

Invertebrate Biology



Биология беспозвоночных 134(1): 38-47.
© 2015, Американское микроскопическое общество, Инк. DOI: 10.1111/ivb.12075

Поведение сгущения и производство байсуса как стратегии конкуренции за субстрат у *Mytilus edulis*

Вячеслав В. Халаман^a и Петр А. Лезин

Беломорская биологическая станция, Зоологический институт, Российская академия наук, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Аннотация. Лабораторные эксперименты показали, что мидия *Mytilus edulis* более интенсивно объединяется вокруг живых организмов (двустворчатого моллюска *Hiatella arctica* и одиночной асцидии *Styela rustica*, которые обычно встречаются вместе с мидиями в сообществах загрязнителей), чем вокруг неживых объектов. При контакте с неживым объектом мидии прикрепляли свои байссальные нити преимущественно к субстрату, вблизи объекта, но при контакте с живым организмом они прикрепляли свои байссальные нити непосредственно к организму. Асцидия была более интенсивно покрыта байссальными нитями, чем двустворчатый моллюск. Прикрепление мидий к асцидии, по-видимому, определялось физическими характеристиками туники и в меньшей степени продуктами выделения, выделяемыми *S. rustica*. Данное исследование показывает, что мидии могут использовать нити байсуса в качестве средства захвата потенциальных конкурентов за место. Остается неясным, почему мидии предпочтительно прикрепляются к асцидиям по сравнению с двустворчатыми моллюсками. Это можно объяснить либо конкурентными взаимодействиями, либо привлекательностью туники асцидий в качестве субстрата для прикрепления.

Дополнительные ключевые слова: *Hiatella arctica*, *Styela rustica*

Конкуренция за пространство - один из наиболее важных процессов, определяющих структуру и успешность эпибентических сообществ (Connell 1970; Dayton 1971; Buss 1986; Underwood 1992; Fairfull & Harriott 1999). Этот феномен изучался в основном на модульных организмах (мшанках, губках и кораллах), поскольку конкурентный успех этих животных относительно легко оценить количественно, измерив рост колонии и заращение других организмов (Buss 1979; Suchanek & Green 1981; Russ 1982; Nandakumar & Tanaka 1994).

Среди оседлых одиночных животных важным показателем успешности колонизации субстрата является пополнение, а также соматический рост отдельных организмов (Suchanek 1978; Bushek 1988; Petraitis 1995; Khalaman 2005a; McQuaid & Lindsay 2007). Некоторые из этих животных сохраняют способность к передвижению на протяжении всей своей взрослой жизни. Среди

них различные виды мидий являются важными компонентами эпибентических сообществ. Поведенческие реакции взрослых особей могут иметь большое значение для этих двустворчатых моллюсков в борьбе за пространство с другими видами сидячих и малоподвижных организмов (Khalaman & Lezin 2004; Schneider

^aАвтор для переписки.

E-mail: VKhalaman@gmail.com

et al. 2005). Когда различные виды мидий конкурируют друг с другом, поведенческие характеристики и различия в их устойчивости к факторам окружающей среды имеют первостепенное значение (Harger 1972; Kennedy 1984; Schneider et al. 2005; Nicastro et al. 2008).

Определенная степень подвижности и непрерывное производство байссальных нитей могут обеспечить мидиям преимущества перед сидячими организмами, лишенными этих способностей. Было показано, что поведенческие реакции играют решающую роль в защите мидий от предикторов. Эти реакции включают в себя сбрасывание буровых раковин с раковины (Wayne 1987), интенсивное комкование (Dolmer 1998; Co[^]t'e & Jelnicar 1999), увеличение производства байссуса и обеспечение более надежного крепления к субстрату (Co[^]t'e 1995; Kulakowski & Lezin 1999; Cheung et al. 2009; Brown et al. 2011), а также захват хищных улиток с помощью байссальных нитей (Petraitis 1987; Wayne 1987; Day et al. 1991; Davenport et al. 1996; Ishida & Iwasaki 1999). Однако неизвестно, может ли поведение также обеспечивать преимущества в конкурентных взаимодействиях мидий с другими сидячими организмами. Чтобы ответить на этот вопрос, мы провели эксперименты с двумя видами, конкурирующими в сообществах обрастателей в Белом море, - голубой мидией *Mytilus edulis* LINNAEUS 1758 и одиночной асцидией *Styela rustica* LINNAEUS 1767.

Конкурентные взаимодействия между мидиями и различными видами асцидий в сообществах обрастания хорошо известны. В последнее время эти взаимодействия приобретают все большее значение в связи с проблемой био-логических инвазий таких видов, как *Ciona intestinalis* LINNAEUS 1767 и *Styela clava* HERDMAN 1882, а также в связи с ущербом, который асцидии наносят мидийным фермам (Lesser et al. 1992; LeBlanc et al. 2007; Rajbanshi & Pederson 2007; Arsenault et al. 2009). В Белом море местные *S. rustica* и *M. edulis* образуют долговременные сообщества обрастания на конечных стадиях сукцессии. Голубые мидии доминируют в верхнем, прогревом солнцем, слое воды, не глубже

1,5 м, в то время как *S. rustica* лучше приспособлена к холодным водам и доминирует на глубинах более 5 м (Ошурков 1985, 2000; Халаман 2001b, 2005a). В узком диапазоне глубин от 1 до 5 м мидии и асцидии встречаются совместно и конкурируют за место. Наблюдаются более или менее регулярные колебания доминирования, когда популяции *S. rustica* сменяются популяциями *M. edulis*, и наоборот. Продолжительность каждой стадии варьирует от 3 до 15 лет (Ошурков 1992, 2000; Халаман 2001b, 2005a, 2010, 2013). Чередование доминирующих таксонов объясняется тем, что и у *M. edulis*, и у *S. rustica* отсутствует заблаговременное массовое пополнение, которое могло бы заменить стареющих членов популяции. В то же время молодь конкурирующего вида успешно приживается, поскольку стареющая популяция его конкурента постепенно деградирует (Khalaman 2005a). Эти изменения можно описать с помощью модели ингибирования сукцессии (Connell & Slatyer 1977; Dean & Hurd 1980).

Более ранние исследования показали, что вещества, выделяемые в воду *S. rustica*, вызывают увеличение количества прибрежных бляшек, откладываемых голубыми мидиями до того, как они найдут постоянное место прикрепления (Lezin & Khalaman 2007; Khalaman et al. 2009). Аналогичным образом голубые мидии реагируют на экскреторно-секреторные продукты (ЭСП) хищной морской звезды *Asterias rubens* LINNAEUS 1758 и токсичной губки *Halichondria panicea* PALLAS 1766 (Khalaman et al. 2009). Напротив, вещества, выделяемые конспецифическими и другими обрастающими организмами, такими как двустворчатый моллюск *Hiatella arctica* LINNAEUS 1767 и асцидия *Molgula citrina* ALDER & HANCOCK 1848, не вызывают увеличения продукции байсуca (Lezin & Khalaman 2007; Khalaman et al. 2009). Ни *H. arctica*, ни *M. citrina* не конкурируют с *M. edulis* за субстрат и не доминируют в многолетних

сообществах обрастателей на глубинах от 1 до 5 м (Ошурков, 1985; Максимович и Морозова, 2000; Халаман, 2001a). В полевом эксперименте асцидии (*S. rustica*), помещенные в садок с мидиями, оказались густо покрыты байссальными водорослями.

