



Механизмы устойчивости к инвазии: конкуренция между приливно-отливными мидиями способствует укоренению инвазивных видов и вытеснению местных ВИДОВ

Ж. С. Шинен¹, *, С. Г. Морган²

¹Estación Costera de Investigaciones Marinas, Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile,
Alameda 340, Santiago, Chile

²Морская лаборатория Бодега, факультет экологических наук и политики, Калифорнийский университет Дэвиса,
почтовый ящик 247, Бодега-Бей, Калифорния 94923, США

АБСТРАКТ: Понимание взаимодействия между инвазивными видами и сообществами-реципиентами необходимо для определения того, смогут ли инвазивные виды укорениться и распространиться. В данном исследовании мы изучили роль конкуренции и конкретные механизмы взаимодействия в ограничении распространения средиземноморской лавровой мидии *Mytilus galloprovincialis* в пределах фронта инвазии на Тихоокеанском Северо-Западе. Мы изучили роль прямых (интерференция) и косвенных (эксплуатация) механизмов конкуренции между *M. galloprovincialis* и двумя местными мидиями (*M. trossulus* и *M. californianus*). Поскольку в системах с ограниченным пространством, таких как скальные приливно-отливные сообщества, часто конкурентно доминируют наиболее быстро растущие организмы, мы использовали изменения относительной производительности (рост и выживание) в монокультурах и поликультурах для оценки взаимодействия между мидиями. Производительность *M. galloprovincialis* всегда была выше, чем у двух местных видов мидий как в полевых, так и в лабораторных условиях при манипуляциях с видовым составом и плотностью, что указывает на то, что межвидовая конкуренция не сильно ограничивает рост или выживание захватчика. Более того, присутствие *M. galloprovincialis* неизменно приводило как к снижению роста, так и выживаемости *M. trossulus*. Лабораторные исследования питания и поведения мидий показали, что *M. galloprovincialis* является сильным интерференционным конкурентом. Этот захватчик ограничивал передвижение, подавлял и мешал питанию двух местных видов мидий. Не ограничивая вторжение, интерференционная конкуренция дала *M. galloprovincialis* конкурентное преимущество перед местными мидиями. Наши результаты свидетельствуют о том, что *M. galloprovincialis* мог способствовать вытеснению *M. trossulus* на большей части своего исторического южного ареала.

Ключевые слова: Эксплуатационная конкуренция - Интерференционная конкуренция - *Mytilus* - Скалистые приливно-отливные сообщества

Нерепродажа или перепечатка не допускается без письменного согласия издателя

ВВЕДЕНИЕ

Одной из главных экологических проблем является способность сообществ противостоять вторжению экзотических видов. Классическая

гипотеза гласит, что по мере увеличения видового разнообразия сообщества становятся все более насыщенными, в результате чего остается мало свободных ниш, которые могут быть заселены инвазивными видами (Elton 1958). Эмпирические исследования выявили как положительные (Naeem et al. 2000, Stachowicz et al. 2002), так и отрицательные (Levine & D'Antonio 1999, Stohlgren et al. 1999) связи между разнообразием и инвазивностью.

*Электронная почта: jlshinen@bio.puc.cl

но эти выводы, по-видимому, в значительной степени зависят от исследуемой системы, вида и масштаба (Fridley et al. 2007). Расхождения могут объясняться недостаточным пониманием механизмов, которые формируют локальные паттерны структуры сообществ в инвазированных системах, таких как межвидовая конкуренция, продуктивность или неоднородность среды (Moore et al. 2001). Однако прогнозирование устойчивости к вторжению зависит от понимания того, как механизмы, поддерживающие разнообразие, подавляют или облегчают деятельность захватчика (Levine 2000). Способность экзотического вида успешно

вторжения в новое сообщество может зависеть от силы и формы его конкурентных взаимодействий с видами в сообществе-реципиенте (Morrison 2000, Brown et al. 2002). Хотя многие исследования межвидового взаимодействия между местными и инвазивными видами продемонстрировали сильные межвидовые эффекты, сравнительно немного исследований выявляют или непосредственно изучают механизмы взаимодействия (см. Callaway & Aschehoug 2000, Duyck et al. 2006), а примеры за пределами экологии растений редки.

В морских системах вторжение чужеродных видов в сообщества резидентных видов является как вкладом, так и угрозой для местного биоразнообразия (Carlton 1996, Grosholz 2002), однако конкурентные взаимодействия между морскими аборигенными и инвазивными видами изучены слабо (см. Castilla et al. 2004). Средиземноморский заливной мус-сель *Mytilus galloprovincialis* - глобальный инвазивный вид с укоренившимися популяциями в Америке, Африке, Австралии и Японии (McDonald et al. 1991, Sanjuan et al. 1997). Вторжение *M. galloprovincialis* было особенно хорошо задокументировано в Южной Африке, где эта неместная мидия оказала широкомасштабное воздействие на целые сообщества вдоль открытых, подмытых волнами берегов (обзор Branch & Steffani 2004). Мультитрофические эффекты включают конкурентное исключение местных мидий (Van Erkom Schurink & Griffiths 1990) и травоядных лимпетов (Steffani & Branch 2005), но конкретные механизмы взаимодействия между местными мидиями и

M. galloprovincialis изучены недостаточно хорошо.

Относительно мало известно об экологическом влиянии...

