стандартную пластиковую корзинку для хлеба размером  $12 \times 22 \times 7,5 \text{ см}$  ( $V=0,002 \text{ м}^3$ ), обтянутую сеткой с диаметром ячеей 1 мм. В садки помещался просеянный через сито с диаметром 1 мм грунт, после чего садки заглублялись в грунт на 4-5 см. Потенциальные жертвы помещались в садок за 1 приливно-отливной цикл до подсадки в него хищника, чтобы дать возможность жертвам закопаться. В контрольные садки хищники не помещались. По окончании срока экспозиции содержимое садка промывалось на сите  $0,1 \text{ мм}$ , а затем обрабатывалось по указанной выше методике, естественно, без учета сопутствующей фауны. Сроки экспозиции, а также схемы экспериментов сведены в таблицу 2.



Таблица 2. Схемы садковых наблюдений

Год	Дата	Срок экспозиции, суток	Всего поставлено садков	Кол-во <i>A. islandica</i> на садок	Кол-во <i>M. balthica</i>
2003	18.07	20	18	1	50
2003	22.07	41	15	1	26
2004	18.07	20	18	1	50
2004	28.07	30	18	1	26

### Статистическая обработка материала

На основании полученных выборок по стандартным статистическим формулам (Ивантер, Коросов, 1992) вычислялись доля и соответствующие ошибки встречаемости организмов в выборках, плотность жертв и хищника. Оценка сходства видовой композиции макрозообентоса в выборках разных лет производилась с помощью коэффициента Жаккара, достоверность вычислялась на основе таблиц  $\chi^2$  по алгоритму, предложенному Р. Дажо (Дажо, 1975). Для оценки распределения организмов в пространстве был применен индекс структурности (рассеивания), вычислявшийся по следующей формуле:

$$I_w = S^2 / \bar{x}$$

где  $S^2$  – значение дисперсии, а  $\bar{x}$  – среднее арифметическое значение плотности организмов в выборке (Максимович, Погребов, 1986). Величина  $I_w > 1$  указывает на тенденцию животных к агрегации, если же значение индекса структурности близко к единице, то распределение особей в пространстве случайное. Достоверность отличия конкретного значения  $I_w$  от 1 оценивалось путем сравнения значения выражения  $I_w(n-1)$  с табличными значениями  $\chi^2$  при частоте  $n=n-1$ , где  $n$  – объем выборки (Максимович, Погребов, 1986). Для оценки предпочтений *A. islandica* в отношении видов жертв был применен индекс избирательности  $I_p$ , который рассчитывался по следующей формуле:

$$I_p = \frac{Na / Nb}{Da / Db},$$

где  $N$  – плотность живых моллюсков,  $D$  – плотность просверленной ракуши,  $a$  и  $b$  – сравниваемые виды. Тогда  $I_p > 1$  будет отвечать предпочтению по виду  $b$ ,  $I_p < 1$  – предпочтению по виду  $a$ ,  $I_p = 0$  – предпочтение не выявлено.

На основании произведенных промеров были рассчитаны размерно-частотные распределения *A. islandica* и его жертв.

Теснота связи между значениями рассчитывались на основе коэффициента корреляции Спирмена и Пирсона, а при сравнении групп данных – по Т-критерию. Значения считались достоверными при  $p < 0,05$ . Для оценки достоверности связи диаметра отверстия сверления с размером *A. islandica* был применен однофакторный дисперсионный анализ. Нами также оценивалось различие между размерными структурами *M. balthica* из разных выборок с помощью метода главных компонент.

Далее был произведен корреляционный анализ, причем значениями для сравнения были выбраны значения 1 компоненты, географических координат (по показаниям GPS) и количество *A. islandica* в выборке.

При статистической обработке материала нами использовались общепринятые формулы (Максимович, Погребов, 1986; Ивантер, Коросов, 1992), описанные анализы были произведены с помощью пакета StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6.

## Результаты

### *Таксономический состав макрозообентоса исследованного участка и его изменения в течение периода исследования*

Всего за все время исследования в куту Южной губы о. Рязжова было обнаружено 33 таксона макрозообентоса, что составляет около 90% от найденных на этом участке литорали таксонов (В.В. Бианки, устное сообщение) (Табл. 3). Следует отметить, что за весь изученный временной период в литоральных выборках ни разу не были обнаружены другие виды натицид, кроме *Amauropsis islandica*. Это дает нам основание полагать, что найденные нами просверленные *Bivalvia* с высокой долей вероятности погибли от атак только вышеуказанного хищника. За время исследования качественный состав видов макрозообентоса практически не изменился: доминирующими по встречаемости (более 50% проб) в 2001 году оказываются, помимо *Macoma balthica* и *Amauropsis islandica*, полихета *Scoloplos armiger*, брюхоногий моллюск *Hydrobia ulvae*, а также многощетинковые черви *Eteona longa*, *Pygospio elegans* и *Polydora quadrilobata*. В 2005 году *P. quadrilobata* выходит из числа доминирующих по встречаемости видов, замещаясь другой полихетой из сем. *Spionidae* – *Microspio sp.* Nemertini indet. за время исследования стали чаще встречаться в пробах. Встречаемость приапулиды *Halicryptus spinulosus* уменьшается. *Microspio sp.* демонстрирует пик встречаемости в 2002-2003 году, затем же ее встречаемость закономерно снижается, повышаясь, к июлю 2005 года. Что касается хищной полихеты *Phyllodoce groenlandica*, то пик ее встречаемости приходится на 2003-2004. Наконец, *Hydrobia ulvae* демонстрирует некоторое снижение частоты встречаемости в 2003 году. Максимальное таксономическое разнообразие (22 таксона) за период исследования было обнаружено в 2003 году. Минимальное – в 2002 и 2004 году (15 таксонов) (Табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость таксонов макрозообентоса в качестве сопутствующей фауны в выборках 2001 - 2005 годов

Год	2001	2002	2003	2004	2005
Таксон	Встречаемость в пробах, доли	Встречаемость в пробах, доли	Встречаемость в пробах, доли	Встречаемость в пробах, доли	Встречаемость в пробах, доли
<i>Scoloplos armiger</i>	1±0	0.94±0.06	0.93±0.07	1±0	1±0
<i>Pygopio elegans</i>	0.55±0.16	0±0	0.4±0.13	0.54±0.14	0.67±0.13
<i>Microspio sp.</i>	0.36±0.15	0.94±0.06	0.93±0.07	0.54±0.14	0.53±0.13
<i>Travisia forbesii</i>	0.45±0.16	0.19±0.1	0.4±0.13	0.69±0.13	0.33±0.13
<i>Hydrobia ulvae</i>	1±0	0.94±0.06	0.73±0.12	0.85±0.1	1±0
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0.09±0.09	0.31±0.12	0.53±0.13	0.54±0.14	0.27±0.12
<i>Eteone longa</i>	0.64±0.15	1±0	1±0	1±0	0.73±0.12
<i>Polydora quadrilobata</i>	0.64±0.15	0±0	0.73±0.12	0.69±0.13	0.13±0.09
<i>Capitella capitata</i>	0.18±0.12	0.25±0.11	0.33±0.13	0.54±0.14	0.13±0.09
<i>Crangon crangon</i>	0±0	0±0	0±0	0±0	0.07±0.07
<i>Littorina saxatilis</i>	0.27±0.14	0.06±0.06	0.07±0.07	0±0	0.07±0.07
<i>Tubificoides benedeni</i>	0.27±0.14	0.44±0.13	0.33±0.13	0.62±0.14	0.27±0.12
<i>Tubifex costatus</i>	0±0	0±0	0.2±0.11	0.08±0.08	0.07±0.07
<i>Monoculoides sp.</i>	0±0	0.06±0.06	0.2±0.11	0±0	0.07±0.07
<i>Dolichopodidae gen. sp. larv</i>	0±0	0±0	0±0	0±0	0.07±0.07
Nemertini indet.	0.18±0.12	0.38±0.13	0.4±0.13	0.23±0.12	0.4±0.13
<i>Halicryptus spinulosus</i>	0.45±0.16	0.13±0.09	0.2±0.11	0.23±0.12	0.13±0.09
<i>Fabricia sabella</i>	0.18±0.12	0.06±0.06	0.2±0.11	0.31±0.13	0.07±0.07
<i>Enchytraeidae gen. sp</i>	0±0	0±0	0±0	0±0	0.07±0.07
<i>Amauropsis islandica</i> , кладка	0±0	0.06±0.06	0.13±0.09	0±0	0.07±0.07
<i>Arenicola marina</i>	0.36±0.15	0.06±0.06	0.53±0.13	0.31±0.13	0±0
<i>Scalibregma inflatum</i>	0±0	0±0	0.07±0.07	0±0	0±0
<i>Littorina littorea</i>	0.09±0.09	0±0	0.13±0.09	0±0	0±0
<i>Harmathoe imbricata</i>	0±0	0±0	0.07±0.07	0±0	0±0
<i>Spionidae gen. sp.</i>	0±0	0±0	0.07±0.07	0±0	0±0
<i>Littorina obtusata</i>	0.09±0.09	0.06±0.06	0±0	0±0	0±0
<i>Cylichna occulta</i>	0.09±0.09	0±0	0±0	0.15±0.1	0±0
<i>Dyastilus sulcata</i>	0.18±0.12	0.06±0.06	0±0	0.08±0.08	0±0
<i>Corophium vulgare</i>	0±0	0±0	0±0	0.08±0.08	0±0
<i>Chironomidae gen. sp. larv.</i>	0±0	0.06±0.06	0±0	0±0	0±0
<i>Clitellio arenaius</i>	0.18±0.12	0±0	0±0	0±0	0±0
<i>Micronephthys minuta</i>	0.09±0.09	0±0	0±0	0±0	0±0
<i>Littorina juv. sp.</i>	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
<b>Объем выборки, проб</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>15</b>

#### Оценка численности, распределения и размерной структуры *Amauropsis islandica* на литорали

Средняя плотность *Amauropsis islandica* за все годы исследования составила  $14.8 \pm 1,9$  экз.  $m^{-2}$ , максимальная плотность в выборках составила 92 экз.  $m^{-2}$ . Дисперсия значений плотностей в отдельных выборках составляет от 2,6 в 2005 до 32,8 в 2002 году. Это обстоятельство заставляет думать об агрегированном характере поселения *Amauropsis islandica* на нижней литорали кута Южной губы о. Ряжкова. При сравнении индексов рассеяния  $I_w$ , полученных для выборок разных лет, наблюдается закономерное уменьшение его значения (Табл. 4). Более того, для выборок 2005 года характерно значение  $I_w$ , стремящегося к единице, что говорит о близком к случайному распределению особей в пространстве.

Многолетняя динамика плотности поселения хищника на литорали представляет большой интерес (Рис. 3). На протяжении 5 лет наблюдается медленное уменьшение плотности хищника. Наибольшая плотность *A. islandica* наблюдалась в 2001 году ( $23,7 \pm 5,7$  экз.  $m^{-2}$ ), наименьшая – в 2005 ( $11,5 \pm 1,7$  экз.  $m^{-2}$ ).

Рисунок 3. Динамика плотности *Amauropsis islandica* на участке литорали Южной губы. (По оси ОУ отложены средние значения плотности  $\pm$  ошибки средних)

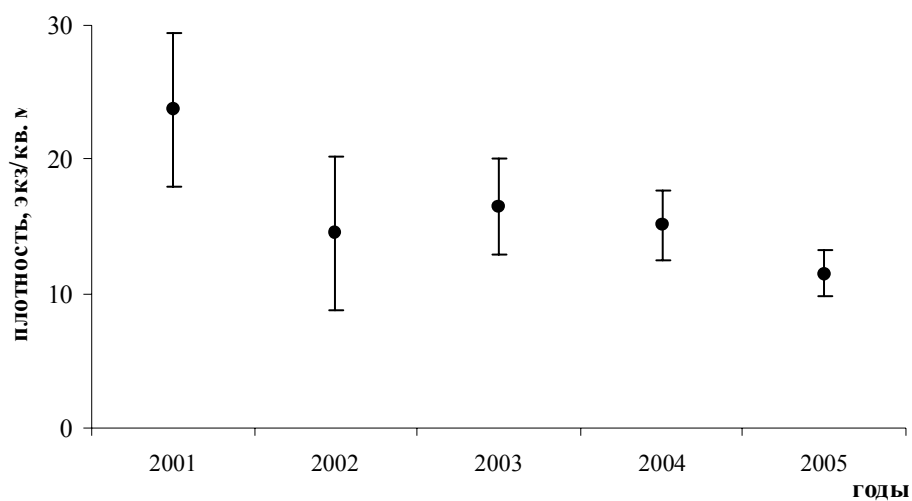


Рисунок 4. Корреляция между промерами раковин *A. islandica* в 2001-2005 году. L - высота завитка, D - диаметр последнего оборота раковины