Этого не наблюдалось ни при совместном содержании голубых мидий с *H. arc-* *tica*, ни при содержании *S. rustica* с *H. arctica* (Халаман и Комендантов, 2007).

Причины и биологическая роль повышенной продукции байсуса мидиями в присутствии *S. rustica* не вполне понятны и требуют дальнейшего изучения. В частности, остается неясным, является ли эта реакция поведенческой адаптацией для подавления конкурентов или побочным продуктом увеличения времени поиска мидиями подходящего места для постоянного прикрепления в присутствии *S. rustica*.

S. rustica. Чтобы ответить на этот вопрос, мы изучили, различаются ли поведение мидий при скоплении и характер прикрепления байссуса, когда они собираются вокруг живых организмов (асцидии *S. rustica* и двустворчатого моллюска *H. arctica*) или вокруг неживых объектов (пластиковых форм *S. rustica* и *H. arctica*). Двустворчатый моллюск *H. arctica* был использован потому, что он обычно встречается в сообществах обрастания вместе с *M. edulis* и

S. rustica, но не считается сильным конкурентом ни одного из видов (Khalaman 2001a, 2005b, 2010). Мы также определили, влияют ли физические свойства поверхности животных или химические вещества, выделяемые конкурентом, на прикрепление мидий, и демонстрируют ли мидии таксис по отношению к сильному конкуренту *S. rustica*.

Методы

Исследование проводилось на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (впадина Чупа, Кандалакшский залив: 66°20.230' N; 33°38.972' E). В экспериментах использовали одиночную асцидию *Styela rustica* и двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica*. Исследуемые виды были собраны из сообществ обрастания на искусственных субстратах, погруженных на глубину 2-3 м. Отбирали только особей без эпibiонтов. Возраст мидий составлял 2-3 года, длина - 25-30 мм. *Styela rustica* и *H. arctica* были сопоставимы по размеру: средняя длина тела составляла 24,5 ± 1,8 мм (SE) и 25,4 ± 0,9 мм соответственно. Содержание животных и проведение экспериментов осуществлялось в помещении с регулируемой температурой. Перед началом экспериментов животным давали акклиматизироваться к лабораторным условиям (температура 10°C, соленость 25 ppt, постоянное освещение и активная аэрация, отсутствие пищи) в течение 3 дней, но эксперименты проводили в аквариумах с неподвижной водой, без активной аэрации. Лабораторные условия были эквивалентны для всех экспериментов и напоминают условия абиотической среды (температура 12-13°C,

соленость 25 ppt, арктический день). Было проведено три серии экспериментов.

Прилипание и прикрепление мидий к организмам и неодушевленным предметам

Десять мидий были помещены в плексигласовые емкости (площадь дна 1000 см) и случайным образом распределены по дну. Перед началом эксперимента в центре каждого резервуара с помощью цианакрилатного клея был закреплен тест-объект как потенциальный центр скопления мидий. И с п о л ь з о в а л и с ь следующие тест-объекты:

(1) живой экземпляр *H. arctica*; (2) живой экземпляр *S. rustica*; (3) пластиковый манекен *H. arctica*; и (4) пластиковый манекен *S. rustica*. Манекены животных были изготовлены путем литья протезного полимера Protacryl-M (производство STOMA, Харьков, Украина) в гипсовые формы, сделанные с живых животных. Протакрил-М и оргстекло представляют собой полиметилметакрилат. Перед отливкой асци-диан анестезировали лидокаином (производство ОАО "Мосхимфармпрепараты", Москва, Россия) до полного отсутствия реакции на механические раздражители. Перед экспериментом манекены погружали на 5 суток в морскую воду, чтобы удалить с их поверхности остаточные компоненты полимеризации и дать возможность сформироваться биопленке. Длина манекенов соответствовала размерам живых тест-объектов: 26,7 мм для экземпляров

H. arctica, и 27,9 мм для экземпляров *S. rustica*.

Мидии находились в аквариумах в течение 24 ч, после чего в каждом аквариуме регистрировали количество мидий, скопившихся вокруг тест-объекта. Мидии считались скопившимися вокруг объекта, если они образовывали вокруг него участок и имели либо прямой контакт с ним (физический контакт между раковиной мидии и объектом), либо косвенный контакт через других особей (рис. 1). Каждая экспериментальная обработка, перечисленная выше, была воспроизведена

40 раз. Таким образом, всего было использовано 160 аквариумов. Все реплики всех обработок эксперимента п р о в о д и л и с ь одновременно.

Определяли количество байссальных нитей, которыми мидия была прикреплена к каждому из следующих объектов (тест-объект, соседние мидии и дно аквариума). Чтобы собрать все нити исследуемой мидии, мы поочередно срезали ее нити и визуально определяли место прикрепления каждой последовательно удаленной нити. Поскольку обработать всех скопившихся мидий было невозможно, количество исследуемых особей сокращали до 25 в каждой обработке.

Мидии отбирались следующим образом. Двадцать пять из 40 репликационных аквариумов были отобраны случайным образом, и в каждом из них мидии, имевшие непосредственный контакт с испытуемым объектом, были пронумерованы, и эти номера использовались для рандомного выбора мидии для подсчета байссуса. Таким образом,

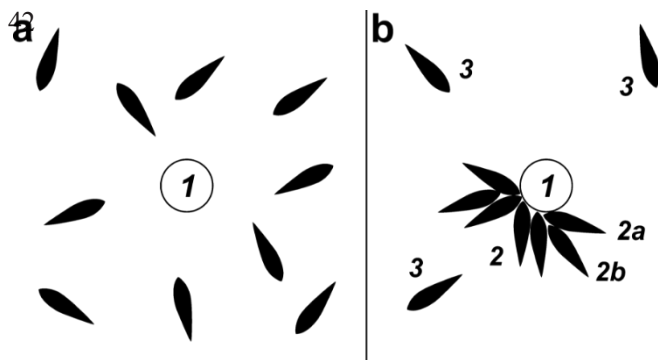


Рис. 1. Схема эксперимента, направленного на выявление поведения мидий при сцеплении и паттернов прикрепления бисс в ответ на живые организмы или неживые объекты.