влияние *Mytilus galloprovincialis* на местные сообщества вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. С момента интродукции в гавань Сан-Диего в 1930-х годах с помощью судов и аквакультуры (Wonham 2004), *M. galloprovincialis* распространилась и сохранилась по всей Южной Калифорнии (Geller 1999). Ретроспективный анализ музейных коллекций показал, что этот захватчик, возможно, вытеснил местную мидию, *M. trossulus*, на большей части южного ареала (Geller 1999). В настоящее время фронт инвазии проходит вдоль калифорнийского побережья от северной части Пойнт-Консепшн до южной части мыса Мендосино. В пределах этого региона,

M. galloprovincialis хорошо прижилась в защищенных заливах и гаванях, но не достигает значительной численности в скалистых приливно-отливных сообществах открытого побережья (Geller 1999, Rawson et al. 1999). На открытых побережьях региона также происходит

симпатрическое пополнение численности *M. galloprovincialis* и двух местных мидий - *M. trossulus* и *M. californianus* (обзор приведен в Braby & So-mero 2006). *M. californianus* численно доминирует в местных скалистых приливно-отливных сообществах, а взрослые *M. trossulus* и *M. galloprovincialis* редки и диспропорционально скудны по сравнению с численностью поселенцев.

Несоответствие между характером пополнения личинок и структурой сообщества взрослых мидий в пределах

показывает, что смертность после заселения частично сдерживает продолжающуюся инвазию *Mytilus galloprovincialis* к северу от Пойнт-Концепшн (Johnson & Geller 2006). Хищничество, в частности, со стороны кита *Nucella ostrina*, в некоторой степени ограничивает распространение *M. trossulus* и *M. galloprovincialis*, но уровень хищничества не является достаточным для ограничения инвазии (Shinen et al. 2009). Более того, крупное расселение *M. galloprovincialis* может свести на нет биотическую устойчивость, обеспечиваемую хищниками (Hollebone & Hay 2007).

Конкуренция также может играть важную роль в инвазии *Mytilus galloprovincialis*. В скалистых приливно-отливных сообществах, где доступный субстрат для сидячих организмов может быть ограничен, наиболее быстрорастущий вид часто является конкурентным доминантом. Ранняя работа Харгера (Harger, 1968), проведенная на возможной смеси всех трех видов *Mytilus*, предполагает, что конкуренция может играть важную роль в росте и смертности мидий. Аналогичным образом в Южной Африке присутствие *M. galloprovincialis* часто ассоциируется с сокращением численности местных мидий *Perna perna* (Bownes & McQuaid 2006, Hanekom 2008). *M. galloprovincialis*, как и другие двустворчатые моллюски, питающиеся фильтрами, могут конкурировать за ресурсы (сестоновое питание или прикрепленный субстрат) непосредственно путем физического взаимодействия (теснота или толкание) или косвенно через эксплуатацию (Frechette & Despland 1999). Хотя мидии в основном сидячие, они передвигаются с помощью модифицированной мускулистой ноги, выпуская и прикрепляя причальные нити, и могут вступать или выходить из конкурентных взаимодействий. Движение и поведение могут быть очень важны как при конкуренции в условиях интерференции, когда может происходить скученность и удушье, так и при конкуренции за использование ресурсов, когда особи могут перемещаться, чтобы лучше использовать ресурсы. В данном исследовании мы изучили конкурентные взаимодействия между 3 видами мидий, чтобы определить, смогут ли 2 местных вида мидий противостоять дальнейшему вторжению *M. galloprovincialis*. В частности, мы установили существование конкурентной иерархии среди этих мидий, а также определили и количественно оценили механизмы конкурентного взаимодействия.

Калифорнии, США. Этот регион характеризуется смешанными полусуточными приливами и сильными океанографическими подъемами. Все три вида мидий встречаются на открытых скалистых берегах BMR, хотя преобладает *Mytilus californi-anus*.

Во всех экспериментах изменения в относительном росте и выживаемости монокультур мидий и поликультур.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Общий подход. Все эксперименты проводились в Морской лаборатории Бодега (BML) или в прилегающем морском

Культуры использовались для оценки конкурентной способности (Connell 1983). Поскольку маленьких поселенцев *Mytilus trossulus* и *M. galloprovincialis* трудно различить морфологически (Martel et al. 2000), во всех экспериментах использовали более крупных ювенильных мидий, которые легко различимы (длина $26,8 \pm 3,8$ мм). Полевые исследования конкурентных взаимодействий между более чем двумя видами редки, поскольку они становятся громоздкими, если включить все возможные средства контроля плотности для внутривидовой конкуренции. *M. galloprovincialis* и *M. trossulus* подходящего размера также были ограничены, поскольку для экспериментов требовались тысячи особей. Эти ограничения заставили нас объединить дизайн, который идеально подходит для разграничения межвидовой и внутривидовой конкуренции, с дизайном замещающих серий. В нашей схеме замещающих серий общая плотность мидий была постоянной, а видовой состав изменялся (табл. 1, А). В число опытов входили 3 монокультуры, 3 поликультуры с двумя видами (1:1) и 1 поликультура с тремя видами (1:1:1). Замещающее использование 3 видов в двухвидовых поликультурах выявило видовые эффекты между конкурентами при сохранении внутривидовых эффектов. Наша цель состояла в том, чтобы выявить возможное наличие конкурентной иерархии между 3 видами, а не абсолютные различия между межвидовыми и внутривидовыми эффектами, тем самым уменьшив необходимость внутривидового контроля. Тем не менее, для оценки внутривидовых эффектов в полевых условиях были включены 3 монокультуры с пониженной плотностью (40n). Плотность монокультур в идеале должна была быть равна пропорциям в каждой из поликультур (Underwood 1986), но мидии, пересаженные с низкой плотностью в BMR, часто страдают от высокой смертности, что делает эту задачу неразрешимой. Мидии стайны и нуждаются в достаточной матрице для прикрепления.