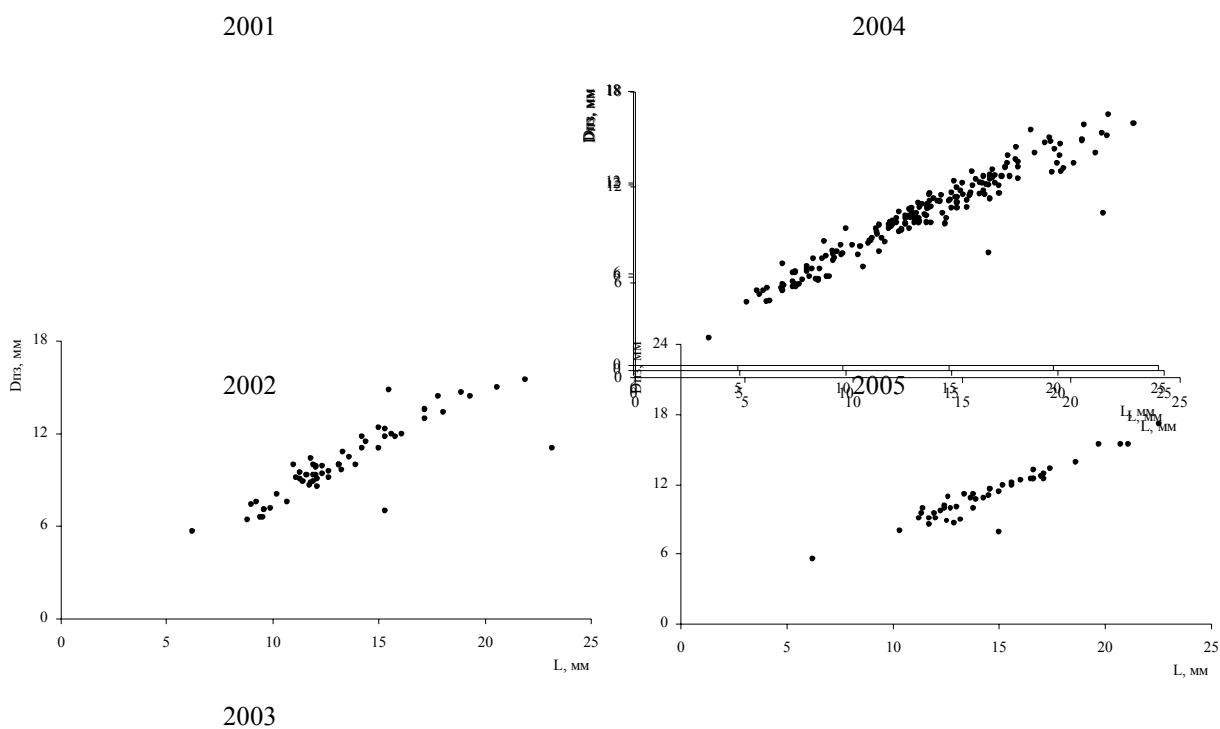


Таблица 4. Значения индекса структурности  $I_w$  для разных категорий *A. islandica* и *M. balthica*

Вид	Размерная группа	2001	2002	2003	2004	2005
<i>Amauropsis islandica</i>	все	5.1	9.0	2.9	1.5	0.9
	10 мм	4.6	2.2	2.0	1.1	1.6
	10мм	3.8	7.6	2.8	1.5	0.9
<i>Macoma balthica</i> , живые моллюски	< все	7.3	21.5	31.7	75.7	17.0
	≥10мм	13.9	20.8	15.3	15.7	6.4
<i>Macoma balthica</i> , просверленные створки	≥ все	9.3	6.7	20.7	10.2	11.7

Примечание: выделены достоверно отличающиеся от случайного распределения значения ( $p < 0.05$ )

Для построения размерно-частотных распределений *A. islandica* мы использовали как наиболее надежный показатель высоту раковины моллюсков. Следует отметить, что все промеры демонстрируют высокую степень корреляции друг с другом (Табл. 5, Рис. 4). За все время исследования максимальный размер *A. islandica* составил 22,9 мм, минимальный – 5,4 мм. Анализируя размерную структуру поселения *A. islandica* в 2001 году (Рис. 5а), можно выделить четыре модальных класса, приходящихся на 7-8, 13-15 и 16-18 мм и 20-22 мм соответственно. В 2002 году можно выделить от 3 до 5 пиков, причем особи с высотами раковины 11-13 мм регистрируются в первый раз (Рис. 5б). В 2003 году явно регистрируются 5 пиков, из которых наиболее многочисленны особи с высотами раковины 14-15 мм (Рис. 5в). В 2004 есть 4 модальных класса, из которых наиболее выражен пик размеров от 12 до 14 мм (Рис. 5г). 2005 год характеризуется наличием 3 пиков размерно-частотного распределения, причем, скорее всего, мы можем проследить судьбу отдельных когорт хищника (Рис. 5д). Заметим при этом, что особи с высотой менее 10 мм со временем стали производить меньший вклад в численность поселения в целом. На основании того, что практически во все года выражено около 4 пиков, скорее всего, таким образом, *A. islandica* проводит на литорали не менее 4 лет.

#### Спектр питания *Amauropsis islandica* на литорали

Как было показано ранее (Аристов, Полоскин, 2003), в спектр питания *A. islandica* в Южной губе входят, по крайней мере (по найденным следам сверлений на раковинах при условии моновидового поселения), три вида двустворчатых (*Macoma balthica*, *Mya arenaria* и *Mytilus edulis*) и 2 вида брюхоногих моллюсков (*Littorina littorea*, а также впервые найденная в 2005 году просверленная раковина *A. islandica*). Приведенные спектры питания *A. islandica* (по плотности просверленных створок в грунте) (Рис. 6) свидетельствуют о том, что хищник потребляет жертв примерно в том же соотношении, в котором они находятся в грунте. Более тонкий анализ предпочтений был сделан на основании сравнения плотностей живых моллюсков и их просверленных створок (Табл. 6). Были выявлены определенные предпочтения хищника в отношении крупной двустворки *M. arenaria* и *M. edulis*. Однако, наибольший процент дифференциальной смертности нами был отмечен для *M. balthica*. Вероятно, что именно вследствие высокой плотности *M. balthica* играет главную роль в питании *A. islandica*.

Таблица 5. Корреляции между различными промерами раковин *A. islandica*. В ячейках указаны значения коэффициента корреляции Спирмена (достоверно при  $p < 0.05$ ). (L - высота завитка; Дпз - диаметр последнего оборота; Ну - максимальная высота устья; Wy - максимальная ширина устья)

	L	Дпз	Ну	Wy
L	1.00			
Дпз	0.96	1.00		
Ну	0.96	0.95	1.00	
Wy	0.91	0.91	0.91	1.00

Рисунок 5. Динамика размерной структуры *A. islandica* за период наблюдений (2001-2005).

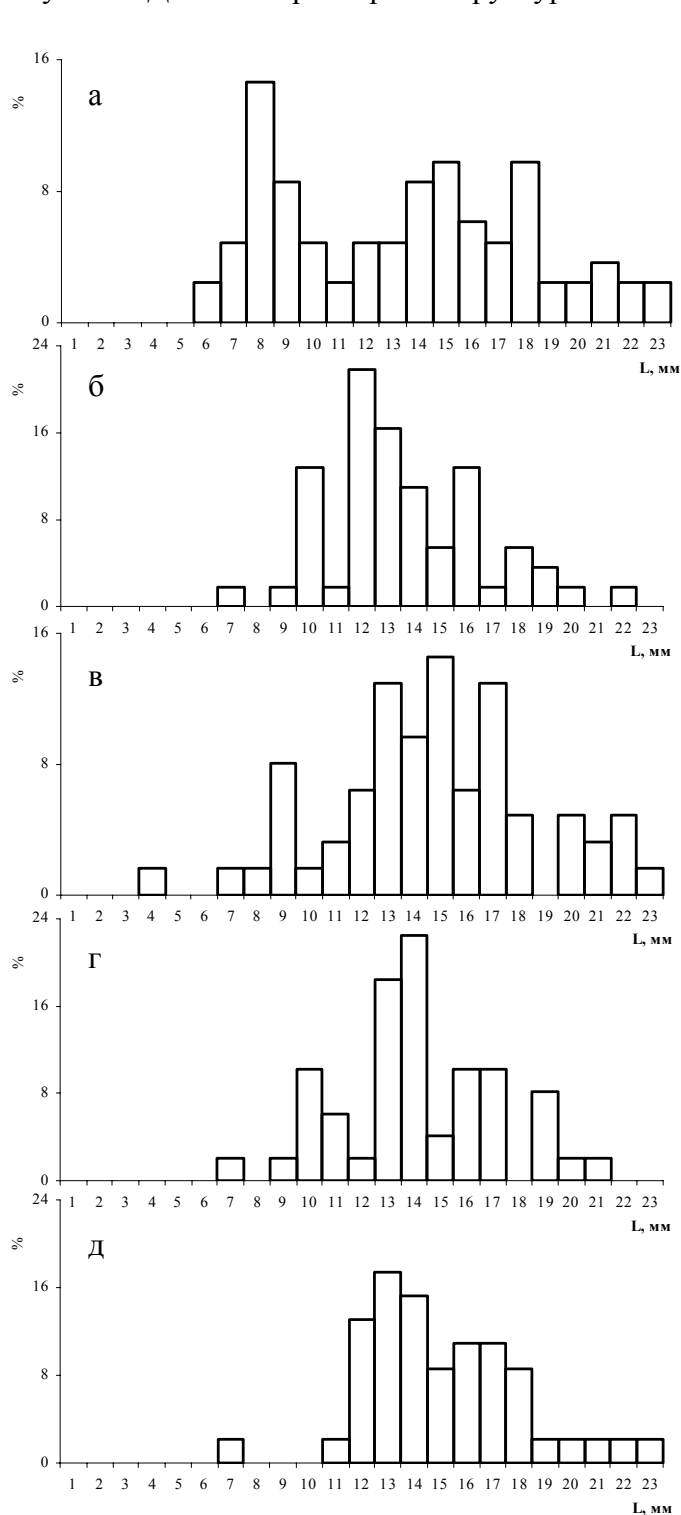


Рисунок 6. Соотношение видов *Bivalvia* на исследованном участке литорали в 2001 (а) - 2005 (д) году

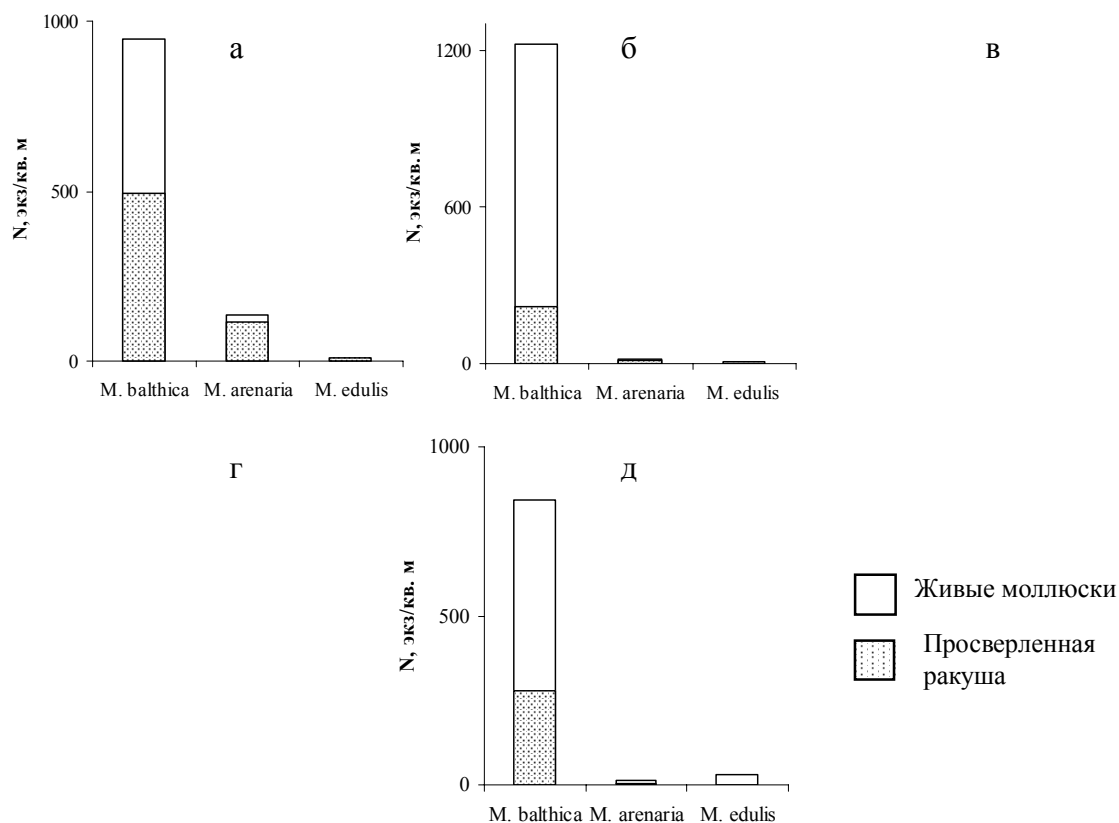


Таблица 6. Индекс предпочтения *A. islandica* для основных жертв. Пояснение в тексте.