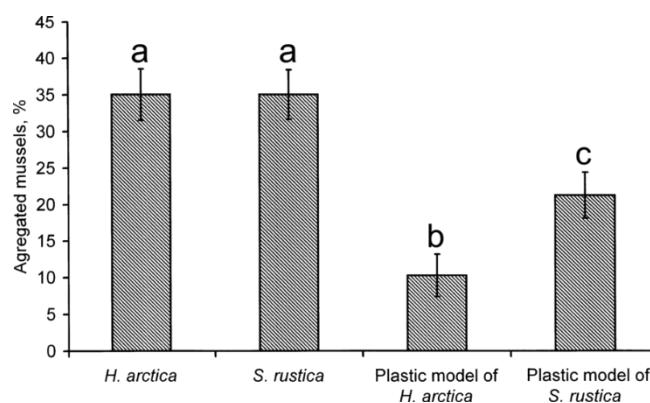
а. Изображение положения мидий в резервуаре перед началом эксперимента. б. Положение мидий в резервуаре в конце эксперимента. 1 - тест-объект (центр скопления); 2 - мидии, скопившиеся вокруг объекта; 2а - мидия, имеющая прямой контакт с тест-объектом; 2б - мидия, имеющая не прямой контакт с тест-объектом; 3 - одиночные мидии.

Рис. 2. Процент мидий, скопившихся вокруг живых организмов и неживых объектов. Столбики отражают стандартную ошибку. Столбики, обозначенные одинаковыми буквами, статистически не различаются.

Всего было исследовано 100 мидий (по одной на каждый выбранный резервуар и 25 резервуаров на каждую обработку).

Факторы, влияющие на прикрепление мидий к асцидиям

Были проверены факторы, влияющие на прикрепление мидий к асцидиям. Тип аквариумов, возраст и размер мидий, количество мидий в аквариуме и время экспозиции были такими же, как и в предыдущем эксперименте, но использовались разные объекты тестирования, а именно: (1) живой экземпляр *S. rustica*; (2) мертвый, набитый *S. rustica* (который имел те же физические характеристики поверхности, что и живой асцидий, но не выделял метаболиты в окружающую среду); (3) живой экземпляр *S. rustica*, заключенный в тонкостенный перфорированный цилиндр (объект, который имеет



(4) пустой перфорированный пластиковый цилиндр в качестве контроля (объект, который не выделяет метаболиты в окружающую среду и имеет другие физические характеристики поверхности, чем живая асцидия). Цилиндры, использованные в эксперименте, были 35 мм в высоту и 17 мм в диаметре. Цилиндры, а также дно и стенки резервуаров были изготовлены из оргстекла. Было проведено 30 повторов каждой экспериментальной обработки. Места прикрепления байссальных нитей были определены у 69, 51, 46 и 43 мидий в обработках (1), (2),

(3) и (4) эксперимента, соответственно, с использованием тех же методов, которые были описаны в предыдущем эксперименте. Количество оцененных особей соответствует количеству мидий, имевших непосредственный контакт с тест-объектом в каждой обработке. Мертвых фаршированных асцидий готовили следующим образом. Живых асцидий анестезировали и расслабляли, погружая в слабый раствор CoCl_2 , а затем умерщвляли, постепенно добавляя этанол. Тунику отделяли и замачивали в 70%-ном этаноле в течение 5 дней с двукратной ежедневной сменой раствора, пока не исчезали видимые следы экстрактов. Затем туника была тщательно промыта пресной и морской водой и набита пенопластом. Этот процесс обеспечил хорошую имитацию механических свойств. Текстура поверхности тела и туники живой асцидии.

Мидийные таксисы по отношению к асцидиям

Проверялась таксация мидий по отношению к асцидиям. Эксперимент проводили в прямоугольном пластиковом аквариуме (10932 см), перед началом эксперимента у короткого края аквариума помещали особь *S. rustica*. Подопытные мидии (по одной на резервуар; возраст 2 года, длина раковины 20-25 мм) вносились в центр резервуара (~16 см от асцидий) в случайном порядке ориентация. Через 24 ч измеряли положение мидий (расстояние от центра аквариума до тестового ани-мала). Смещение в сторону асцидии оценивалось как положительное, а смещение в сторону от асцидии - как отрицательное. Температура воды была постоянной (10°C), а освещение - постоянным и пространственно равномерным на протяжении всего эксперимента. Всего в этих "длинных" аквариумах было протестировано 85 мидий.

Эксперимент также проводился в коротком аквариуме, рабочее расстояние (длинная сторона

аквариума) было сокращено до 10 см за счет установки водопроницаемой поперечной перегородки. В этом эксперименте расстояние между мидией и асцидией было сокращено до 5 см. В этих "коротких" аквариумах было протестировано 75 мидий.

44 Чтобы убедиться в отсутствии преимущественного направления движения мидий, мы тестировали мидий в контрольных аквариумах, не содержащих асцидий. Перед началом эксперимента короткая сторона контрольных аквариумов была помечена. Перемещение к отмеченной стороне оценивалось как положительное, а перемещение от нее - как отрицательное. В контрольных аквариумах с длинными и короткими стенками было протестировано 80 и 59 мидий соответственно.

Статистический анализ

Все процентные показатели были подвергнуты χ^2 -транс формации Фишера. Влияние типа объекта (живые организмы и неодушевленные объекты) на поведение мидий при сцеплении и прикреплении анализировали с помощью двухстороннего ANOVA со следующими факторами: вид (*S. rustica* или *H. arctica*) и жизненный статус объекта (живые организмы или неодушевленные копии организмов). Факторы, влияющие на прикреплении мидий к асцидиям, анализировали с помощью двустороннего ANOVA со следующими факторами: качество поверхности объекта (туника асцидии или пластик) и наличие экскреторных/секреторных продуктов (ЭСП), выделяемых живыми асцидиями (ЭСП присутствуют или отсутствуют). Сравнение средних проводили с помощью *post-hoc* тестов LSD, включавших все возможные сравнения, без учета взаимодействий. Средние значения приведены со стандартными ошибками. В результате χ^2 -преобразования Фишера стандартные ошибки оказались асимметричными.

Данные о таксисе мидий по отношению к асцидиям анализировались с помощью *t*-теста Стьюдента; среднее положение мидий в конце эксперимента сравнивалось с их исходным положением. Критический уровень значимости был установлен на уровне $\alpha=0,05$.

Результаты

Прилипание и прикреплении мидий к организмам и неодушевленным предметам

Жизненный статус и вид существенно влияли на поведение мидий при скоплении, причем между этими факторами существовало значимое взаимодействие (табл. 1а). Так, вокруг живых *Hiatella arctica* и *Styela rustica* скапливалось одинаковое количество мидий ($p=0,999$), в то время как пластиковые экземпляры привлекали разное количество мидий ($p=0,001$). Примерно 35% мидий объединялись вокруг живых *H. arctica* и *S. rustica*, в то время как значительно меньше ($p<0,005$) мидий скапливалось вблизи пластиковых ~~копий *H. arctica*~~ (10,3 2,9%) или *S. rustica* (21,3 3,2%) (рис. 2).