внутри скоплений мидий, чтобы предотвратить их выметание с субстрата. Внутривидовая монокультура была выбрана таким образом, чтобы приблизительно соответствовать небольшим участкам мидий, наблюдаемым в BMR, и при этом обеспечить выживаемость трансплантатов. Хотя внутривидовой контроль не был напрямую сопоставим с поликультурными обработками, не позволяя определить абсолютную силу взаимодействия, сравнение между монокультурами с высокой и низкой плотностью выявило примерное направление и величину внутривидовых эффектов.

Для соблюдения статистических предпосылок рост между видами и в пределах обработок анализировался с помощью ANOVA для нетрансформированных и рангово-трансформированных данных. Принимались только те значения вероятности, которые были значимы ($p < 0,05$) для обоих тестов (Zar 1974). ANOVA также проводили для дугообразного квадратного корня выживаемости среди видов и в пределах обработок. Post-hoc анализы проводились с использованием множественных сравнений Тьюки HSD ($\alpha = 0,05$) (различия между всеми обработками) и тестов Даннетта ($\alpha = 0,05$) (с использованием монокультурных групп в качестве контроля).

Конкурентная иерархия местных и инвазивных мидий в полевых условиях.

Конкурентная иерархия 3 видов мидий была определена в полевых условиях, начиная с мая 2004 года. Мидии собирались вручную из естественных приливно-отливных популяций мидий. *Mytilus californianus* были собраны из BMR ($38^{\circ} 18' 18''$ с.ш., $123^{\circ} 3' 8''$ з.д.). *M. trossulus* были собраны...

взяты из Strawberry Hill, штат Орегон ($44^{\circ} 15' 385''$ с.ш., $124^{\circ} 07' 594''$ з.д.), расположенного значительно севернее зоны симпатрии трех видов мидий. *M. galloprovincialis* были взяты с пляжа Шелл-Бич в заливе Томалес, Калифорния ($38^{\circ} 06' 59,75''$ с.ш., $122^{\circ} 52' 23,93''$ з.д.), где популяция...

тион почти полностью состоит из *M. galloprovincialis*

Таблица 1. Схема опытов с монокультурами и поликультурами *Mytilus californianus* (C), *M. trossulus* (T) и *M. galloprovincialis* (G). В таблице указано количество мидий в каждом испытании. В каждом исследовании столбцы представляют процедуры, за исключением монокультур, где каждый вид выращивался отдельно. Монокультуры с пониженной плотностью были включены только в полевое исследование 2004 года. Эксплуатационное исследование 2006 года включало контрольную обработку, в которой мидии не присутствовали

Эксперимент	Мидия sp.	Уменьшенная плотность монокультур	Высокая плотность монокультур	Поликультура из 2 растений (C × T)	Поликультура из 2 растений (C × G)	Поликультура из 2 растений (G × T)	Поликультура из 3 растений (C × T × G)
(А) Полевое исследование (2004)	Всего мидий	40	60	60	60	60	60

n = 6	<i>M. californianus</i>	40	60	30	30	-	20
Количество процедур = 10	<i>M. trossulus</i>	40	60	30	-	30	20
(20 × 20 × 10 см)	<i>M. galloprovincialis</i>	40	60	-	30	30	20
(В) Исследование помех (2005) n = 5	Всего мидий		12	12	12	12	12
Количество процедур = 7	<i>M. californianus</i> (не сделано)		12	6	6	-	4
(42 × 26 × 17 см)	<i>M. trossulus</i> (не сделано)		12	6	-	6	4
	<i>M. galloprovincialis</i> (не сделано)		12	-	6	6	4
(С) Исследование эксплуатации (2006) n = 6	Всего мидий (контроль)	0	6	6	6	6	6
Количество процедур = 8	<i>M. californianus</i>	-	6	3	3	-	2
	<i>M. trossulus</i>	-	6	3	-	3	2
(42 × 26 × 17 см)	<i>M. galloprovincialis</i>	-	6	-	3	3	2

(Sarver & Foltz 1993, Suchanek et al. 1997). Чтобы еще больше снизить вероятность случайного включения нецелевых видов или гибридов, каждую мидию индивидуально проверяли на наличие видовых морфологических признаков (McDonald et al. 1991). Мидии, не похожие на целевую популяцию, исключались из эксперимента. Все мидии были доставлены в BML, очищены от эпибионтов и акклиматизированы в видоспецифичных проточных аквариумах с морской водой в течение 1 мес.