Год	Вид а	Вид б	
		<i>M. balthica</i>	<i>M. arenaria</i>
2001	<i>M. arenaria</i>	1.6	
	<i>M. edulis</i>	1.4	0.9
2002	<i>M. arenaria</i>	4.2	
	<i>M. edulis</i>	1.1	2.7
2003	<i>M. arenaria</i>	2.1	
	<i>M. edulis</i>	0.2	0.1
2004	<i>M. arenaria</i>	5.8	
	<i>M. edulis</i>	1.6	0.3
2005	<i>M. arenaria</i>	1.0	
	<i>M. edulis</i>	-	-

Примечание: выделены достоверно отличающиеся от случайного распределения значения ( $p < 0.05$ )

#### Рацион *Amauropsis islandica* на исследованном участке

Проведенные наблюдения за питанием *A. islandica* в садках показали довольно низкое потребление макромоллюсков в пересчете на 1 особь хищника ( $3.6 \pm 0.8$  в месяц). Однако, в садках со сроком экспозиции 2 месяца был выявлен еще более низкий уровень потребления (4.1 ± 1.6 особей макромоллюсков в 2 месяца в пересчете на 1 особь хищника). Если предполагать, что количество просверленной ракушки до определенной степени отражает процент моллюсков, съеденных *A. islandica* за период между наблюдениями, оказывается, что показанный низкий уровень потребления *M. balthica* в садках отвечает таковому в природных условиях (Таблица 7). Мы предполагаем при этом, что хищник питается на литорали около 7-8 месяцев в году, уходя в сублитораль в период стояния льда на литорали (Голиков, 1987).

Таблица 7. Сравнение рациона *A. islandica* в садках и в природных условиях на основании плотности просверленной ракуши.  $N_{\text{пм}}$  - среднее кол-во просверленных раковин *M. balthica* в пересчете на 1 особь *A. islandica*

Год	$N_{\text{пм}}$
2001	20.9
2002	15.1
2003	32.0
2004	22.1
2005	24.2

*Динамика плотности, распределения и размерной структуры потенциальных жертв Amauropsis islandica*

Вследствие того, что находки на литорали просверленных раковин *L. litorea*, а просверленная раковина *A. islandica* была найдена лишь в единственном экземпляре – исключительно редкое событие, анализ изменения плотности был нами сделан лишь для Bivalvia. Средняя плотность *M. balthica* на исследованном участке за все годы исследований составила  $1190,5 \pm 183,4$  экз.  $\text{м}^{-2}$ . Максимальная средняя плотность наблюдалась в 2004 году и оказалась равной  $1922,3 \pm 579,5$  экз.  $\text{м}^{-2}$ . Вычисленный индекс рассеяния  $I_w$  свидетельствует о высоко агрегированном характере распределения маком на исследованном участке литорали, причем с годами наблюдений эта тенденция увеличивается (Табл. 4). В целом, за период наблюдений, в 2003-2004 годах поселение *M. balthica* претерпело всплеск численности, который впоследствии сменился спадом, начиная с 2004 года (Рис. 7). Минимальная средняя плотность *M. balthica* была зарегистрирована в 2005 году.

К анализу динамики плотности *M. balthica* были также привлечены данные по плотности ракуши, которая свидетельствует об уровне общей смертности и смертности в результате нападений *A. islandica*. Таким образом, общий пул ракуши распадается на две группы – просверленные раковины *M. balthica* и интактные раковины. Судя по наблюдаемой картине динамики плотности ракуши, мы полагаем, что ее сохранность в грунте довольно низкая, о чем свидетельствует, помимо вышеупомянутых особенностей динамики, также высокий процент раковин с сохранившимся лигаментом – такие раковины доминируют в наших сборах. Впрочем, вероятно крупные раковины все же могут захораниваться и накапливаться в толще грунта, поэтому их плотность, по всей видимости, несколько завышена. Средняя плотность просверленной ракуши за все годы исследования составила  $311,2 \pm 53,6$  экз.  $\text{м}^{-2}$ , интактной –  $169,6 \pm 51,1$  экз.  $\text{м}^{-2}$ . Обе группы ракуши показывают довольно высокий уровень агрегированности, однако, для просверленных раковин этот индекс, в целом, выше (Табл. 4). Динамика плотности всего пула ракуши в общем сходна: в течение периода наблюдений отмечены незначительные колебания, минимальная плотность ракуши отмечена для просверленных створок в 2002, а для интактных – в 2004 году. Наибольшая плотность ракуши была зарегистрирована для интактных раковин в 2001 года (Рис. 7). Наблюдается очень слабая положительная взаимосвязь ( $R=0,023$ ) между плотностью *A. islandica* и плотностью просверленной ракуши в грунте

Плотность других жертв *A. islandica* – *M. arenaria* и *M. edulis* намного ниже, чем у *M. balthica*. Так, для *M. arenaria* средняя плотность за все года исследования составила  $26,9 \pm 16,8$  экз.  $\text{м}^{-2}$ . В



Рисунок 7. Динамика плотности *Macoma balthica* на участке литорали Южной губы. (По оси ОУ отложены средние значения плотности  $\pm$  ошибки средних). Квадраты - живые моллюски, ромбы - просверленные раковины, круги - интактные раковины

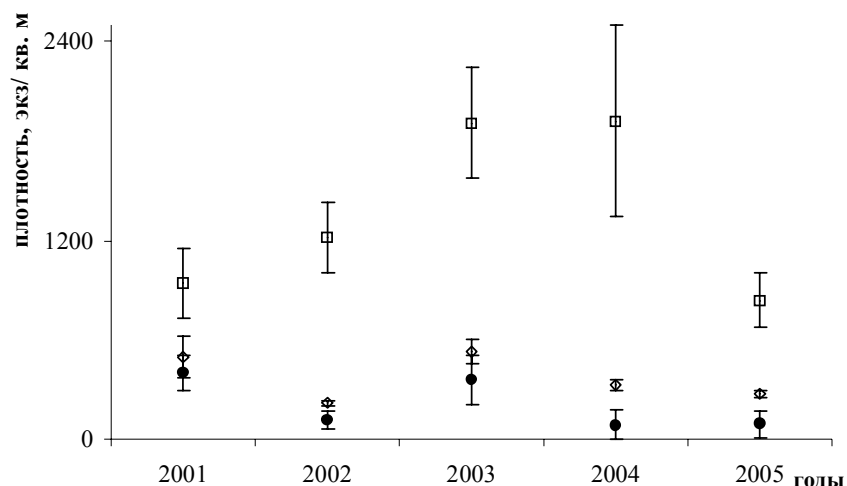


Рисунок 8. Динамика плотности *Mya arenaria* на участке литорали Южной губы. (По оси ОУ отложены средние значения плотности  $\pm$  ошибки средних). Квадраты - живые моллюски, ромбы - просверленные раковины, круги - интактные раковины

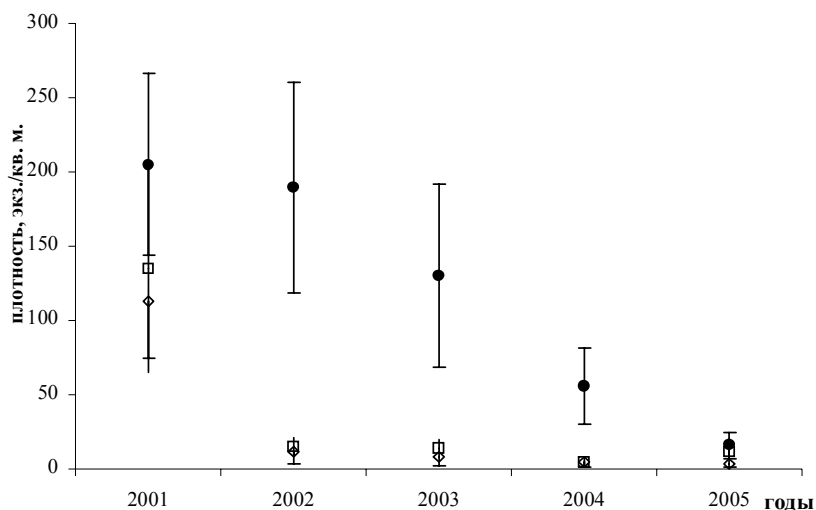
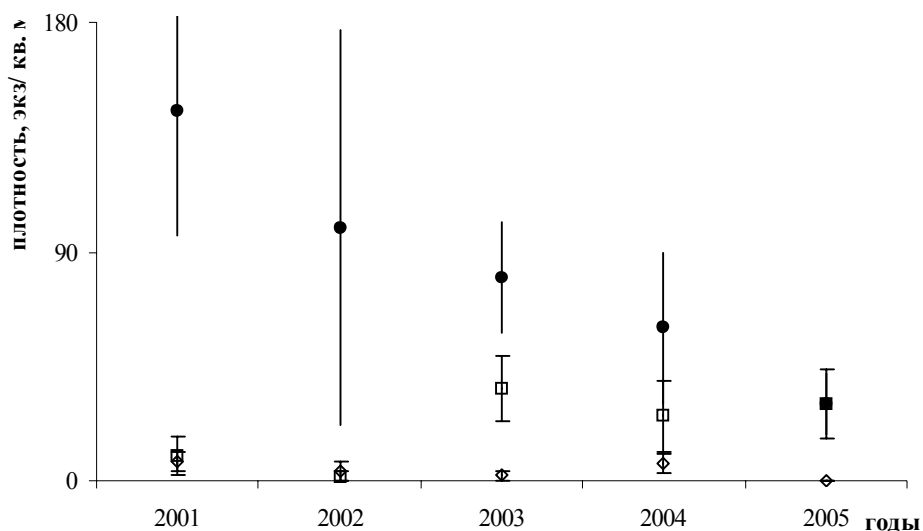


Рисунок 9. Динамика плотности *Mytilus edulis* на участке литорали Южной губы. (По оси ОУ отложены средние значения плотности  $\pm$  ошибки средних). Квадраты - живые моллюски, ромбы - просверленные раковины, круги - интактные раковины



течение периода наблюдений численность *M. arenaria* претерпевает неуклонное снижение вплоть до 2005 года, когда она составляет  $12,0 \pm 8,2$  экз.  $m^{-2}$  (Рис. 8). Исходя из представленных на Рисунке 8 данных, ракуша *M. arenaria* четко разделяется на группы интактных и просверленных раковин. Плотность интактной ракуши в течение периода наблюдения снижается с  $205,0 \pm 61,1$  экз.  $m^{-2}$  в 2001 году до  $16,0 \pm 8,7$  экз.  $m^{-2}$  в 2005. Динамика плотности просверленной ракуши в значительной степени повторяет динамику живых моллюсков. Максимальное значение было зарегистрировано в 2001 году –  $112,5 \pm 37,9$  экз.  $m^{-2}$ , минимальное – в 2005 году. Наиболее низкими плотностями характеризуется еще одна потенциальная жертва *A. islandica* – двустворка *M. edulis*. Ее средняя за все годы наблюдений плотность составляет  $19,7 \pm 4,6$  экз.  $m^{-2}$ . Максимальная плотность поселения *M. edulis* на данном участке наблюдалась в 2003 году и составляла  $36,0 \pm 12,8$  экз.  $m^{-2}$ , минимальная ( $1,9 \pm 1,9$  экз.  $m^{-2}$ ) – в 2002 году (Рис. 9). Динамика плотности ракуши *M. edulis* оказывается в целом сходной с таковой у *M. arenaria*. Наблюдается понижение численности интактных раковин этой двустворки с  $145,0 \pm 48,4$  экз.  $m^{-2}$  в 2001 году до  $30,0 \pm 12,1$  экз.  $m^{-2}$  в 2005 году. Что касается просверленных створок, то максимальной плотности раковины достигают в 2001 году ( $7,5 \pm 3,9$  экз.  $m^{-2}$ ) (Рис. 9).

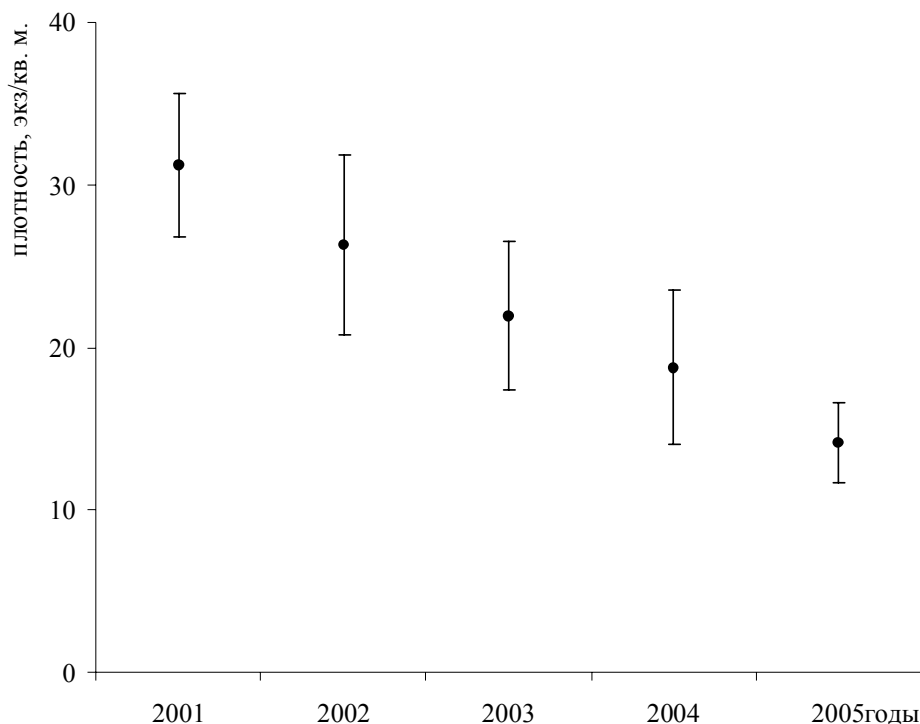
Исходя из представленных на рисунке 10 данных, литоральное поселение маком претерпевает закономерное развитие: в наблюдаемом в целом унимодальном распределении начинают доминировать меньшие классы. Так, в 2001 году наблюдается пик в области 2-5 мм, а также неясный пик в области 5-7 мм (Рис. 10а). Затем, в 2002 году доминируют моллюски с длиной раковины 1-2 мм, та же картина наблюдается и в 2004 году (Рис. 10б,г). В 2003 и 2005 году в поселении доминировали макомы с длиной раковины 2-3 мм (Рис. 10 в,д). Однако, наиболее значимо уменьшение доли крупных моллюсков в поселении. Данные, представленные на рисунке 12, свидетельствуют об уменьшении численности крупных маком на исследованном участке. Судя по приведенным на рисунке 11 данным, а также согласно наблюдениям в садках, *A. islandica* предпочитают питаться макомами с длиной раковины более 3 мм. Относительно длин раковин просверленной ракуши мы получили следующие результаты: начиная с 2001 года распределение длин просверленных створок маком не совпадает с распределением живых *M. balthica*. Это может говорить об избирательности в отношении размеров маком. Если говорить о ситуации 2001 года, то наибольший модальный класс живых моллюсков, как уже упоминалось, представлен макомами с длинами раковины от 3 до 5 мм, просверленные же створки наиболее часто попадают в модальный класс от 10 до 11 мм. В 2002 году модальный класс смещается в сторону уменьшения длины створок (7-9 мм) (Рис. 11б). В 2003 году наибольшее число просверленной створок имеет размер 7-8 мм (Рис. 11в), в 2004 – 3-5 мм (Рис. 11г). В 2005 году модальный класс сместился в район 5-6 мм (Рис. 11д).