Халаман и Лезин

Для байссального прикрепления мидий к тестовому объекту было выявлено значимое взаимодействие между жизненным статусом и видом, при этом оба фактора были также

Таблица 1. Результаты двухстороннего ANOVA по факторам, влияющим на поведение мидий в эксперименте по их сцеплению.

Сравнение	df	SS	MS	F	p
a. Скопление вокруг испытуемого объекта.					
Виды	1	1.764	1.764	5.445	0.021
Живой/неживой объект	1	13.856	13.856	42.681	<0.001
Вид9Живой/неживой объект	1	1.770	1.770	5.463	0.021
Остаток	86	50.534	0.324		
Всего	89	67.893	17.683		
b. Прикрепление к объекту испытания.					
Виды	1	16.662	16.662	39.652	<0.001
Живой/неживой объект	1	56.620	56.620	134.746	<0.001
Вид9Живой/неживой объект	1	5.276	5.276	12.557	<0.001
Остаток	86	36.137	0.420		
Всего	89	115	79		
c. Прикрепление к близлежащим родственным моллюскам для мидий, скопившихся вокруг тест-объекта.					
Виды	1	2.838	2.838	7.512	0.007
Живой/неживой объект	1	1.845	1.845	4.885	0.029
Вид9Живой/неживой объект	1	2.649	2.649	7.013	0.009
Остаток	86	32.488	0.378		
Всего	89	40	8		
d. Прикрепление к дну резервуара для мидий, скопившихся вокруг испытуемого объекта.					
Виды	1	5.943	5.943	12.189	<0.001
Живой/неживой объект	1	39.944	39.944	81.923	<0.001
Вид9Живой/неживой объект	1	1.372	1.372	2.815	0.097
Остаток	86	41.931	0.488		
Всего	89	89	48		

Они были высоко значимы независимо друг от друга (табл. 1б). Аналогичное прикрепление мидий к пластиковым копиям

H. artica и *S. rustica* ($p=0,07$), а у живых особей *S. rustica* и *H. arctica* количество прикрепленных к тест-объектам байссальных нитей достоверно различалось ($p<0,001$).

Тот же результат был получен при исследовании прикрепления мидий к близлежащим мидиям (табл. 1с). В этом случае не было обнаружено различий ни между мидиями, скопившимися вокруг экземпляра *H. arctica* и экземпляра *S. rustica* ($p=0,95$), ни между мидиями, сосредоточенными вокруг *H. arctica* и его пластикового экземпляра ($p=0,77$).

Для прикрепления мидий ко дну резервуара значимыми факторами были как жизненный статус, так и вид (табл. 1д).

Большинство байссальных нитей (52 8%) мидий скапливалось вокруг живых особей *H. arctica* были прикреплены к раковинам *H. arctica* (рис. 3). Сиг-
Значительно меньший процент был прикреплен ко дну резервуара и к окружающим *Mytilus edulis*: 20 6%.
($p=0,001$) и 13 4% ($p<0,001$), соответственно.

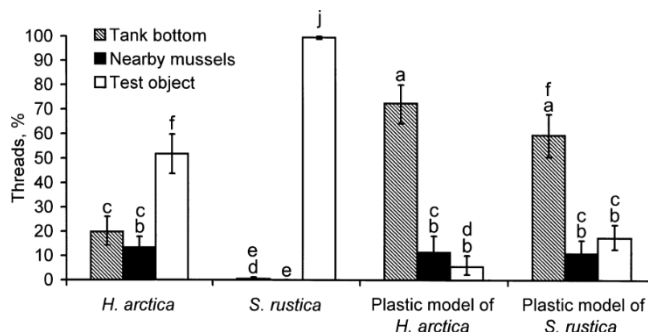


Рис. 3. Локализация точек прикрепления мускусовых червей, скопившихся вокруг живых организмов и неживых объектов. Столбики отражают стандартную ошибку. Столбики, обозначенные одинаковыми буквами, статистически не различаются.

Нити, прикрепленные ко дну резервуара и к близлежащим мидиям, были ничтожно малы (0,5^{0.61}_{0.024} % и 0,02^{0.072}_{0.024} %, соответственно).

Мидии агрегировались вокруг прикрепленные *S. rustica*

46 Мидии скапливались вокруг пластиковых копий, имитируя форму и текстуру почти все свои байсальные нити ($99,4^{0.5}_{0.7} \%$) к туники этих животных, значительно более высокий процент чем в раковинах *H. arc-tica* ($51,7^{1.9}_{8.0} \%$) ($p < 0,001$).
Процентное соотношение

поверхности Халаман и Лезин животные прикреплялись преимущественно ко дну аквариума (рис. 3): $72,6^{7.5}_{8.2} \%$ нитей для экземпляров *H. arctica*, и $60^{1.9}_{8.9} \%$ нитей для копий *S. rustica*, соответственно; эти значения были статистически не различались ($p = 0,23$). Процент байссальных нитей, прикрепленных к тестовым объектам и к

Таблица 2. Результаты двухстороннего ANOVA по факторам, влияющим на поведение мидий в эксперименте по прикреплению мидий к асцидиям.

Сравнение	df	SS	MS	F	p
a. Прикрепление к объекту испытания.					
Качество поверхности	1	109.440	109.440	161.227	<0.001
Экскреторно-секреторные продукты	1	5.443	5.4430	8.019	0.005
Качество поверхности/Экстракция-секретные продукты	1	0.003	0.003	0.004	0.948
Остаток	205	139.152	0.679		
Всего	208	254	116		
b. Прикрепление к дну резервуара для мидий, скопившихся вокруг испытываемого объекта.					
Качество поверхности	1	98.603	98.603	121.731	<0.001
Экскреторно-секреторные продукты	1	8.31	8.31	10.259	0.002
Качество поверхности/Экстракция-секретные продукты	1	0.213	0.213	0.263	0.609
Остаток	205	166.05	0.81		
Всего	208	273	108		

варьировало от 6 до 17%; статистически значимых различий в прикреплении к тестовым объектам или близлежащим мидиям обнаружено не было (рис. 3).

Всего на одну мидию приходилось 5,8 0,5 и 5,8 0,6 нитей, когда мидии скапливались вокруг *H. arctica* и *S. rustica*, соответственно. Количество нитей, используемых мидиями для закрепления возле плазменных копий *H. arctica* и *S. rustica*, в среднем составило 5,9 0,8 и 5,0 0,5 нитей на мидию, соответственно. Не было обнаружено статистически значимых различий в количестве нитей на мидию ни в одной из экспериментальных обработок ($p>0,32$).