В июне регистрировали длину, высоту и ширину (мм) мидий, а на растущем крае каждой раковины делали небольшой надрез в качестве контрольного шрама для роста новой раковины (Coe & Fox 1942). Мидии были бессистемно распределены по экспериментальным обработкам, которые были пространственно рандомизированы и высажены на предварительно расчищенный участок дна мидий в средней приливно-отливной зоне мидий на БМР. Вокруг каждой экспериментальной культуры были построены вольеры из проволоочной сетки из нержавеющей стали (7 мм) (20 × 20 × 10 см), которые были прикреплены болтами к скале. В течение 2 недель мидии прижимались к поверхности скалы гибкой пластиковой сеткой (7 мм), чтобы облегчить прикрепление к субстрату кистевыми нитями. В августе вольеры были сняты, и все мидии и раковины мидий были перевезены обратно в BML. Рассчитывали рост и выживаемость каждого вида мидий в каждом варианте. Клетки были необходимы для того, чтобы исключить эмиграцию мидий и исключить высокую плотность хищных раков и морских звезд. Садки, исключаяющие хищников, не были полностью неуязвимы для мелких сычей, но количество раковин с признаками хищничества (например, отверстиями от сычей) было минимальным (< 5 %), они не влияли на относительную плотность мидий и не учитывались при подсчете смертности. Частичный контроль в садках не проводился, поскольку необходимо было полностью предотвратить хищничество и эмиграцию, а для интерпретации взаимодействия видов требовались только относительные изменения в росте и выживаемости в поликультуре и монокультуре. Садки не задерживали осадки и не сильно ограничивали водный поток на этом высокоэнергетическом, накатывающемся на волны берегу, и практически не влияли на производительность мидий. В действительности рост и выживаемость мидий были в целом одинаковыми в полевых и лабораторных экспериментах, что указывает на сопоставимость конкурентных способностей и взаимодействия видов при различных режимах течения.

Помеховая конкуренция в лаборатории. Мы также провели эксперимент в лаборатории, чтобы выяснить, является ли физическая интерференция

важным механизмом конкуренции между 3 видами мидий. Хотя лабораторные условия отличаются от полевых, поведение мидий во время погружения в воду невозможно проследить в полевых условиях. В декабре 2004 г. мидии каждого вида были бессистемно распределены на монокультуру и поликультуру (табл. 1, В). Общее число мидий в каждой обработке было сокращено до 12, чтобы упростить наблюдение за их поведением.

Поведение мидий при сохранении тех же

относительных пропорций видов в культурах, которые использовались в полевых условиях. Монокультура с пониженной плотностью была исключена. Подобные серии замен могут быть ценными сравнительными инструментами (Cousens & O'Neill 1993), когда согласованные модели роста и выживаемости мидий между лабораторными и полевыми обработками могут свидетельствовать о сохранении конкурентных взаимодействий между видами, не зависящих от плотности (Jolliffe 2000). Перед помещением мидий в пластиковые контейнеры ($42 \times 26 \times 17$ см) на каждой мидии делались надрезы, регистрировались длина, высота и ширина. Мидии в каждом контейнере располагались кучкой непосредственно под постоянным потоком морской воды, отфильтрованной от песка.

Эксперимент был прекращен через 5 недель. Проводилась фотосъемка и отмечалось индивидуальное положение мидий в каждом из исходных контейнеров с монокulturой и поликультурой. Регистрировалась смертность и измерялись приросты роста над поданным надрезом. Расстояние, пройденное мидиями от первоначального места скопления мидий, рассчитывали с помощью программы ImageJ (Abramoff et al. 2004). Данные анализировали с помощью ANOVA, а post-hoc анализы проводили с использованием множественных сравнений Тьюки HSD ($\alpha = 0,05$) (различия между всеми обработками) и тестов Даннетта ($\alpha = 0,05$) (с использованием монокультурных групп в качестве контроля). Видовые суточные темпы роста были также объединены по всем обработкам и регрессировали на общее расстояние, пройденное (см) от центрального комка мидий.

Эксплуатационная конкуренция в лаборатории. Чтобы определить, конкурируют ли 3 вида мидий за пищу, в лаборатории была проведена серия кормовых опытов. В качестве косвенного показателя способности к фильтрации оценивали скорость очищения культур мидий с помощью двух методов. Во-первых, мы наблюдали за относительным снижением концентрации хлорофилла *a* (*chl a*) в естественных условиях с течением времени. Работы, проведенные на родственных мидиях, показали, что скорость очищения сходна как в лабораторных, так и в естественных условиях (Velasco & Navarro 2005). В апреле 2006 г. мелкие мидии (2-4 см в длину) трех видов были собраны в одних и тех же местах сбора в течение одной серии весенних приливов и доставлены в BMR. Мидии были акклиматизированы в проточной морской воде в течение 1 мес, после чего их бессистемно распределили на монокультуру и поликультуру (табл. 1,С). Для ограничения перемещения мидии помещались в небольшие (диаметром 10 см) стеклянные культуральные

посуды, которые погружались в центр больших пластиковых контейнеров ($42 \times 26 \times 17$ см), содержащих 11 л статической, отфильтрованной от песка морской воды. Каждый пластиковый контейнер был снабжен одним взвешенным воздушным клапаном и воздушным камнем. Культуры были размещены в рандомизированном блочном дизайне в больших ваннах ($110 \times 110 \times 55$ см). Стояк высотой 10 см и проточная морская вода в больших ваннах поддерживали температуру морской воды в меньших пластиковых контейнерах.