#### *Роль Atauropsis islandica в изменении размерной структуры литоральных поселений M. balthica*

При сравнении размерных структур маком в исследованных выборках и на участке, расположенном юго-западнее полигона видно, что эти размерные структуры различаются (Рис. 12). Кроме этого, существует также различие между выборками маком «вне» поселения *A. islandica*



Рисунок 11. Динамика плотности крупных (>3 мм) *M. balthica* в поселении за 2001-2005 год. По оси ОУ отложены отложены средние значения плотности  $\pm$  ошибки средних)



и стандартными выборками, сделанными в 2005 году. Однако, ввиду значительной изменчивости размерной структуры *M. balthica* вне поселения хищника, выборки были подвергнуты процедуре снижения размерности с помощью метода главных компонент. Каждая выборка представляла собой отдельную точку с координатами в  $n$ -мерном пространстве, отвечающими значениям частот встречаемости отдельных размерных классов. Распределение отдельных выборок в пространстве 2-х вычисленных компонент представлено на рисунке 13. Для того, чтобы выяснить, как именно изменяется размерная структура *M. balthica* с изменением значения 1 компоненты, выборки упорядочили в градиенте первого фактора (Рис 14). Заметно, что значение 1 компоненты связано с долей крупных маком в выборках. После этого, значения 1 компоненты для отдельных выборок *M. balthica* сравнили с двумя независимыми параметрами – географическими координатами (согласно показаниям GPS) выборок и плотностью *A. islandica* (Табл. 8, Рис. 15).

Таблица 8. Значение коэффициента корреляции для 1 компоненты и разных параметров выборки. 1 - плотность *A. islandica* в выборке, 2,3 - географические координаты (2 - СШ, 3 - ВД). Отмечены достоверные значения ( $p < 0.05$ )

	1	2	3
<b>Значение 1 компоненты</b>	<b>-0.79</b>	<b>0.50</b>	-0.14

Исходя из значения коэффициента корреляции, более всего на наличие крупных маком влияет плотность *A. islandica*. Описанные выше факты в совокупности дают нам основание с некоторой

Рисунок 12. Сравнение динамики размерной структуры *M. balthica* в пределах поселения *A. islandica* (слева), и “вне” его (справа). По оси ОХ отложены размерные классы (1 - 0-0,9; 2 - 1-1,9 и т.п.), по оси ОУ - проценты встречаемости особей

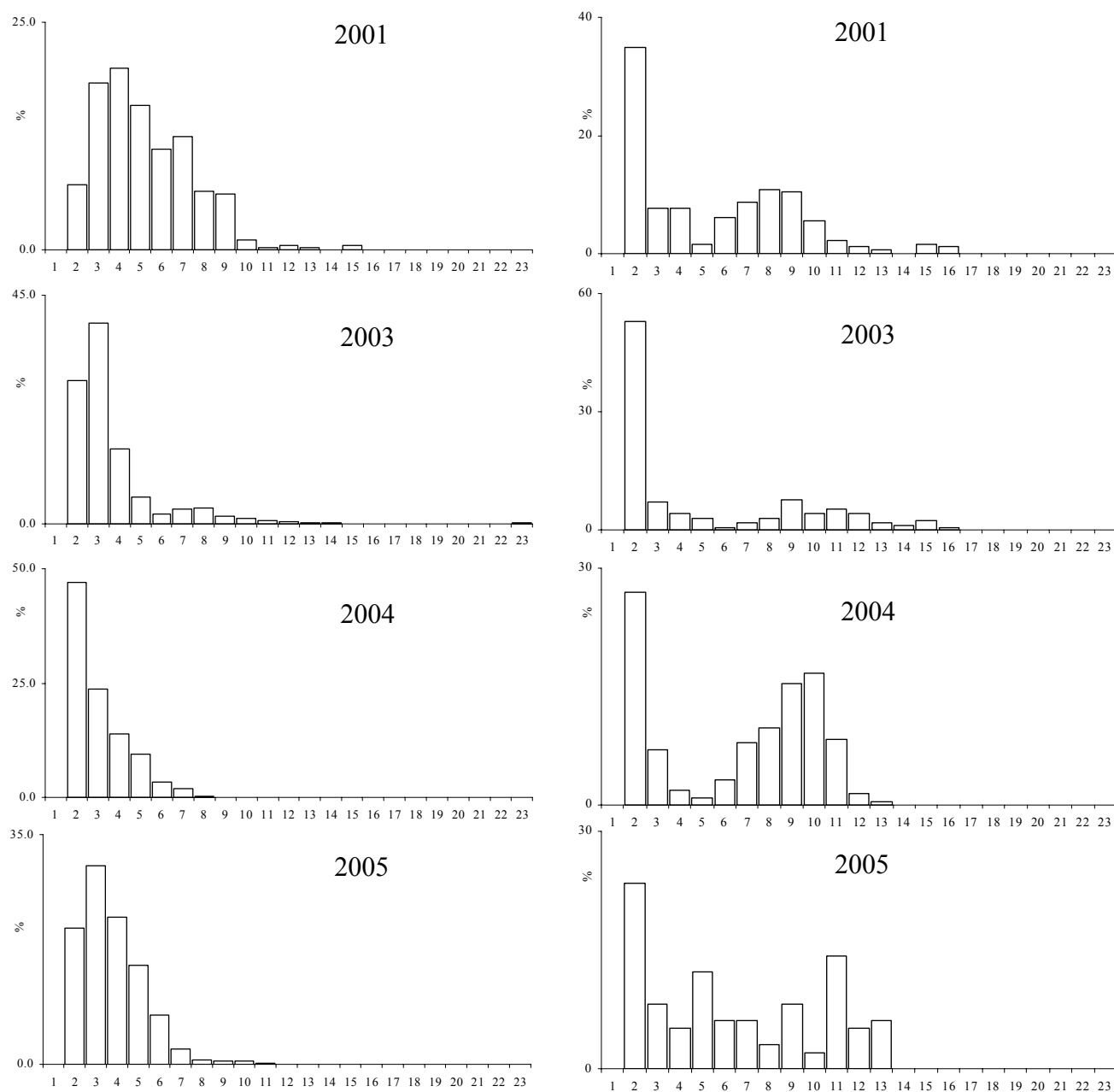


Рисунок 13. Распределение отдельных выборок *M. balthica* в пространстве 2-х главных компонент (см. пояснения в тексте). Кружками обозначены выборки в пределах поселения *A. islandica*, треугольниками - “вне” поселения

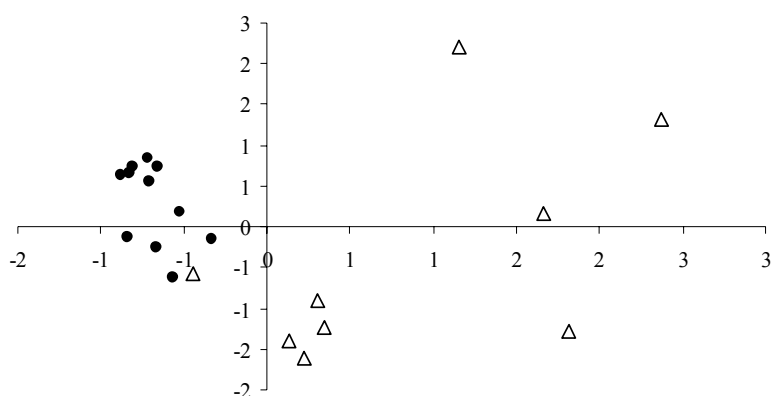


Рисунок 14. Распределение размерных структур *M. balthica* в градиенте 1 компоненты. Пояснения в тексте. На крайних графиках приведено значение 1 компоненты для выборки. По оси ОУ отложены проценты встречаемости

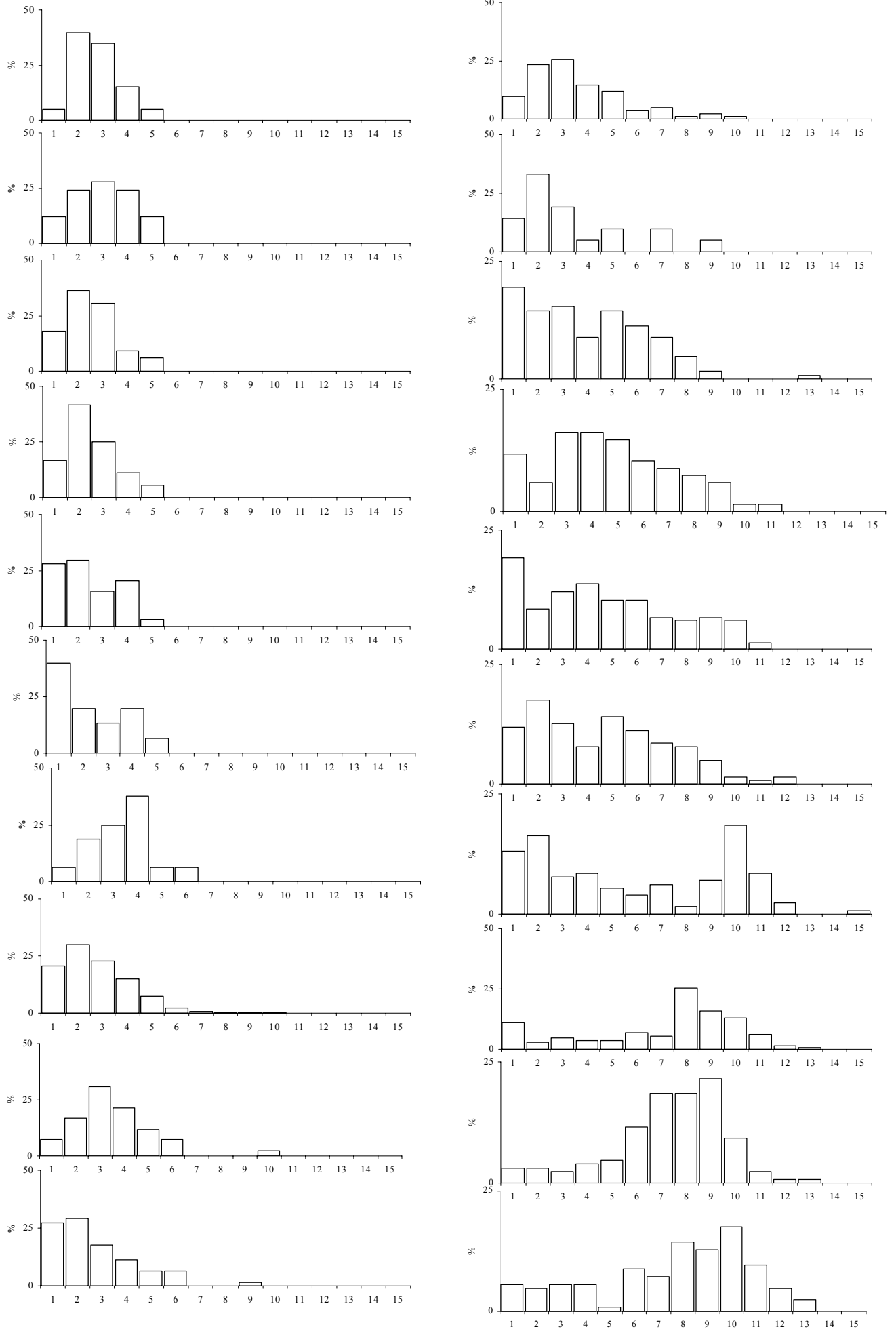
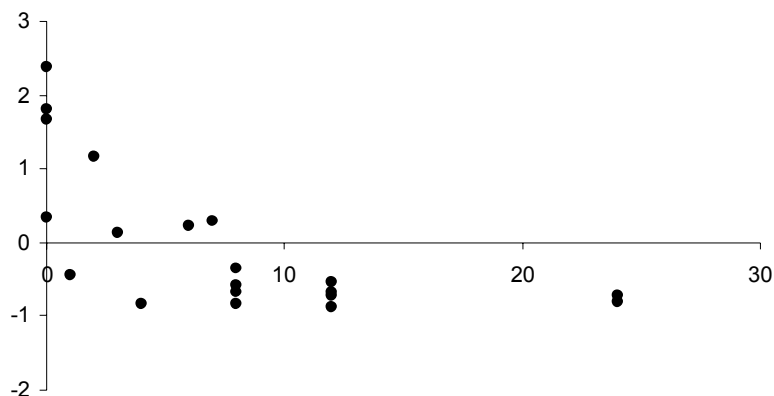


Рисунок 15. Связь значения 1 компоненты с плотностью *A. islandica* в выборке. По оси ОХ - плотность *A. islandica*, экз. м<sup>-2</sup>, по оси ОУ - значение 1 компоненты. Остальные пояснения в тексте



долей уверенности предполагать, что *A. islandica* играет роль в уменьшении доли маком предпочитаемого размера в поселении *M. balthica*.