Факторы, влияющие на прикрепление мидий к асцидиям

Как физические свойства поверхности прикрепления, так и вещества, выделяемые асцидиями, оказывали влияние на прикрепление мидий (табл. 2). Процент нитей, прикрепленных к тестовому объекту, увеличивался в

в следующем порядке (рис. 4): пустой баллон (6^{2.8} %)

- "в клетке" асцидий (16^{4.7} %) - фаршированный асцидиям

(5^{1.1} %) - живые асцидии (83^{4.2} %). Процентное соотношение прикрепленных ко дну аквариума нитей биссала

Эта тенденция отразилась и на уменьшении численности в следующем порядке: пустой цилиндр (75^{6.7} %) - асцидия "в клетке" (53^{8.1} %) - фаршированный асцидия (10^{3.8} %) - живой

(2^{1.3} %) (рис. 4). Мидии прикрепляли больше

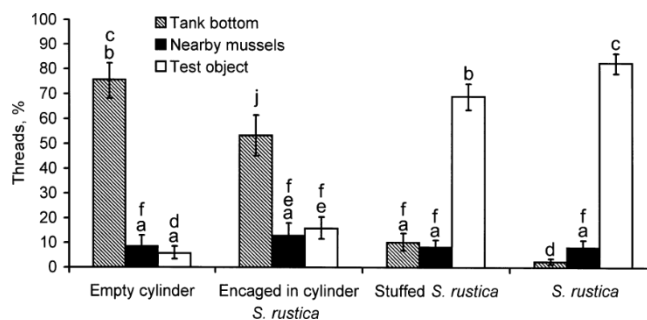


Рис. 4. Локализация точек прикрепления мускульных кишечнотелостных вокруг живых асцидий и вокруг объектов с некоторыми характеристиками асцидий. Столбики отражают стандартную ошибку. Столбики, обозначенные одинаковыми буквами, статистически не различаются.

и живыми асцидиями в цилиндрах (53^{8.1} %) ($p=0,01$), а также между живыми (2^{1.3} %) и фаршированных асцидий (10^{3.8} %) ($p=0,04$).

1.0 3.2
Процент прикрепления байссальных нитей к близлежащим мидиям варьировал от 8 до 13% и не был значительное влияние экспериментальной обработки (рис. 4).

Мидийные таксисы по отношению к асцидиям

В длинных экспериментальных контейнерах мидии нитей к живым асцидиям, чем к чучелам
Биология беспозвоночных
том 134, № 1, март 2015 г.

- 48 (p=0,03). Аналогичная (хотя и малозначимая) тенденция была обнаружена и для цилиндров с живыми асцидиями по сравнению с пустыми пластиковыми цилиндрами (p=0,05). В обоих случаях увеличение числа нитей за счет присутствия продуктов экскреции/секреции асцидий было одинаковым (10%; $t=0,047$; p=0,96). Разница в проценте прикрепленных ко дну аквариума нитей была значительной между пустыми цилиндрами (75^{6.7} %).
- Халаман и Лезин
двигались в сторону асцидий на среднее расстояние 1,8 0,95 см за 24 ч, что было статистически неотличимо от нуля ($t=1,84$; p=0,069). В коротких контейнерах среднее положение мидий в конце эксперимента практически не отличалось от исходного (0,3 0,39 см, $t=0,64$; p=0,52). Среднее смещение мидий в контейнерах без асцидий (контроль) достоверно не отличалось от нуля (0,8 1 см, $t=0,76$; p=0,45 и 0,3 0,46 см, $t=0,63$; p=0,53 в длинной и короткой экспериментальных группах, соответственно).

Обсуждение

Мидии показали значительно более высокую активность комкования вокруг живых организмов по сравнению с искусственными моделями, хотя этот эффект был осложнен взаимодействием между жизненным статусом и видом. Этот результат опровергает гипотезу о том, что покрытие асцидий байсусом, обнаруженное в полевых экспериментах (Халаман и Комендантов, 2007), является побочным продуктом реакции мидий на бегство, спровоцированной близко расположенными асцидиями, состоящей в длительном поиске мидиями места постоянного прикрепления. В то же время <40% всех мидий образовывали скопления вокруг объектов, представленных им в качестве потенциальных центров скопления. Одно из возможных объяснений такой низкой активности заключается в том, что скопления образуются в результате случайных перемещений (Cotté & Jelnicar 1999). Более того, стратегии, используемые мидиями для образования скоплений (количество и пространственное распределение скоплений, число вовлеченных особей и скорость образования), зависят от плотности популяции. При низкой плотности популяции, как в данном исследовании, некоторые особи остаются одиночными (Khalaman & Lezin 2004), что согласуется с нашими результатами.

Количество байссальных нитей, произведенных на одного мидию, было одинаковым как у мидий, подвергшихся воздействию живых органов, так и у мидий, подвергшихся воздействию неживых объектов. Обычно считается, что увеличение производства байссальных нитей является реакцией на экологические стрессоры, такие как интенсивная гидродинамика или присутствие хищников (Lin 1991; Воронков 1995; Clarke & McMahon 1998; Dolmer 1998; Kulakowski & Lezin 1999; Leonard et al. 1999; Kulakowski et al. 2001; Selin & Vekhova 2004; Brown et al. 2011). Однако этот признак, по-видимому, не затрагивается у мидий, подвергающихся воздействию животных, которые не являются хищниками и не представляют непосредственной угрозы (Lezin & Khalaman 2007; данное исследование). Наиболее надежным маркером реакции мидий на присутствие как хищных, так и нехищных животных является количество бляшек, которые мидии оставляют после себя в поисках места постоянного прикрепления (Lezin & Khalaman 2007; Khalaman et al. 2009). Это может привести к увеличению стоимости общего количества биссуса, образующегося в поисках подходящего места прикрепления в ответ на присутствие

конкурентов, в то время как количество биссусных нитей на мидию, используемых для окончательного прикрепления, остается неизменным (Lezin & Khalaman 2007; Khalaman et al. 2009; данное исследование).

Характер прикрепления мидий отличался от такового у мидий, скапливающихся вокруг живых *Hiatella arctica* и *Styela rustica* или их пластиковых манекенов. Когда мидии подвергались воздействию живых организмов, большинство

нити были прикреплены непосредственно к органу, но когда был представлен искусственный объект (плексиглас), большинство нитей были прикреплены к б о т ф о р т у рядом с тестовым объектом. Дно аквариума было изготовлено из того же материала (плексиглас), что и тест-объект. Форма и грубая текстура поверхности очагов агрегации, вероятно, не является важным фактором, определяющим привязанность, поскольку искусственные модели были слепками живых животных. Аналогичным образом, в экспериментах со свободными и заключенными асцидиями было обнаружено преимущественное прикрепление к поверхности животных по сравнению с пластиковыми цилиндрами. Это указывает на то, что мидии способны отличать живые организмы от неживых объектов.

Поведение мидий в виде скоплений считается адаптацией, которая защищает мидий от стресса окружающей среды (например, от высыхания) и хищников (Buss 1981; Okamura 1986; Dolmer & Svane 1994; Reush

& Chapman 1997; Dolmer 1998; Lezin 2001). В то же время мидии, как и другие эпибентосные организмы, конкурируют за пространство.