Кормление длилось 6 ч, что соответствует среднему времени погружения мидий в воду при полусуточном приливном цикле. Концентрацию хлора измеряли с помощью ручного флуорометра (Turner Designs Aquafluor). В каждую репликационную ванну были включены контрольные пробы без мидий, чтобы отслеживать естественные колебания содержания хл. Первые пробы воды отбирались до добавления культур мидий в контейнеры и с интервалом в 60 минут. Средние концентрации хлора в каждой емкости определялись количественно путем отбора проб воды (1 мл) в трех местах (сверху, посередине и снизу) на средней глубине аквариумов. По окончании опытов с кормлением ткани мидий препарировали и высушивали при 60°C в течение минимум 24 ч для определения общей сухой массы мидий в каждой культуре.

Скорость очищения мидий в монокультурах

и поликультуры также оценивали по общему количеству твердых частиц (TPM) и твердых органических веществ (POM), удаленных за время опытов по кормлению. Изменения в концентрации ТПМ и ПОМ оценивали путем отбора 2 повторных проб воды (1 л) до и после опытов по кормлению. Образцы фильтровали под вакуумом на предварительно промытые фильтры Whatman GF/C. TPM определяли после 24 ч сушки при 60°C. Общее органическое вещество рассчитывали по разнице между TPM и весом фильтра после озоления образцов при 400°C в течение 4 ч.

Анализировали общее процентное изменение концентрации хл α , ТПМ и ПОМ в конце каждого опыта кормления. Значения были стандартизованы по общей массе сухой ткани мидий (г) в каждой культуре. Блокирующих эффектов обнаружено не было, поэтому различия в кормлении фильтрами между культурами сравнивали с помощью ANOVA, а post-hoc анализы проводили с помощью множественных сравнений Тьюки HSD ($\alpha = 0,05$) (различия между всеми обработками) и теста Даннетта ($\alpha = 0,05$) (с использованием монокультурных групп в качестве контроля).

РЕЗУЛЬТАТЫ

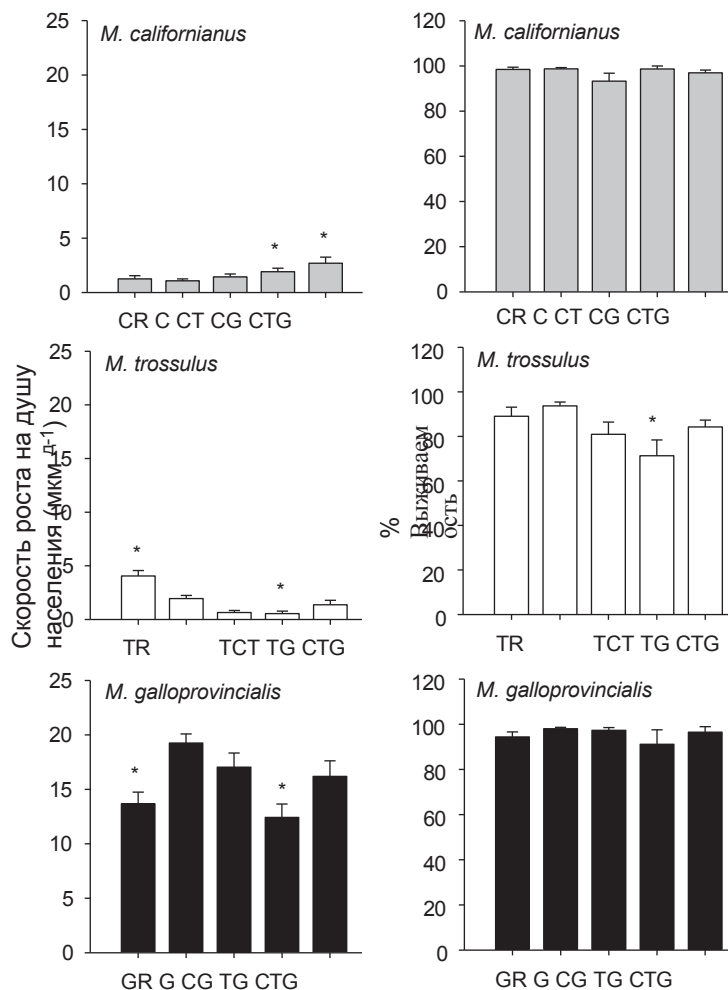
Конкурентная иерархия местных и инвазивных мидий

Рост и выживаемость в полевых монокультурах и

Поликультуры позволяют предположить,

provincialis в двухвидовой поликультуре с *M. trossulus* снижали рост и выживаемость *M. trossulus*, что указывает на то, что инвадер может конкурентно вытеснять этот местный вид. На *M. californianus* межвидовое взаимодействие оказало слабое положительное влияние.

Помимо установления конкурентной устойчивости *Mytilus galloprovincialis*, в культурах наблюдались и другие межвидовые и внутривидовые эффекты. Однако эти эффекты были второстепенными, поскольку сила этих взаимодействий в целом была слабой. *M. californianus* рос медленнее всего, и на него меньше всего влияли условия эксперимента и обработки. Однако этот вид, как правило, выигрывал от снижения плотности конспецификов в полевых условиях. На *M. trossulus* повлияла конкуренция между видами-видообразователями и местным конкурентом, *M. californianus*. На инвадера, *M. galloprovincialis*, влиял...