#### Поведенческие аспекты питания *A. islandica*

Располагая данными об индивидуальном питании хищника в садках, мы провели анализ зависимости отверстий сверлений с размером (высотой раковины) хищника и длиной раковины *M. balthica* (Табл. 8).

Таблица 8. Оценка уровня внутригрупповой дисперсии среди *A. islandica* разных размеров ( $S^2$ ), вычисленная для указанных параметров (Lmb - Длина просверленных раковин *M. balthica*; Дсверл - Диаметр отверстия сверления). Отмечено достоверное различие между группами ( $p < 0,05$ )

	$S^2$
<b>Lmb</b>	29.8
<b>Дсверл</b>	3.7

Оказалось, что достоверно различаются отверстия сверлений, проделанные крупными (>16 мм) и мелкими (<10 мм) хищниками. Также была обнаружена достоверная положительная взаимосвязь ( $r=0,77$ , достоверно при  $p < 0,05$ ) между высотой раковины *A. islandica* и диаметром сверления. При этом размер маком, по всей видимости, не имеет значения для хищника (Табл. 8), что особенно заметно при рассмотрении размерных предпочтений *A. islandica*. При сравнении отверстий сверления, проделанных на макомах разного размера хищниками в садках, нами было замечено, что край отверстия зачастую оказывается неровным. На наш взгляд, это неслучайное явление вызвано тем, что более тонкая раковина проламывается, а процесс сверления не доводится до конца.

Анализ стереотипичности в выборе атакуемой створки (правая или левая) был проведен для пула просверленной ракуши в 2001 и 2005 году. Оказалось, что для 2001 года соотношение количества атак в правую и левую створок составило 91/41, а в 2005 – 42/43. Таким образом, достоверное предпочтение выбора правой створки было нами замечено лишь в 2001 году.

Поскольку вопрос о стереотипичности месторасположений отверстий сверления на раковинах *M. balthica* уже рассматривался в предыдущих работах (Аристов, 2004), мы решили провести анализ стереотипичности выбора мест сверления на раковинах *M. arenaria* (Рис. 16). Несмотря на некоторую расплывчатость облаков точек, вызываемую, вероятно тем, что для анализа использовались в том числе и мелкие мии, просверливание которых может происходить иначе, есть тенденция к скоплению отверстий сверления ближе к сифональному краю раковины. Такая специфичность в выборе места сверления, на наш взгляд, обусловлена тем, что хищник предпочитает атаковать *M. arenaria* прямо в грунте, вероятно, из-за невозможности манипуляции ею. А поскольку атака идет сверху, мы наблюдаем указанное распределение отверстий сверления на раковине.

## Обсуждение

Отметим еще раз, что на литорали *A. islandica* до 1998 года обнаружен не был (А.В. Полоскин, устное сообщение), следовательно, в литоральном сообществе вид появился сравнительно недавно. Первый вопрос, который возникает при анализе изменений, связанных с включением в сообщество нового вида – не влияет ли это событие на сообщество в целом, его таксономический состав и соотношение обилия видов? Известно, что такое влияние в некоторых случаях было показано (Paine, 1966; Березина, 1973; Lubchenko, 1978).

Параметром, по которому нами учитывалось обилие видов сообщества, не входящих в исследуемую систему «хищник-жертва» являлась встречаемость вида в выборке. Несмотря на то, что это довольно грубый показатель обилия, мы полагаем, что даже он отражает основные тенденции в развитии сообщества (Дажо, 1975). Видно (Табл. 3), что в целом сообщество осталось неизменным. Это обстоятельство имеет несколько важных следствий: Во-первых, методика взятия материала не привела к катастрофическим изменениям сообщества, и, следовательно, мы склонны не считать вмешательство в систему причиной наблюдаемых изменений в обилии и распределении хищников и их жертв. Во-вторых, по всей видимости, в данном сообществе ни один из рассматриваемых видов, как хищников, так и жертв не является эдификатором, иначе изменение распределения и обилия указанных видов повлекло бы более резкие изменения в системе. Исходя из всего вышесказанного, мы полагаем, что появление *A. islandica* не оказывает воздействие на структуру сообщества в целом.

Следующим важным вопросом является аспект взаимодействия с добычей и влияния *A. islandica* на поселения жертв. Приведенные данные по спектру питания *A. islandica* (Рис. 6), свидетельствуют том, что *M. balthica* потребляется хищником с наибольшей интенсивностью. Это соответствует соотношениям живых моллюсков в выборках. Очевидно, что избегание питания *M. arenaria* и *M. edulis* происходит не только по причине малой доступности жертв, но и специфического поведения этих моллюсков. Например, сползание мидий в щетки, очевидно, затрудняет доступ хищника к отдельным особям. Кроме того, по литературным данным, натициды предпочитают питаться инфаунными видами двустворок (Fretter, Graham, 1962; David, 1999). Что же касается *M. arenaria*, то эта глубоко закапывающаяся двустворка, вероятно, предпочитается хищником, если ему



предоставляются одинаковые возможности атаки *M. balthica* и мии, однако, как правило, маком в грунте в данном случае гораздо больше. Подтверждением о предпочтении *M. arenaria* маком, могут служить данные пищевых предпочтений, сведенные в таблицу 6. Следует, однако, заметить, что это можно трактовать как предпочтение со стороны *A. islandica*, однако, возможно также, что отмеченное «предпочтение» связано с различной сохранностью ракуши в грунте. Наличие предпочтения в отношении *M. edulis*, является, по всей видимости, следствием того, что просверленные створки мидии могут перезахораниваться в грунте, тогда как сама мидия на данном участке литорали встречается редко. Таким образом, очевидно, что, вследствие наибольшего обилия *M. balthica*, именно эта двустворка играет главную роль в питании *A. islandica*.

Однако, исходя из данных, представленных на рисунках 3 и 8, в поселениях *A. islandica* и *M. balthica* наблюдаются различающиеся тенденции в динамике численности. Этот факт сам по себе довольно любопытен, если учесть то, что, судя по обилию просверленной ракуши в грунте, в  $66,8 \pm 4,5\%$  случаев регистрируемой смертности гибель маком происходит по вине только этого хищника. Предполагая, что рацион *A. islandica* можно приблизительно рассчитать, разделив количество найденной просверленной ракуши на численность хищника, мы вправе ожидать, что численность маком будет уменьшаться. Однако мы наблюдаем более сложную динамику численности *M. balthica*. Значит, либо наблюдаемые изменения численности, в основном, происходят за счет тех моллюсков, которыми избегает питаться хищник в силу каких-то их особенностей, либо рацион хищника настолько невелик, а пополнение и рост моллюсков в поселении происходит настолько быстро, что оно «не замечает» воздействия *A. islandica* (показано, например, что изменение обилия моллюсков в поселении *M. arenaria* происходит независимо от влияния хищников (Strasser, Walensky, Reise, 1999)).

Наши данные позволяют проверить оба сделанных предположения. Как показали наблюдения за питанием *A. islandica* в садках, уровень потребления *A. islandica* сравнительно невелик, причем количество просверленных маком в садках примерно равно тому количеству маком, которое *A. islandica* предположительно поедает за год (Табл. 7). Несколько сниженная по сравнению с ожидаемой численность просверленной ракуши может являться следствием либо уменьшения уровня потребления в холодные месяцы (влияние температуры на уровень потребления жертв показано для *Naticidae* (Vermeij, Dudley, Zipser, 1989; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003)), либо того, что хищнику приходится тратить время на поиск добычи (в садках плотность жертв такова, что, по-видимому, хищник тратит время лишь на обработку и поглощение жертвы). Возможно также, что на указанную закономерность влияют оба обстоятельства. Так или иначе, несколько сниженный, по сравнению с ожидаемым рацион *A. islandica* может являться причиной несогласованных изменений численности хищника и *M. balthica*.

Другим предположением, объясняющим указанную несогласованность динамики численности хищника и жертвы является то, что большая часть поселения жертвы может каким-то образом избегать влияния хищника. Последнее может выражаться, например, в избирательности хищника в отношении разных размеров жертв (Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). Любопытные данные предоставляет анализ размерных предпочтений *A. islandica* применительно к разным видам жертв

(Рис. 17). Избирательность в отношении *M. arenaria*, как уже указывалось, вероятно связана с глубиной закапывания крупных мий и затруднениями в манипулировании чрезмерно крупной добычей. Что касается *M. edulis*, то хищник предпочитает питаться крупными мидиями. В целом, несоответствие пиков размерной структуры пула просверленных раковин и поселений живых моллюсков вполне согласуется с литературными данными об избирательности *Naticidae* в отношении размеров жертв (Green, 1968, Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). Кроме того, полученные данные хорошо согласуются с теоретическими выкладками, относительно того, что выгода от поглощения объекта должна быть максимизирована за счет выбора более крупных объектов для питания (Schoener, 1971; Kitchell et al. 1981).

В отношении избирательности *A. islandica* к разным размерам *M. balthica*, следует отметить, что подавляющее большинство просверленных раковин *M. balthica* было более 3 мм длиной (19 раковин из 1136 найденных в полевых сборах и 4 раковины из 116 просверленных раковин в садках оказались менее 3 мм). Мы предполагаем, что этот факт не связан с более легким разрушением мелких раковин в грунте, так как в садках хищники также предпочитали более крупных маком и не поедали имеющихся там мелких маком. Скорее всего, *A. islandica* не питается столь мелкими макомами, поскольку, во-первых, вероятность встречи хищника с ними сравнительно более низкая, чем с крупными макомами, а, во-вторых, манипуляция такой добычей оказывается весьма затрудненной. С точки зрения теории оптимального фуражирования такие результаты весьма показательны, поскольку хищник избегает ту добычу, затраты на обработку которой превышают полученную в результате ее поглощения энергию (Schoener, 1971; Kitchell et al. 1981). Принимая во внимание факт наличия размерных предпочтений у *A. islandica* в отношении *M. balthica*, можно предположить что именно он является причиной отмеченной разницы в наблюдаемых тенденциях изменения численности хищника и жертвы. Молодь маком попросту не поедается *A. islandica*, а поскольку в поселении она доминирует, оказывается, что в целом динамика плотности маком подчиняется иным закономерностям.

При анализе динамики плотности «доступных» для питания хищника *M. balthica* прослеживается определенная тенденция к уменьшению плотности (Рис. 11). Нам показалось интересным выяснить, являются ли наблюдаемые изменения результатом влияния *A. islandica* на поселение? Литературные данные свидетельствуют о том, что натициды могут оказывать регулирующее воздействие на своих жертв только при достаточно высокой плотности (Селин, 1990). Для ответа на этот вопрос, мы провели два независимых сравнения размерных структур *M. balthica* «внутри» и «вне» поселения *A. islandica*. Динамика размерной структуры *M. balthica* в поселении, расположенном несколько юго-западной исследуемого (Рис. 1) на участке, где *A. islandica* не найден, отличается от таковой «внутри» поселения хищника (Рис 12). Однако, проведенные в 2005 году дополнительные исследования показали значительную изменчивость размерных структур поселений маком в разных участках Южной губы. Поскольку на размерную структуру поселения может влиять множество факторов, был проведен сравнительный анализ размерных структур в выборках 2005 года «вне» и «внутри» поселения *A. islandica*. Необходимо отметить, что в выборках «вне» поселения *A. islandica* хищники встречались, но плотность их

Рисунок 16. Месторасположение отверстий сверления *A. islandica* на раковинах *M. arenaria*. Заметная приуроченность сверлений к сифональному краю раковины.