Распространенным механизмом такой конкуренции является зарастание особями других видов (Buss 1986). Повышенное скопление мидий вокруг живых объектов и преимущественное прикрепление их к живым организмам, обнаруженное в нашем исследовании, позволяет предположить, что скопление вокруг особей других видов может быть частью конкурентного поведения. В нашем эксперименте мидии прикрепили почти все свои присосковые нити к асцидии *S. rustica*, но лишь вдвое меньше - к двустворчатому моллюску

H. arctica. Возможно, эти различия обусловлены подвижностью тела асцидий, способного внезапно сокращаться в ответ на механические раздражители. Такой подвижный субстрат мог потребовать большего количества нитей для прикрепления (или иммобилизации), чем твердые и по сути неподвижные клапаны раковины моллюска *H. arctica*. Тем не менее, маловероятно, что различия в реакции мидий на *S. rustica* и *H. arctica* могут быть объяснены только различиями в подвижности субстрата. И *Mytilus edulis*, и *S. rustica* являются доминирующими конкурентами в сообществах обрастателей, характеризующихся интенсивной

межвидовой конкуренцией (Халаман, Лероу, Ошурков, 1992; Халаман, 2005а, 2010, 2013). В отличие от них, *H. arctica* является субдоминантным видом в сообществах обрастания как с преобладанием мидий, так и асцидий (Khalaman 2001b, 2005b, 2010). Поэтому разумно ожидать, что конкуренция между *M. edulis* и *S. rustica* более интенсивна, чем между *M. edulis* и *H. arctica*, что может объяснить различия в реакциях агрегации и прикрепления мидий к *S. rustica* и *H. arctica*. Механизмы, с помощью которых мидии могут различать двух потенциальных конкурентов, неизвестны, но, возможно, они связаны с химическими сигналами, как было показано ранее.

показано в распознавании хищников мидиями и другими двустворчатыми моллюсками (Smith & Jennings 2000; F€assler & Kaiser 2008; Freeman et al. 2009; Kobak et al. 2010). Более того, мидии различают химические сигналы от физиологически разных особей одного и того же вида хищников и реагируют в зависимости от очевидной угрозы (Smith & Jennings 2000; F€assler & Kaiser 2008; Freeman et al. 2009), что свидетельствует о хорошо развитой способности различать химические сигналы.

Наше исследование показывает, что физические характеристики поверхности *S. rustica* могут иметь решающее значение для голубых мидий при выборе этой асцидии в качестве субстрата для прикрепления. Вещества, выделяемые асцидиями, также способствуют этому выбору, но привлекательный эффект экскреторных/секреторных продуктов *S. rustica* слаб. Привлекательность туники асцидий в качестве субстрата для прикрепления мидий согласуется с более ранними сообщениями о том, что асцидии покрывались косточками голубых мидий в полевых экспериментах (Халаман и Комендантов, 2007). Это происходит несмотря на то, что туника *S. rustica* является нестабильным субстратом для прикрепления, способным к резким сокращениям. Мидии также могут прикреплять свои биссальные нити к другим движущимся субстратам. Так, мидии могут обездвиживать хищных улиток с помощью своих присосковых нитей (Petraitis 1987; Wayne 1987; Day et al. 1991; Ishida & Iwasaki 1999), хотя неясно, является ли эта реакция специфичной для хищных брюхоногих моллюсков (Davenport et al. 1996). В местах обитания, где твердые субстраты встречаются редко (например, на илистых песках в приливно-отливной зоне Белого моря), голубые мидии могут прикрепляться к мелкой травоядной улитке *Hydrobia ulvae* (PENNANT 1777), что приводит к гибели последней (Хаитов и Артемьева, 2004). В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что синие мускусы моллюски проявляют неспецифическую реакцию, которая заключается в захвате любых беспокоящих живых организмов с помощью байсуса. Эта реакция является полифункциональной и может использоваться как для защиты от хищных улиток, так и для борьбы с конкурентами и подготовки субстрата к прикреплению.

Styela rustica - известный конкурент мидий за пространство, и она также может (прямо или косвенно) влиять на физиологию и приспособленность мидий. Так, голубые мидии, живущие среди этих асцидий, имеют низкую

скорость роста (Максимович и Морозова, 2000). Экскреторные/секреторные продукты *S. rustica* могут вызывать изменения в активности лизосомальных ферментов в тканях мидий, аналогичные тем, которые вызываются химическими сигналами морской звезды *Asterias rubens*, основного хищника голубых мидий (Skidchenko et al. 2011). Голубые мидии обычно не могут поселиться на субстрате, который ранее был занят плотными популяциями *S. rustica* (Khalaman 2005a,b). Как-

Мидии могут прикрепляться к одиночным асцидиям, убивая последних (Халаман и Комендантов, 2007). Даже сифоны асцидий могут быть запечатаны бляшками байссуса (Khalaman & Lezin, unpubl. data). Такое поведение голубых мидий может препятствовать развитию плотных популяций асцидий и объяснять байссальную активность *M. edulis* по отношению к *S. rustica*. В качестве альтернативы, преимущественное прикрепление мидий к асцидиям может обеспечивать повышенную защиту и маскировку от хищников за счет близкого расположения *S. rustica*. Laudien & Wahl (1999, 2004) показали, что некоторые эписимбиотические виды снижают предпочтение морской звезды (*A. rubens*) к *M. edulis*. Однако это вряд ли относится к *S. rustica*, которая редко селится на раковинах живых голубых мидий. Более того, голубые мидии также показали предпочтение прикрепления к *H. arctica*, которая никогда не встречается в качестве эписимбионта *M. edulis* и не может маскировать мидии от хищников, таких как морская звезда *A. rubens*, которая потребляет *H. arctica* так же, как и *M. edulis*.

Мидии не демонстрировали направленного движения ни к *S. rustica*, ни от нее, когда начальное расстояние между мидией и асцидией составляло 5 или 16 см. Это можно объяснить бессистемным характером перемещений мидий в поисках мест прикрепления, низким процентом мидий, демонстрирующих активность сцепления (около 35 %), и отсутствием какого-либо видимого влияния асцидий на этот аспект поведения мидий. Некоторые исследователи считают, что хемотаксис у мидий играет важную роль только на последних стадиях агрегации при формировании комков, непосредственно перед вступлением особей в непосредственный контакт (Geesteranus 1942; Coûté & Jelnícar 1999).

В целом, наши данные свидетельствуют о том, что голубые мидии могут распознавать присутствие *S. rustica* (своего основного конкурента в сообществах обрастателей) и использовать прикрепление к кистям как средство нейтрализации конкурента. Основными характеристиками, используемыми голубыми мидиями для идентификации особей *S. rustica*, являются физические свойства туники асцидии; химические вещества, выделяемые *S. rustica*, играют относительно небольшую роль в способности мидий распознавать асцидий.