что *Mytilus galloprovincialis* является доминирующим

конкурентом в ограниченной по площади конкурентной иерархии (рис. 1). Захватчик *M. galloprovincialis* росла в 10 раз быстрее, чем два местных вида ($F_{2,2371} = 688,34$, $p < 0,001$). Кроме того, присутствие *M. gallo-*

Рис. 1. Эксперимент "Конкурентная иерархия". Средняя скорость роста на душу населения и процент выживания 3 видов мидий в монокультуре и поликультуре: C = *Mytilus californianus*, T = *M. trossulus*, G = *M. gallo-provincialis*. R = пониженная плотность. Столбики указывают +1 SE. *Группы, которые значительно отличались ($p < 0,05$) от контрольных монокультур с высокой плотностью, по результатам пост-хок анализа Даннетта для нетрансформированных и рангово-трансформированных данных.

обусловлена изменениями общей плотности мидий, а не конкуренцией между гетеро- или кон-спецификами. Скорость роста захватчика снижалась только там, где общая плотность мидий была снижена: в монокультуре с пониженной плотностью и в полевой поликультуре с *M. trossulus*, где *M. trossulus* испытывал высокую смертность. Наконец, в поликультуре с тремя видами все три вида имели умеренно более высокую производительность, чем в поликультуре с двумя видами, что говорит о том, что мидии могут слабо выигрывать от косвенного содействия, особенно от диффузной конкуренции. Некоторые из этих тенденций были незначительными ($p > 0,05$), и ни одна из них не изменяет наш основной вывод о том, что захватчик является сильным интерференционным конкурентом.

Соревнования с помехами

Относительные скорости роста различных мидий в лаборатории соответствовали тем, которые наблюдались в полевых условиях (рис. 2). Больше всего росла инвазивная *Mytilus galloprovincialis*, за ней следовали *M. trossulus*, а затем *M. californianus* ($F_{2,408} = 138,78$, $p < 0,001$). Скорость роста нативного В поликультуре с инвазивной *M. galloprovincialis* выживаемость *M. trossulus* снизилась, как и в полевых условиях. Выживаемость в целом была высокой для всех видов и видов обработки (рис. 2); однако все наблюдаемые случаи гибели происходили в пределах скоплений мидий, где особи, по-видимому, были задушены другими мидиями, которые забрались на вершину скопления мидий. Смертность аборигенов *M. californianus* был наиболее многочисленным (~15% от общего числа, $F_{2,57} = 5,70$, $p = 0,006$).

Все 3 вида мидий перемещались внутри пластиковых аквариумов, а частота и расстояние рассеивания в зависимости от вида и обработки (рис. 3). В целом, *Mytilus trossulus* эмигрировал из скоплений мидий чаще ($F_{2,57} = 5,79$, $p = 0,005$) и на большее расстояние ($F_{2,408} = 10,44$, $p < 0,001$), чем у двух других видов. Скорость роста *M. trossulus* имела умеренно положительную связь с расстоянием, пройденным от скопления мидий ($R^2 = 0,24$, $p < 0,001$). Однако между скоростью роста и расстоянием, пройденным местными *M. californianus* ($R^2 = 0,12$, $p < 0,001$) и инвазивными *M. galloprovincialis* ($R^2 = 0,02$, $p < 0,001$), наблюдалась