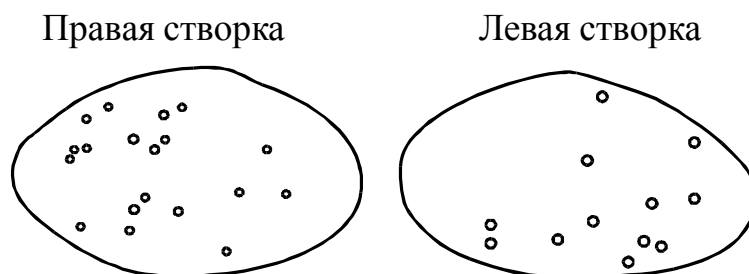
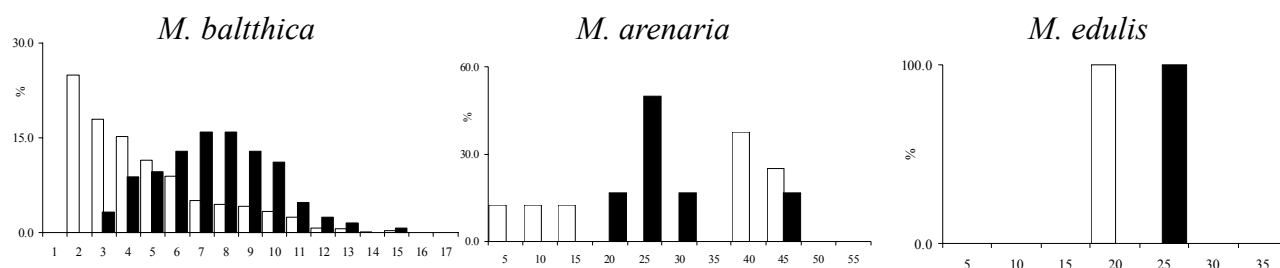


Рисунок 17. Размерные предпочтения *A. islandica* по размерной структуре пула просверленных раковин в 2002 году. Светлым обозначены размерные структуры живых моллюсков, темным, соответствующие размерно-частотные распределения просверленной ракуши. По оси ОХ - размерные классы (для *M. balthica* - 1-0-0,9; 2-1-1,9 и т.п. Для *M. arenaria* и *M. edulis* - 5 - 0-4,9; 10- 5-9,9 и т.п.). По оси ОУ - процент встречаемости



была значительно более низкой, чем в пределах поселения. Показано (Табл. 8, Рис. 15), что значения 1 компоненты, отвечающей за долю крупных макров в выборке достоверно достоверно связаны с плотностью *A. islandica* в выборке. Видимо, это обстоятельство указывает на то, что хищник действительно ответственен за наблюдаемые изменения в размерной структуре. Эти данные подтверждают идею о том, что *Naticidae* способны изменять размерную структуру поселений жертв, уничтожая особей определенных размеров (Commito, 1982; Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003).

Изменения численности жертв могут сказаться на ее доступности для хищника. Это само по себе, возможно, является причиной наблюдаемого спада численности *A. islandica*. Однако, отмеченные особенности взаимоотношений между *A. islandica* и *M. balthica* можно дополнить, учитывая неоднородность в распределении особей. Действительно, оценка индекса структурности показывает высокую степень неоднородности распределения как хищника, так и жертвы, которую можно трактовать как наличие агрегаций (Табл. 4). В целом, *M. balthica* в течение периода

наблюдений демонстрирует тенденцию к увеличению степени агрегированности, точно так же как до 2002 года наблюдается тенденция к повышению неоднородности распределения крупных маком (Табл. 4). Известно, что образование скоплений может снижать вероятность гибели жертв в результате атак хищника, поскольку такие агрегации служат как бы убежищами, то есть малоподвижный хищник имеет меньше шансов уничтожить неоднородное поселение, стремясь минимизировать время поиска и подолгу оставаясь в высококормных агрегациях жертвы (Murdoch, Oaten, 1975). Однако, начиная с 2002 года индекс структурности крупных маком в поселении начинает понижаться (Табл. 4). Заманчиво было бы предположить, что наблюдаемые изменения связаны с воздействием *A. islandica*. Вначале, в ответ на увеличение агрегированности жертв, хищник начинает больше времени проводить в кормовых пятнах, возникает, так называемый «агрегирующий ответ» хищника, существование которого, обуславливается изменением поведения хищника (Townsend, Hildrew, 1980 по Бигон, Харпер. Таунсенд, 1989). Выедание моллюсков в скоплении выравнивает их численности относительно других скоплений. Этим, очевидно, объясняется уменьшение агрегированности крупных маком в поселении. Однако, кроме того, падение численности доступных для питания *M. balthica* заставляет хищника больше времени уделять поиску добычи, более равномерно распределяясь по участку. Наблюдаемая динамика индекса структурности *A. islandica* может служить подтверждением данного предположения (Табл. 4). В пользу высказанного предположения свидетельствует тот факт, что индекс структурности просверленной ракуши сравнительно более низок, чем индекс структурности живых крупных маком (Рис. 18), а значит, именно выравнивание численности маком в разных скоплениях является причиной увеличения однородности поселения крупных маком. В общем, картина пространственного взаимоотношения особей хищника и жертвы еще недостаточно ясна, однако, феномен регистрируемого хищничества позволяет намечать пути дальнейшего изучения проблемы.

Рассмотренные эффекты взаимодействия в основном касались влияния хищника на жертву. Однако, изменение численности жертв также оказывает определенный эффект на обилие, размерную структуру и особенности распределения *A. islandica* в пространстве. Прежде всего, следует обратить внимание на то, что численность *A. islandica* в течение периода наблюдений закономерно снижается. Эти негативные явления могут быть связаны с уменьшением обилия «выгодных» крупных *M. balthica*. Вследствие недоступности наиболее энергетически выгодной добычи хищник переходит на питание менее выгодной, однако более доступной (Рис. 12). Этим может объясняться наблюдаемый сдвиг пиков размерного распределения просверленной ракуши в сторону меньших размеров маком. О принципиальной возможности подобного сдвига говорит высокая степень толерантности в отношении размеров маком при питании *A. islandica* в садках (рис. с диаметрами и размерами маком). Действительно, в садках хищники могут питаться широко варьирующими по размеру жертвами (Рис. 19, Табл. 8), что показано и для других видов *Naticidae* (Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). По всей видимости, наблюдаемая вариативность обеспечивается искусственно завышенной плотностью жертв, когда моллюск имеет возможность просверливать жертв, не тратя время на поиск добычи.

Рисунок 18. Динамика индекса структурности  $I_w$ , вычисленного для живых *M. balthica* (сплошные круги) и для просверленных створок (полые круги). По оси ОХ - даты наблюдений, по оси ОУ - значения индекса

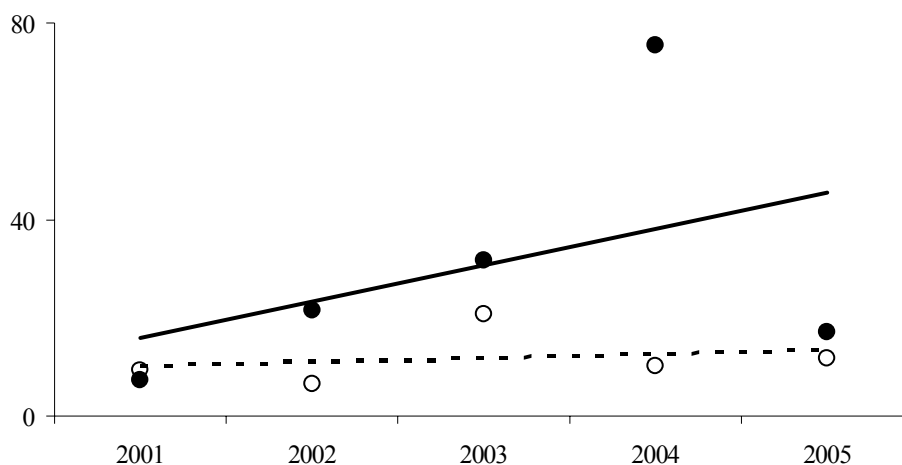


Рисунок 19. Избирательность *A. islandica* в отношении размеров *M. balthica* по результатам садковых наблюдений. N - количество *A. islandica* указанных размеров, по оси ОХ - размерные классы (1 - 0-0,9; 2 - 1-1,9 и т.п.). По оси ОУ - процент встречаемости

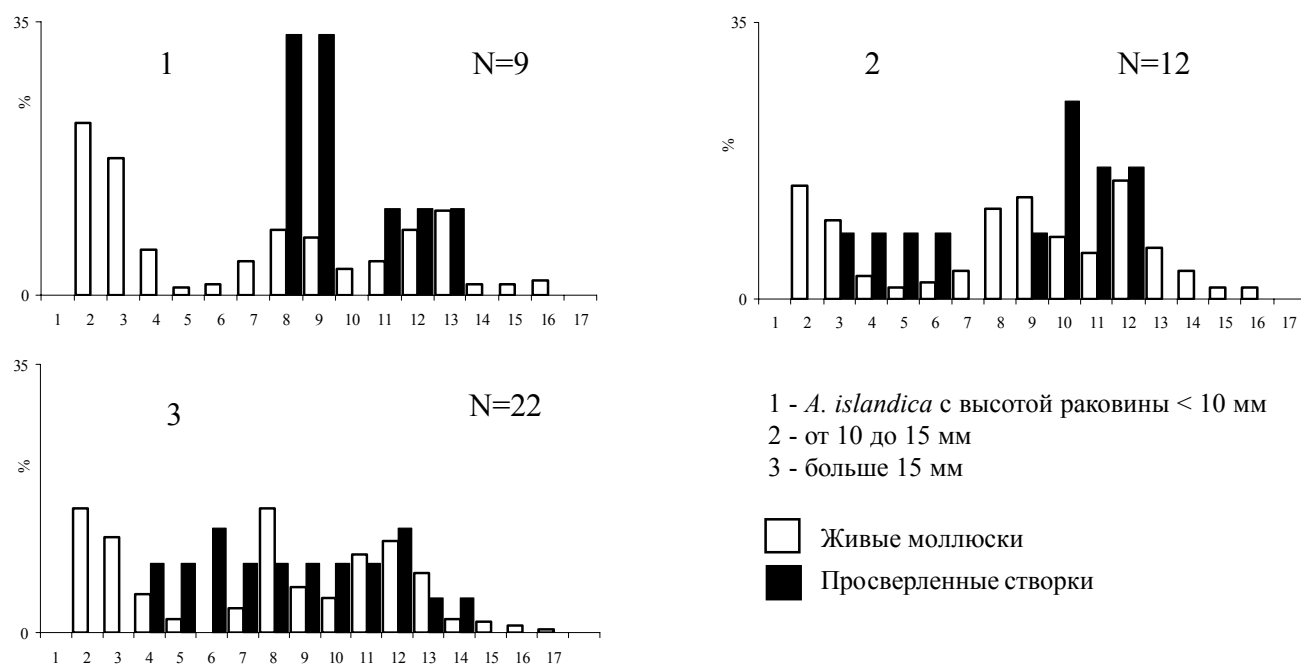
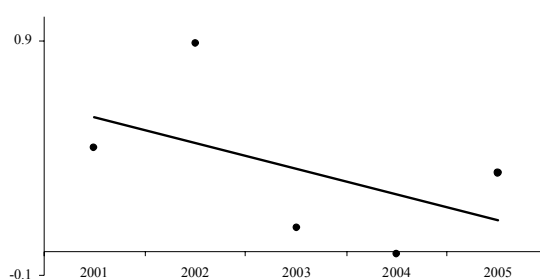


Рисунок 20. Изменени степени тесноты связи между плотностью крупных (>10 мм) и мелких (<10 мм) *A. islandica* в выборках. По оси ОХ - годы; по оси ОУ - значения коэффициента корреляции Пирсона



Наблюдаемое изменение размерной структуры *A. islandica* можно трактовать по-разному (Рис. 5). Например, вполне возможно, что массовое пополнение литоральных поселений молодью происходит не каждый год, и в дальнейшем мы наблюдаем ростовые процессы в поселении *A. islandica*. В пользу этого факта говорит сравнительно большее количество найденных на литорали кладок *A. islandica* в конце мая по сравнению с предыдущими годами (В.М. Хайтов, устное сообщение). Однако, возможно более любопытное объяснение наблюдаемой динамики размерной структуры *A. islandica* в литоральном поселении. Садковые наблюдения показывают, что толерантность в выборе *M. balthica* разных размеров подобная особенность присуща не всем размерным группам *A. islandica*. Мелкие хищники выказывают более высокую избирательность в отношении размеров маком (Рис. 19). Подобная избирательность может объясняться тем, что энергетические затраты мелкого *A. islandica* на просверливание раковины макомы настолько велики, что хищник выбирает жертв наиболее выгодных размеров. Постепенное исчезновение мелких хищников можно трактовать как миграцию или гибель в результате недостатка необходимых ресурсов и, как следствие, возрастания внутривидовой конкуренции. Косвенным подтверждением этого факта может служить тенденция к уменьшению взаимосвязи между крупными и мелкими хищниками в выборках (Рис. 20), а также разный уровень агрегированности *A. islandica*.

По всей видимости, существенную роль в сохранении поселения *A. islandica* на литорали играют поведенческие аспекты хищничества. К сожалению, чрезвычайная скудность подобного рода информации позволяет лишь наметить некоторые тенденции в изменении пищевого поведения. Это, прежде всего, уже отмеченное вероятное изменение пищевой стратегии путем увеличения поискового пространства, обуславливаемого, по всей видимости, возрастающей подвижностью хищника. Кроме того, ранее нами уже показывалось, что, используя *M. arenaria* в качестве дополнительного источника питания, хищник не тратит время и энергию на обработку жертвы, предпочитая атаковать двустворку прямо в грунте (Аристов, 2003). Любопытно, что найденные не только в грунте, но и в садках створки мелких маком имели неровные края отверстий сверлений – «проломы» раковин. К сожалению, мы еще не готовы к серьезному анализу этих наблюдений, однако, возможно, что пролом створок мелких маком позволяет уменьшить время сверления, дающего, согласно литературным данным, наибольший вклад во временные затраты хищника в процессе обработки добычи (Ziegelmeier, 1954). Наконец анализ предпочтений атакуемых створок маком (правая или левая) показал, что в 2001 году наблюдалось достоверное предпочтение в атаке в правую створку, в 2005 году достоверных различий в числе атак не наблюдалось (Табл. 9).