Благодарности. Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по гранту 06-04-48789.

Ссылки

- Arsenault G, Davidson J, & Ramsay A 2009. Временное и пространственное развитие инвазии *Styela clava* на мидийной ферме в заливе Мальпек, остров Принца Эдуарда, Канада. *Aquat. Invasions* 4: 189-194.
- Биологический журнал, том 134, № 1, март 2015 г.

Brown KM, Aronhime B, & Wang X 2011. Хищные голубые крабы индуцируют производство байссальных нитей у крючковатых мидий. *Invertebr. Biol.* 130: 43-48.

Бушек Д 1988. Поселение как основной фактор, определяющий распределение приливно-отливных устриц и барнаков вдоль горизонтального градиента. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 122: 1-18. Buss LW 1979. Bryozoan overgrowth interactions-the interdependence of competition for space and food. *Nature* 281: 475-477.

---- 1981. Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate. *Science* 213: 1012-1014.

---- 1986. Конкуренция и организация сообществ на твердых поверхностях в море. In: *Community Ecology*. Diamond J & Case TJ, eds., pp. 517-536. Harper & Row, New York.

Cheung SG, Yang FY, Chiu JMY, Liu CC, & Shin PKS 2009. Поведение против хищников у зеленогубой мидии *Perna viridis*: производство нитей зависит от положения мидии в скоплении. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 378: 145-151.

Clarke M & McMahon RF 1998. Сравнение прикрепления байссала у мидий дрейссенид и митилид: Механизм, морфология, секреция, биохимия, механика и влияние окружающей среды. *Malacol. Rev.* 29: 1-16.

Connell JH 1970. Система хищник-жертва в морском приливно-отливном регионе. I. *Balanus grandula* и несколько предаторические виды *mitis*. *Ecol. Monogr.* 40: 49-78.

Connell JH & Slatyer RO 1977. Механизмы сукцессии в природных сообществах и их роль в стабильности и организации сообщества. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.

Coates IM 1995. Влияние хищных крабов на выделение байсала у мидий. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188: 233-241.

Coates IM & Jelnicar E 1999. Поведение мидий (*Mytilus edulis* Linnaeus), вызванное хищниками, при сцеплении. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235: 201-211.

Davenport J, Moore PG, & LeCompte E 1996. Наблюдения за оборонительными взаимодействиями между хищными собачьими улитками *Nucella lapillus* (L.) и мидиями *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206: 133-147.

Day RW, Barkai A, & Wickens PA 1991. Поимка трех буровых раков двумя видами мидий. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 149: 109-122.

Дейтон П. К. 1971. Конкуренция, возмущение и организация сообщества: предоставление и последующее использование пространства в скалистом приливно-отливном сообществе. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.

Dean TA & Hurd LE 1980. Развитие в эстуарном сообществе обрастателей: влияние ранних колонистов на более поздних. *Oecologia* 46: 295-301.

Dolmer P 1998. Взаимодействие между структурой дна *Mytilus edulis* L. и хищником *Asterias rubens* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 228: 137-150.

Долмер П и Сване И 1994. Привязанность и ориентация *Mytilus edulis* L. в проточной воде. *Офелия* 40: 63-74.

Fairfull SJL & Harriott VJ 1999. Преемственность,

пространство и пополнение кораллов в субтропическом сообществе обрастателей. *Mar. Freshw. Res.* 50: 235-242.

- Paessler SMM & Kaiser MJ 2008. Филогенетически опосредованные реакции против хищников у двустворчатых моллюсков. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 363: 217-225.
- Freeman AS, Meszaros J, & Byers JE 2009. Плохая фено-типическая интеграция индуцибельных защитных механизмов голубой мидии в среде с многочисленными хищниками. *Oikos* 118: 758- 766.
- Geesteranus MRA 1942. Об образовании берегов по *Mytilus edulis* L. *Arch. Neerl. Zool.* 6: 283-326.
- Harger JR 1972. Конкурентное сосуществование: поддержание взаимодействующих ассоциаций морских мидий *Mytilus edulis* и *Mytilus californianus*. *Veliger* 14: 387-410.
- Ishida S & Iwasaki K 1999. Иммобилизация мюрицидных хелицеров при помощи прибрежных нитей приливно-отливной мидии *Hormotia mutabilis*. *Venus* 58: 55-59.
- Кеннеди В.С. 1984. Ползание и кластерное поведение 3 видов приливно-отливных мидий в Новой Зеландии. *NZ J. Mar. Freshw. Res.* 18: 417-423.
- Хаитов В.М. и Артемьева А.В. 2004. Взаимодействие голубых мидий *Mytilus edulis* и улиток *Hydrobia ulvae* в приливно-отливной зоне бухты Долгая (Соловецкий остров). *Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биол.* 4: 35-41. (на рус. яз.).
- Халаман В.В. 2001a. Сообщества обрастания мидийных аквакультурных установок в Белом море. *Русс. J. Mar. Biol.* 27: 227-237.
- 2001b. Сукцессия сообществ обрастания на искусственных субстратах мидийной культуры в Белом море. *Russ. J. Mar. Biol.* 27: 345-352.
- 2005a. Долгосрочные изменения в мелководных сообществах обрастателей Белого моря. *Russ. J. Mar. Biol.* 31: 344-351.
- 2005b. Проверка гипотезы толерантности у *Hiatella arctica* L. (MOLLUSCA: BIVALVIA). *Helgol. Mar. Res.* 59: 187-195.
- 2010. Structure and Succession of Fouling Communities. Nova Science Publishers Inc, New York, 53 стр.
- 2013. Регулярные и нерегулярные события в сообществах обрастания в Белом море. *Hydrobiologia* 706: 205- 219.
- Халаман В.В. и Комендантов А.Ю. 2007. Взаимное влияние нескольких обрастающих организмов Белого моря (*Mytilus edulis*, *Styela rustica* и *Hiatella arctica*) на скорость их роста и выживаемость. *Русс. J. Mar. Biol.* 33: 139-144.
- Халаман В.В. и Лезин П.А. 2004. Закономерности формирования агрегатов у мидий (*Mytilus edulis*) в экспериментальных условиях. *Zool. Zh.* 83: 395-401. (in Russian).
- Халаман В.В., Лезин П.А., Галицкая А.Д. 2009. Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых морских беспозвоночных на выработку бируса голубой мидии *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). *Russ. J. Mar. Biol.* 35: 224-229.
- Kobak J, Kakareko T, & Poznanska M 2010. *Биология беспозвоночных* том 134, № 1, март 2015 г.

Изменения в силе прикрепления и агрегации зедровой мидии *Dreissena polymorpha* в присутствии потенциальных хищных рыб различных видов и размеров. *Hydrobiologia* 644: 195-206.