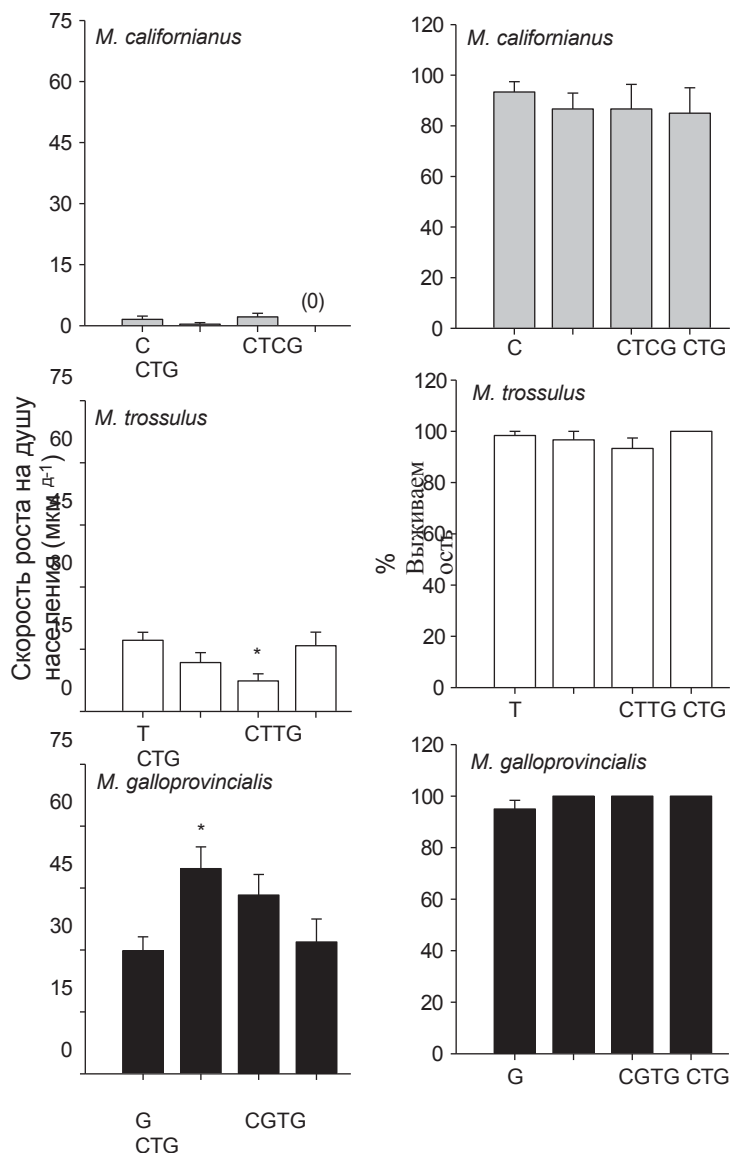


Рис. 2. Эксперимент по интерференционной конкуренции. Средняя скорость роста на душу населения и процент выживания 3 видов мидий в монокультурах и поликультурах. Столбики указывают +1 SE. *Группы, которые значимо отличались ($p < 0,05$) от контрольных монокультур, по результатам пост-хок анализа Даннетта для нетрансформированных и ранго-трансформированных данных.

Сокращения видов см. на рис. 1

лишь слабopоложительная связь.

Эксплуатационная конкуренция

В опытах по кормлению наблюдались различия в скорости очистки между видами и способами

обработки (рис. 4). Удивительно, но мидия с *galloprovincialis*, был наименее эффективным. Из мидиями

наибольшей скоростью роста, *Mytilus*

монокультур только *M. californianus* и *M. trossulus* удалили из сестона заметное количество хл *a* ($F_{3,20} = 4,16$, $p = 0,019$). Среди поликультур *M. californianus* в сочетании с *M. trossulus* и поликультурой из 3 видов удалял наибольшее количество хлора ($F_{4,25} = 22,9$, $p < 0,001$). В двухвидовых поликультурах, включавших *M. galloprovincialis*, фильтрация не наблюдалась. Различий в процентном изменении ТРМ между культурами мидий и контролем без мидий обнаружено не было ($F_{7,40} = 1,96$, $p = 0,085$; рис. 5). Однако монокультуры *M. californianus* и поликультуры *M. californianus* и *M. trossulus* удалял больше всего ПОМ из сестона ($F_{7,40} = 4,25$, $p = 0,001$).

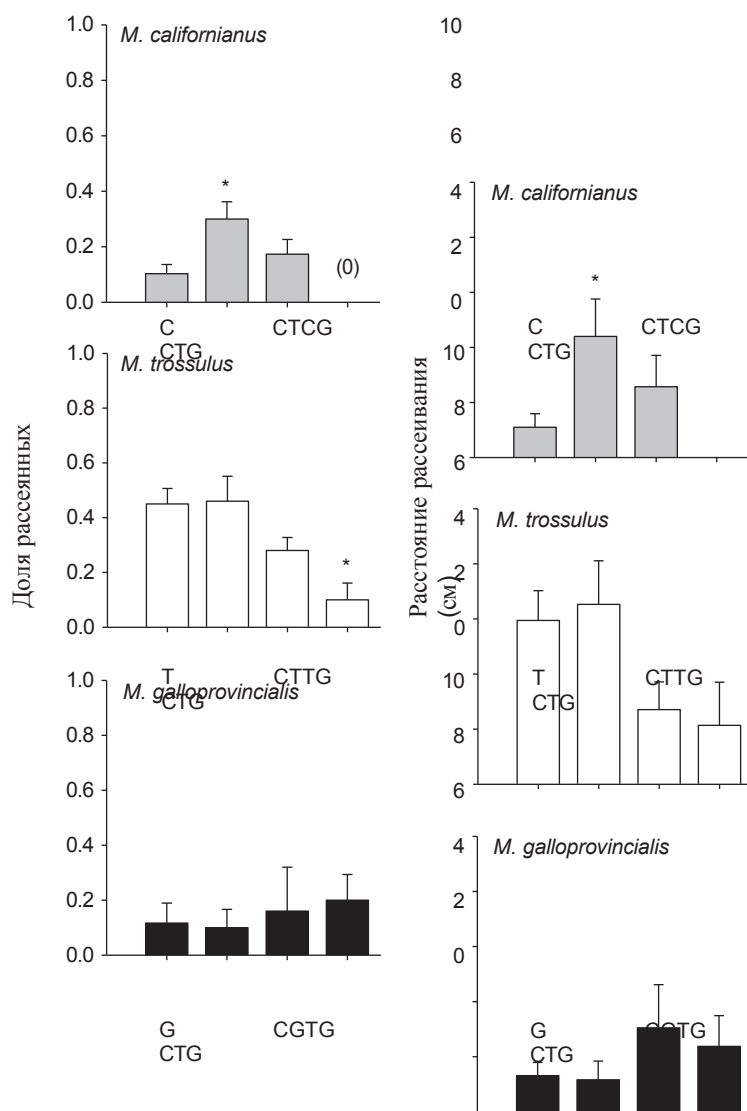


Рис. 3. Поведение при рассеивании среди местных и инвазивных видов мидий

Показана доля мидий, найденных вне скоплений мидий, и среднее расстояние, пройденное мидиями от скоплений в монокультурах и поликультурах. Столбики обозначают ± 1 SE. *Группы, которые значительно ($p < 0,05$) отличались от контрольных монокультур по результатам пост-хок анализа Даннетта.