Таблица 9. Изменение стереотипичности в предпочтении атакуемой створки *M. balthica*

	частота атаки	
	правая створка	левая створка
<b>2001</b>	91	41
<b>2005</b>	42	43

Кстати, это довольно любопытно, поскольку в литературе предпочтение атакуемых створок не показано (Kingsley-Smith, Richardson, Seed, 2003). Все вышеуказанные наблюдения говорят о том, что хищник способен, изменяя пищевое поведение, питаться таким образом, чтобы тратить меньше энергии на поедание добычи, повышая тем самым, выгодность доступных, но малокормных *M. balthica*.

Исходя из представленных выше данных, нам представляется, что основные тенденции в развитии данной системы таковы: включение в спектр питания новых видов жертв, в том числе возможный переход на частичный каннибализм будет несколько стабилизировать численность хищника; границы поселения натицид на литорали будут расширяться, причем это расширение, скорее всего будет вызвано расползанием хищников в поисках маком излюбленного размера; снижение плотности *A. islandica* на литорали приведет к росту и стабилизации численности его жертв, а возможно, и восстановлению размерной структуры.

Необходимо отметить, что проведенное исследование носит в основном предварительный характер и позволяет лишь выявить определенные тенденции в развитии системы *A. islandica* – *M. balthica*. Несомненно также, что многие отмеченные закономерности выявились лишь благодаря регистрируемому хищничеству *A. islandica*. В целом, на исследованном участке литорали Белого моря за счет моновидового поселения *A. islandica* сложились уникальные условия, при которых лишь находка просверленной ракуши, позволяет ответить на вопрос, кем питается хищник, дать приблизительную оценку интенсивности его питания, а также выявить размер питавшегося хищника.

Детальное изучение избирательности, уровня потребления и пищевого поведения жертвы было бы невозможно путем рутинного изучения содержимого желудков хищников. Так или иначе, данная работа показывает возможность изучения систем с регистрируемым хищником и жертвой, а также экологическими и поведенческими аспектами их взаимодействия

## **Благодарности**

Мне бы хотелось выразить благодарность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника за предоставленную возможность работы на заповедных территориях. Отдельно хотелось бы поблагодарить ведущего научного сотрудника заповедника В.В. Бианки за неоценимую поддержку на полевых этапах работы. Кроме того, я благодарен всем участникам XXII-XXVI беломорских экспедиций, без самоотверженной помощи которых не состоялись бы многие полевые этапы работ и первичная обработка данных. В этой связи хотелось бы особо поблагодарить И.Ю. Аристову, Е.А. Генельта-Яновского, Е.А. Петрову и К.В. Шунькину за помощь в организации и обработки результатов садковых наблюдений. Также мне бы хотелось поблагодарить С.В. Велле и С.А. Назарову за помощь при взятии проб в 2005 году. Я признателен В.М. Хайтову за предоставленный материал по размерной структуре маком в Южной губе, а также за ценные советы относительно статистической обработки материала. Не имея возможности поблагодарить каждого, я хочу выразить горячую признательность всем, помогавшим мне на

различных этапах работы.

Наконец, мне бы хотелось поблагодарить Николая Владимировича Максимовича, взявшего на себя труд рецензирования работы, а также своего научного руководителя, Алексея Валерьевича Полоскина, который всячески способствовал написанию работы, от задумки до воплощения.

## Основные результаты и выводы

- 1) В спектр питания *Amauropsis islandica* на литорали входит по меньшей мере 5 видов моллюсков: *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea* и *Amauropsis islandica*. Основную роль в питании *A. islandica* на литорали играет массовый вид *Macoma balthica*
- 2) Исходя из соотношения просверленной ракуши и численности живых моллюсков *A. islandica* предпочитает *M. arenaria* маком. *M. edulis* является наименее предпочтительным видом Bivalvia для хищника. В целом, для хищника характерно предпочтение моллюсков большего размера, что хорошо соотносится с положениями теории оптимального фуражирования
- 3) Нами обнаружена четкая взаимосвязь между диаметром проделанного в результате питания отверстия сверления и размером *A. islandica*
- 4) Питание *Amauropsis islandica* является хорошим примером регистрируемого хищничества, так как благодаря специфическому способу атаки (просверливание раковин), имеется возможность оценить спектр питания, дифференциальную смертность добычи и предпочтения в отношении размеров жертв. Благодаря наличию на литорали моновидового поселения хищника, впервые имеется возможность безошибочного определения причины гибели жертвы по наличию на раковине отверстия сверления
- 5) *A. islandica* играет существенную роль в постепенном исчезновении в поселениях *M. balthica* крупных особей
- 6) Несмотря на то, что численность доступных для питания *M. balthica* на исследованном участке неуклонно снижается, по всей видимости, истребить вид полностью хищник не в состоянии, ввиду размерного ограничения (*A. islandica* строго приурочен к питанию моллюсками более 3 мм длиной), гетерогенности поселения маком и ежегодного пополнения поселения молодью
- 7) Вследствие уменьшения количества доступных жертв хищник переходит на питание более мелкими особями, в результате чего энергетический выигрыш от поглощения жертв уменьшается. По-видимости, хищник пытается уменьшить временные затраты на процесс питания за счет уменьшения времени обработки добычи и рассеивания по участку в поисках агрегаций маком.
- 8) Исходя из наблюдаемой картины взаимодействий мы можем предположить следующее развитие ситуации:
  - a. Ввиду уменьшения доступности *M. balthica* в поселении хищника, он будет продолжать включать в пищевой спектр новые виды (включая каннибализм)
  - b. Поиск доступных для питания жертв приведет к расширению границ поселения за счет расселения параллельно изобате нуля глубин
  - c. Снижение плотности *A. islandica* до уровня, определяющегося наличием жертв подходящего размера в питании



## Литература

- 1) Акимушкин И.И. Класс Головоногие моллюски (Cephalopoda)/ И.И. Акимушкин, Ю.А. Филиппова// Жизнь животных.- М.: Просвещение, 1988.- Т.2.- С. 114-145.
- 2) Алякринская И.О. Морфофункциональные адаптации к питанию брюхоногого моллюска *Cryptonatica clausa*/ И.О. Алякринская// Биология морских беспозвоночных.- Владивосток, 1990б.- С. 38-43.
- 3) Алякринская И.О. Морфофункциональные особенности ноги натики (*Cryptonatica clausa*) (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia)/ И.О. Алякринская // Зоологический журнал.- 1990а.- Т. 72, вып. 5.- С. 26-35.
- 4) Алякринская И.О. Морфофункциональные особенности питания некоторых хизных брюхоногих моллюсков/ И.О. Алякринская // Известия АН. Серия биологическая.- 2002.- №6.- С. 718-732.
- 5) Аристов Д.А. Экология и питание представителей семейства Naticidae (Pectinibranchia) на литорали Кандалакшского залива Белого моря/ Д.А. Аристов. А.В. Полоскин //IV Научная Сессия Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного Университета. Тезисы докладов.- СПб, 2003.- С. 46-48.
- 6) Бескупская Т.И. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря/ Т.И. Бескупская// Труды Кандалакшского государственного заповедника.- М., 1963.- С. 135-158.
- 7) Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т./ М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд.- М.: Мир, 1989.-Т. 1.- 667 с.
- 8) Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т./ М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд.- М.: Мир, 1989.-Т. 2.- 477 с.
- 9) Биологический Энциклопедический Словарь/ Под ред. М.С. Гилярова.- М.: Советская Энциклопедия, 1986.- 831 с.
- 10) Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование/ В. Вольтера.- М. Мир, 1976.- 288 с.
- 11) Гаевская Н.С. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства/ Н.С. Гаевская// Трофология водных животных. Итоги и задачи.- М., 1973.- С. 18 – 37.
- 12) Голиков А.Н. Класс Gastropoda// Моллюски Белого моря.- Л.: Наука, 1987.- С. 41 - 205. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР. Вып. 151).
- 13) Голиков А.Н. Состав и распределение брюхоногих моллюсков отряда Naticiformes морей СССР/ А.Н. Голиков, Б.И. Сиренко// Зоологический журнал.- 1983.- Т. 62, вып. 9.
- 14) Дажо Р. Основы экологии/ Р. Дажо.- М.: Прогресс, 1975.- 415 с.
- 15) Дементьев Г.П., Ильичев В.Д. Отряд Согообразные (Strygiformes)// Жизнь животных.- М., 1985.- Т. 6.- С. 295-308.
- 16) Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша.- М.: Мир, 1988.- 184 с.
- 17) Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты/ Д. Дьюсбери.- М.: Мир, 1981.- 480 с.

- 18) Зорина З.А. Основы этологии и генетики поведения/ З.А. Зорина, И.И. Полетаева, Ж.И. Резникова.- М.: Изд-во МГУ, 1999.- 383 с.
- 19) Зубаха М.А. Особенности размножения и пополнения поселений *Musoma baltica* L. В Белом море/ М.А. Зубаха, А.В. Полоскин, Н.А. Гольцов// Вестник СПбГУ.- 2000.- Сер.3, Вып. 2, (N 11).- С. 108 – 115.
- 20) Камардин А.Н. Особенности строения осфрадия и его связь с питанием у беломорских моллюсков семейств *Littorinidae*, *Naticidae*, *Buccinidae*/ А.Н. Камардин// Адаптации животных и растений к условиям арктических морей.- СПб, 1999.- С. 81-85.
- 21) Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяции/ А.Н. Колмогоров// Проблемы кибернетики.- 1972.- Вып. 25.- С. 100-106.
- 22) Лоренц К. Обратная сторона зеркала/ К. Лоренц.- М.: Республика.- 1998.- 393 с.
- 23) Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организма/ А.А. Любищев.- М.: Наука, 1982.- 278 с.
- 24) Максимович Н.В. Анализ количественных гидробиологических материалов (Учебное пособие)/ Н.В. Максимович, В.Б. Погребов.- Л.: Изд-во ЛГУ, 1986.- 97 с.
- 25) Максимович Н.В. Динамика структурных характеристик литоральных поселений *Musoma baltica* L. в губе Чупа (Белое море)/ Н.В. Максимович, А.В. Герасимова, Т.А. Кунина// Вестник СПбГУ.- 1991.- Сер.3, Вып. 2, (N 10).- С. 23 – 31.
- 26) Максимович Н.В. Долговременный мониторинг литоральных поселений двустворчатых моллюсков (*Mollusca*, *Bivalvia*) в губе Чупа (Белое море)/ Н.В. Максимович, А.В. Герасимова/ / Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии (Сер. Труды БИНИИ, вып. 51).- СПб, 2004.- С. 95 -120.
- 27) Мантейфель Б.П. Трофология и поведение гидробионтов/ Б.П. Мантейфель// Трофология водных животных. Итоги и задачи.- М., 1973.- С. 85 – 94.
- 28) Ошмарин П.Г. Следы в природе/ П.Г. Ошмарин, Д.Г. Новиков.- М.: Наука, 1990. 296 с.
- 29) Петросян Л.А. Математические модели в экологии/ Л.А. Петросян, В.В. Захаров.- СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997.- 256 с.
- 30) Пирожников П.Л. О гидробиологии как науке и месте в ней трофологических исследований/ П.Л. Пирожников// Трофология водных животных. Итоги и задачи.- М., 1973.- С. 75- 84.
- 31) Погребов В.Б. Стабильность мидиевого поселения в осушной зоне Белого моря/ В.Б. Погребов, Н.В. Максимович// Биология моря.- 1991.- N 4.- С. 61 -70.
- 32) Полоскин А.В. Особенности питания представителей семейства *Naticidae* Forbes в Кандалакшском заливе Белого моря/ А.В. Полоскин// Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.- СПб, 1995.- С. 87-88.
- 33) Полоскин А.В. Особенности питания представителей семейства *Naticidae* Forbes в Кандалакшском заливе Белого моря/ А.В. Полоскин// Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря.- СПб, 1995.- С. 87-88.
- 34) Саидова Х.М. О нахождении в морских осадках фораминифер, просверленных молодью гастропод/ Х.М. Саидова, К.В. Беклемишев// Докл. АН СССР.- 1963.- Т. 92, №5.- С. 1061-1063.