- Кулаковский Е.Е. и Лезин П.А. 1999. Влияние рыбы-звезды *Asterias rubens* (Forcipulata, Asteriidae) на жизнедеятельность двусторчатого моллюска - голубой мидии *Mytilus edulis* (Mytilida, Mytilidae). Zool. Zh. 78: 292-298. (in Russian).
- Кулаковский Е.Е., Аракелова К.С., Лезин П.А. 2001. Физиологическая реакция голубой мидии *Mytilus edulis* L. на дистанционную угрозу морской звезды *Asterias rubens* L. Proc. Зоол. Inst. RAS. 289: 117-124.
- Laudien J & Wahl M 1999. Косвенные эффекты эпibiоза на смертность хозяина: хищничество морских звезд на мидиях с разной степенью загрязнения. Mar. Ecol. 20: 35-47.
- 2004. Ассоциативная устойчивость засоренных синих мус-кус (*Mytilus edulis*) против хищничества морской звезды (*Asterias rubens*): относительная важность структурных и химических свойств эпibiонтов. Helgol. Mar. Res. 58: 162-167.
- Леблан Н, Дэвидсон Дж, Тремблей Р, МакНивен М, и Лэндри Т 2007. Влияние обработки против обрастания клубчатой туники на голубую мидию, *Mytilus edulis*. Aquaculture 264: 205-213.
- Leonard GH, Bertness MD, & Yund PO 1999. Крабовая предваряющая диета, водные сигналы и индуцируемые защитные механизмы у голубой мидии, *Mytilus edulis*. Ecology 80: 1-14.
- Lesser MP, Shumway SE, Cucci T, & Smith J 1992. Влияние обрастающих организмов на канатную культуру мидий: межвидовая конкуренция за пищу среди суспензионно питающихся беспозвоночных. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 165: 91-102.
- Лезин П.А. 2001. Механизмы тепловых адаптаций беломорской мидии. In: Труды V конференции Беломорской биологической станции МГУ, 10-11 авг. 2000. Rus. Университетское издание, Москва, с. 40-41. (in Russian).
- Лезин П.А. и Халаман В.В. 2007. Скорость продуцирования биссуса беломорской синей мидии *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) в присутствии метаболитов некоторых гидробионтов. Русс. J. Mar. Biol. 33: 58-60.
- Lin J 1991. Взаимодействие хищника и жертвы между голубыми крабами и ребристыми мидиями, живущими в скоплениях. Estuarine. Coast. Shelf Sci. 32: 61-69.
- Максимович Н.В. и Морозова М.В. 2000. Структурные особенности сообществ обрастателей на субстратах мидийной марикультуры (Белое море). Труды Биол. Инст. СПбГУ. 46: 124-143. (на русском языке).
- McQuaid CD & Lindsay TL 2007. Влияние волнового воздействия на структуру популяции и рекрутирование у мидии *Perna perna* предполагает регулирование в основном за счет доступности новобранцев и пищи, а не пространства. Mar. Biol. 151: 2123-2131.
- Nandakumar K & Tanaka M 1994. Влияние соседних организмов на рост трех литоральных инкрустирующих мшанок. Mar. Ecol. Prog. Ser. 114: 157-163.
- Nicastro KR, Zardi GI, & McQuaid CD 2008. Поведение при передвижении и смертность у инвазивных и

местных мидий: стратегии устойчивости и сопротивления в разных пространственных масштабах. Mar. Ecol. Prog. Ser. 372: 119-126.

Okamura B 1986. Групповая жизнь и влияние пространственного положения в скоплениях *Mytilus edulis*. Oecologia 69: 341-347.

- Ошурков В.В. 1985. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса в Белом море. In: Экология обрастания в Белом море, Скарлато О.А., ред., с. 44-59. Зоогигиенический институт АН СССР, Ленинград (на русском языке).
- Ошурков В.В. 1992. Сукцессия и климакс в некоторых сообществах обрастателей. Биообрастание 6: 1-12.
- Ошурков В.В. 2000. Сукцессия и динамика эпи-бентосных сообществ бореальной верхней приливно-отливной зоны. Дальнаука, Владивосток, 206 стр. (на русском языке).
- Petratits PS 1987. Иммобилизация хищного желудочного стручка *Nucella lapillus* его жертвой - *Mytilus edulis*. Biol. Bull. 172: 307-314.
- 1995. Роль роста в поддержании пространственного доминирования у мидии (*Mytilus edulis*). Ecology 76: 1337-1346.
- Rajbanshi R & Pederson J 2007. Конкуренция между вторгшимися асцидиями и местной мидией. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 342: 163-165.
- Reush TBH & Chapman RO 1997. Устойчивость и занятие пространства сублиторальными пятнами голубых мидий. Ecol. Monogr. 67: 65-87.
- Russ GR 1982. Overgrowth in a marine epifaunal community: competitive hierarchies and competitive networks. Oecologia 53: 12-19.
- Schneider KR, Wetthey DS, Helmuth BST, & Hilbish TJ 2005. Влияние поведения при движении на вытеснение мидий: экзогенный отбор в гибридной зоне *Mytilus* spp. Mar. Biol. 146: 333-346.
- Селин Н.И. и Вехова Е.Е. 2004. Влияние экологических факторов на формирование бассальных нитей у некоторых представителей семейства Mytilidae из Японского моря. Russ. J. Mar. Biol. 30: 306-313.
- Скидченко В.С., Высоцкая Р.У., Крупнова М.Ю., Халаман В.В. 2011. Влияние продуктов выделения некоторых видов обрастателей на биохимические показатели голубой мидии *Mytilus edulis* L. (Mollusca: Bivalvia) в Белом море. Биол. Bull. (Russ.) 38: 573-584.
- Smith LD & Jennings JA 2000. Индуцированные защитные реакции двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* на хищников с различными способами нападения. Mar. Biol. 136: 461-469.
- Suchanek TH 1978. Экология *Mytilus edulis* L. в открытых скалистых приливно-отливных сообществах. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 31: 105-120.
- Suchanek TH & Green DJ 1981. Межвидовая конкуренция между *Palythoa caribaeorum* и другими сидячими беспозвоночными на рифе Сент-Круа, Виргинские острова США. In: Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium. Vol. 2. pp. 679-684.
- Андервуд А. Дж. 1992. Конкуренция и взаимодействие морских растений и животных. In: Plant Animal Interactions in the Marine Benthos. Systematic Association Special Volume N. 46. John DM, Hawkins SJ, & Price JH, eds., pp. 443-475. Clarendon Press, Oxford.
- Воронков А.Ю. 1995. Популяционные аспекты производства байсовых нитей у *Mytilus edulis* L. Proc. Зоол. Инст. РАН. 264: 159-173. (in Russian).
- Wayne TA 1987. Реакция мидии на раковины улиток-ракоходцев: защитное поведение у *Mytilus edulis*? Veliger 30: 138-147.