- 35) Северцов А.С. Введение в теорию эволюции/ А.С. Северцов.- М.: Изд-во МГУ, 1981.- 318 с.
- 36) Селин Н.И. Биология брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* из Японского моря/ Н.И. Селин// Биология моря.- 1990.- №2.- С. 28-34.
- 37) Смирнов Н.Н. Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (Copepoda, Crustacea)/ Н.Н. Смирнов// Трофология водных животных. Итоги и задачи.- М., 1973.- С. 164 – 170.
- 38) Татишвили К.Г. Справочник по экологии морских брюхоногих/К.Г. Татишвили, К.Г. Багдасарян, Ж.Р. Казахашвили.- М: Наука., 1968.- 170 с.
- 39) Тинберген Н. Поведение животных/ Н. Тинберген.- М.: Мир, 1978.- 192 с.
- 40) Федяков В.В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря/ В.В. Федяков.- Л.: ЗИН АН СССР, 1986.- 126 с.
- 41) Формозов А.Н. Спутник следопыта/ А.Н. Формозов.- М.:МОИП, 1952. 360 с.
- 42) Шилейко А.А. Материалы по морфологии Naticoidea и вопросы таксономии надсемейства (Mollusca, Mesogastropoda)/ А.А. Шилейко// Труды Института океанологии.- 1977.- Т. 108.- С. 79-97.
- 43) Шовен Р. Поведение животных/ Р. Шовен.- М.: Мир, 1972.- 487 с.
- 44) Abrams P.A. The evolution of predator-prey interactions: Theory and Evidence/ P.A. Abrams// Annu. Rev. Ecol. Syst.- 2000.- Vol. 31.-P. 79–105.
- 45) Aitken A.E. Biotic interactions revealed by macroborings in arctic bivalve molluscs/ A.E. Aitken, M.J. Risk// Lethaia.- 1988.- V. 21.- P. 339-350.
- 46) Ansell A.D. Aspects of naticid predation in Hong Kong with special reference to the defensive adaptations of *Bassina (Callanaitis) calophylla* (Bivalvia)/ A.D. Ansell, B. Morton// Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China.- Hong Kong, 1985.- P. 635-660.
- 47) Ansell A.D. Observations on predation of *Venus striatula* (Da Costa) by *Natica alderi* (Forbes)/ A.D. Ansell// Proceedings of the Malacological Society of London.- 1960.- V. 34.- P. 157-164.
- 48) Arruda E.P. Mollusc feeding guilds on sandy beaches in Sro Paulo State, Brazil/ E.P. Arruda, O. Domaneschi, A.C.Z. Amaral// Marine Biology.- 2003.- Vol. 143, Iss. 4.- P. 691-701
- 49) Arua I. Predatory gastropod boreholes in an Eocene molluscan assemblage from Nigeria/ I. Arua, M. Hoque// Lethaia.- 1989.- V. 22.- P. 49-59.
- 50) Barnes R.D. Invertebrate Zoology/ R.D. Barnes, E.E. Ruppert.- Forth Worth, San-Diego, NY, Orlando, San-Antonio, Toronto, Montreal, L., Sydney, Tokyo: Saunders College Publishery, 1994.- 1040 p.
- 51) Bayliss D.E. Selective feeding on bivalves by *Polinices alderi* (Forbes) (Gastropoda)/ D.E. Bayliss// Ophelia.- 1986.- V. 25.- P. 33-47.
- 52) Benard M.F. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories/ M.F. Benard// Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.- 2004.- V.35.- P. 651 – 673.
- 53) Berry A.J. Predator-prey interactions and coupled annual cycles in the coastal gastropods *Umbonium vestiarium* (L.) (Trochacea) and *Natica maculosa* Lamarck (Naticidae)/ A.J. Berry// Asian Marine Biology.- 1990.- V. 7.- P. 109-114.

- 54) Beukema J.J. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation / J. J. Beukema, P. J. C. Honkoop & R. Dekker// *Hydrobiologia*.- 1998.- Vol. 375/376.- P. 23–34.
- 55) Blumenshine S.C. Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation/ S.C. Blumenshine, K.D. Hambright// *Hydrobiologia*.- 2003.- Vol. 491.- P. 347–356.
- 56) Broom M.J. A preliminary investigation into prey species preference by the tropical gastropods *Natica maculosa* Lamarck and *Thais carinifera* (Lamarck)/ M.J. Broom// *Journal of Molluscan Studies*.- 1983.- V. 49.- P. 43-52.
- 57) Buck T.L. Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity/ T.L. Buck, G.A. Breed, S.C. Pennings, M.E. Chase, M. Zimmer, T.H. Carefoot// *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.- 2003.- Vol. 292.- P. 103– 116.
- 58) Carriker M.R. The chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods: a review and an hypothesis/ M.R. Carriker, L.G. Williams// *Malacologia*.- 1978.- V. 17.- P. 143-156.
- 59) Commito J. A. Predatory infauna and trophic complexity in softbottom communities/ J.A. Commito, W. G. Ambrose// Jr., In P. E. Gibbs (ed.).- *Proceedings of the Nineteenth European Marine Biological Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge.-1985.- P. 323–333.
- 60) Commito J.A. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA/ J.A. Comito// *Marine Biology*.- 1982.- V. 69.- 187-193.
- 61) Como S. Response of deposit-feeders to exclusion of epibenthic predators in a Mediterranean intertidal flat/S. Como, F. Rossi, C. Lardicci// *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*.- 2004.- Vol. 303, Is. 2.- P.157-172.
- 62) David D.H. Predator-prey interactions in a benthic stream community: a field test of flow-mediated refuges/ D. David, R.A. Merz// *Oecologia*.- 1998.- Vol.- 114.- P. 263-273.
- 63) David A. Predation by Naticid Gastropods on Late – Oligocene (Egerian) Molluscs Collected from Wind Brickyard, Eger, Hungary/ A. David// *Malacological newsletters*.-1999.- Vol. 17.- P. 11-19.
- 64) Diaz-Fleischer F. Predatory behaviour and prey-capture decision making by the web-weaving spider *Micrathena sagittata*/ F. Diaz-Fleischer// *Can. J. Zool*.- 2005.- Vol. 83.- P. 268–273.
- 65) Dolmer P. The interactions between bed structure of *Mytilus edulis* L. and the predator *Asterias rubens* L./ P. Dolmer// *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.- 1998.- Vol. 228.- P.137-150.
- 66) Dunkin S. De B. Behavioural components of prey-selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles, *Semibalanus balanoides* (L.), in the laboratory/ S. De B. Dunkin, R.N. Hughes// *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*.- 1984.- V. 79, №1.- P. 91-103.
- 67) Edwards D.C. Feeding and growth rates of *Polinices duplicatus* preying *Mya arenaria* at Barnstable Harbor, Massachusetts/ D.C. Edwards, J.D. Huebner// *Ecology*.- 1977.- V. 58.- P. 1218-1236.
- 68) Fretter V. British Prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology/ V. Fretter, A. Graham.- L.: The Ray Society, 1962.- 755 c.
- 69) Goeij de P. Deep-burying reduces growth in intertidal bivalves: field and mesocosm experiments

- with *Macoma baltica*/ P. De Goeij, P.C. Luttikhuisen// *Journal of Experimental Marine Ecology and Biology*.- 1998.- V.228.- P. 327-337.
- 70) Golikov A.N. The naticid gastropod in the boreal waters of the western Pacific and Arctic oceans/ A.N. Golikov, B.I. Sirenko// *Malacological review*.- 1988.- V. 21.- P. 1-41.
- 71) Green R.H. Mortality and stability in a low diversity subtropical intertidal community/ R.H. Green// *Ecology*.- 1968.- V. 49.- P. 848-854.
- 72) Griffiths R.J. Predation on the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) by the gastropod *Natica* (*Tectonatica*) *tecta* Anton/ R.J. Griffiths// *Journal of Molluscan Studies*.- 1981.- V. 47.- P. 112-120.
- 73) Guerrero S. Predation and feeding in the naticid gastropod *Naticarius intricatoides* (Hidalgo)/ S. Guerrero, R.A. Reymont// *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 1988.- V. 68.- P. 49-52.
- 74) Hassel, M.P. The dynamics of arthropod predator-prey systems/ M.P. Hassel.- Princeton, New Jersey, Princeton University Press.- 1978.- 237 p.
- 75) Hiddink J.G. Active pelagic migrations of the bivalve *Macoma balthica* are dangerous/ J.G. Hiddink, R.P. Kock, W.J. Wolff// *Marine Biology*.- 2002.- Vol. 140.- P. 1149–1156.
- 76) Huffaker C.B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations/ C.B. Huffaker// *Hilgardia*.- 1958.- Vol. 27.- P. 343-383.
- 77) Hughes R.N. Predatory behaviour of *Natica unifasciata* feeding intertidally on gastropods/ R.N. Hughes/ *J. Moll. Stud.*- 1985.- V. 51.- P. 331-335.
- 78) Kabat A.R. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation/ A.R. Kabat// *Malacologia*.- 1990.- V. 32, №1. P. 155-193.
- 79) Kingsley-Smith P.R. Stereotypic and size-selective predation in *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) Risso 1826/ P.R. Kingsley-Smith, C.A. Richardson, R. Seed// *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*.-2003.- Vol. 295, Issue 2.- P.173-191.
- 80) Kitchell J.A. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record/ J.A. Kitchell, C.H. Boggs, J.F. Kitchell// *Paleobiology*.- 1981.- V. 7.- P. 533-552.
- 81) Kitchell J.A. Naticid predation within Cenozoic molluscan communities/ J.A. Kitchell// *American Malacological Union Program and Abstracts, 53<sup>rd</sup> Annual Meeting*.- 1987.- P. 14.
- 82) Lubchenko J. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities/ J. Lubchenko// *Amer. Nat.*-1978.-V. 112.- P. 23-39.
- 83) MacArthur R.H. On optimal use of a patchy environment/ R. MacArthur, E.R. Pianka// *Am. Natur.*- 1966.- Vol. 100.- P. 603-609.
- 84) McCauley E. Inferring colonization processes from population dynamics in spatially structured predator-prey systems/ E. McCauley, B.E. Kendall, A. Jansen, S. Wood, W.W. Murdoch, P. Hosseini, C.J. Briggs, S.P. Ellner, R.M. Nisbet, M. W. Sabels, P. Turchin// *Ecology*.- 2000.- Vol. 81, N 12.- P. 3350–3361.
- 85) Morton B. First report of shell boring predation by a member of Nassariidae (Gastropoda)/ B. Morton, K. Chan// *J. Moll. Stud.*- 1997.- V. 63.- P. 476-478.
- 86) Murdoch W. W. Predation and population stability/ W.W. Murdoch, A. Oaten// *Advances in Ecologi-*

- cal Research.- 1975.- Vol. 9.- P.1–131.
- 87) Nakaoka M. Impacts of dugong foraging on benthic animal communities in a Thailand seagrass bed/ M. Nakaoka, H. Mukai, S. Chunhabundt// Ecological Research.- 2002.- Vol.- 17.- P. 625–638.
  - 88) Paine R.T. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator/ R.T. Paine// Oecologia.- 1974.- V. 15.- P. 93-120.
  - 89) Poloskin A.V. Some aspects of the prey selection in Naticidae (Mollusca: Gastropoda)/ A.V. Poloskin// 31<sup>st</sup> European Marine Biology Symposium.- SPb, 1996.- P. 91.
  - 90) Roopnarine P.D. Extinction and naticid predation of the bivalve *Chione* Von Muhlfeld in the late neogene of Florida/ P.D. Roopnarine, A. Beussink // Palaeontologica electronica.- 1999.- V. 2, №1.
  - 91) Rotjan D. Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: does predation threat influence shell selection behavior?/ R.D. Rotjan, J. Blum, S.M. Lewis// Behav Ecol Sociobiol.- 2004.- Vol. 56.- P. 171–176.
  - 92) Rudman, W.B. Introduction to Opisthobranchia. History of Discovery, Morphology & Physiology, Natural History/ W.B. Rudman// Mollusca.- Melbourne: CSIRO Publishing.- Vol. 5.- 1998.- P. 915-942.
  - 93) Schoener T.W. Theory of feeding strategies/ T. Schoener// Annual Review of Ecology & Systematics.-1971.- Vol. 2.- P.369-404.
  - 94) Stemberger R. Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*/ R.S. Stemberger, J.J. Gilbert// Freshwater Biology.-1984.- Vol. 14, Issue 6.- P. 639-647.
  - 95) Tallqvist M. Burrowing behaviour of the Baltic clam *Macoma balthica*: effects of sediment type, hypoxia and predator presence// Mar Ecol Prog Ser.- 2001.- Vol. 212.- P. 183-191.
  - 96) Thiel M. Nemertines as predators on tidal flats – High Noon at low tide/ M. Thiel// Hydrobiologia.- 1998.- Vol. 365.- P.241–250.
  - 97) Tomiyama T. Predator–prey size relationship in siphon cropping between the juvenile stone flounder *Platichthys bicoloratus* and the bivalve *Nuttallia olivacea* /T. Tomiyama, K. Sasaki, P. Omori// Fisheries science.- 2004.- Vol. 70.- P. 531–536.
  - 98) Turner A.M. Predator identity and consumer behavior: differential effects of fish and crayfish on the habitat use of a freshwater snail/ A.M. Turner, S.A. Fetterolf, R.J. Bernot// Oecologia.- 1999.- Vol. 118.- P. 242-247.
  - 99) Vermeij G. J. Successful and unsuccessful drilling predation in recent pelecypods/ G. J. Vermeij, E.C. Dudley, E. Zipser// The Veliger.- 1989.- V. 32, №3.- P. 266-273.
  - 100) Vignali R. Naticid predation on soft bottom bivalves: a study on a beach shell assemblage/ R. Vignali, L. Galleni// Oebalia.- 1988.- V. 13.- P. 157-177.
  - 101) Yamamoto T. Prey Composition and Prey Selectivity of an Intertidal Generalist Predator, *Muricodrupa fusca* (Kuster) (Muricidae)/ T. Yamamoto// Marine Ecology.- 2004.- Vol. 25,N 1.- P. 35–49.
  - 102) Ziegelmeier E. :Zur Lokomotion bei Naticiden(Gastropoda Prosobranchia) Aurich, H./ E. Ziegelmeier/ Verbreitung der Medusen und Actinulae von *Ectopleura dumortieri*+*Hybocodon prolifer* L. Agassiz in der sudl. Nordsee. S. 137-228.
  - 103) Ziegelmeier E. Beobachtungen uber den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* Donovan (Gastropoda Prosobranchia)/ E. Ziegelmeier// Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen.- 1954.- V. 5.- P. 1-33.