Сокращения видов см. на рис. 1

ДИСКУССИЯ

Конкурентная иерархия среди мидий

В целом, мы нашли убедительные доказательства того, что *Mytilus galloprovincialis* конкурентно доминирует над

M. trossulus, где инвайдер постоянно снижал рост и выживаемость *M. trossulus* как в лабораторных, так

чтобы определить, является ли *M. galloprovincialis* также конкурентно доминирующим по отношению к *M. californianus*. Однако быстрый рост захватчика в сочетании с усиленным рекрутированием *M. galloprovincialis* может легко перевесить *M. californianus* в скалистых приливно-отливных сообществах, где наиболее быстрорастущие организмы часто доминируют на доступном субстрате. Экспериментальные культуры мидий в лабораторных и полевых условиях отличались по динамике течения, времени погружения и общей плотности мидий, но, несмотря на различия в экспериментальных условиях, *M. galloprovincialis* всегда превосходила своих местных сородичей.

Механизмы межвидовой конкуренции

Взаимодействие инвадера с местными мидиями происходило в основном за счет интерференционной конкуренции. *Mytilus galloprovincialis* подавлял гетероспецифичных конкурентов, ограничивал их подвижность и препятствовал фильтрационному питанию. Конкуренция между аборигенными и инвазивными мидиями опосредовалась, скорее, не ростом гетероспецифичных особей, а тенденцией к агрегации или рассеиванию. Даже без привлечения и роста новых особей мидии были способны душить друг друга, располагаясь друг над другом. В лабораторных условиях мидии, которые не рассеивались из скопления мидий, имели сниженные темпы роста

или более высокая смертность при культивировании с

M. galloprovincialis. В то время как *M. galloprovincialis* и *M. californianus* были относительно малоподвижны, *M. trossulus* чаще и на большие расстояния рассеивался от скоплений мидий. Производительность была неизменно выше у тех *M. trossulus*, которые были

и в полевых поликультурах. Хотя целью данного исследования было выявление конкретных механизмов взаимодействия между мидиями в относительно короткие сроки (от 4 до 8 недель), мы также смогли обнаружить эффекты конкуренции с инвадером на уровне популяции, о чем свидетельствует высокая смертность *M. trossulus*. Возможно, продолжительность наших экспериментальных исследований была слишком

обнаружены вне скоплений мидий. Однако в поликультуре с *M. gallo-provincialis* *M. trossulus* рассеивался реже, что, вероятно, является результатом того, что *M. trossulus* мешают рассеваться байссальные нити *M. gallo-provincialis*.

M. galloprovincialis.

Схожие закономерности слияния, удушения и дезорганизации наблюдались в полевых монокультурах и поликультурах. *Mytilus trossulus* свободно объединялись с конспецифичными и неконспецифичными особями, в то время как *M. californianus* и *M. galloprovincialis* обычно плотно объединялись (рис. 6). Харгер (Harger, 1968) предположил, что высокоподвижное поведение некоторых мидий могло иметь определенное преимущество в более спокойных водах, где ползание над конкурентами или субстратом могло быть необходимым для предотвращения удушья или

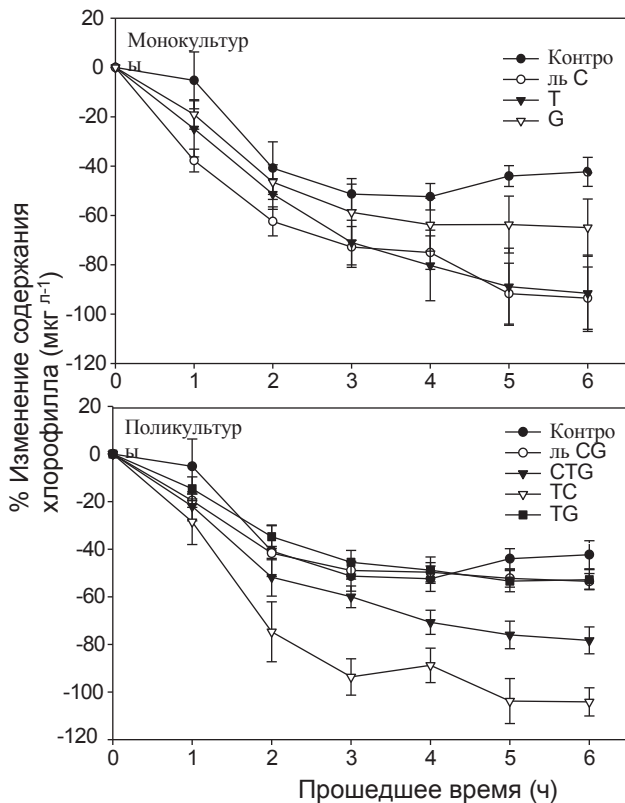
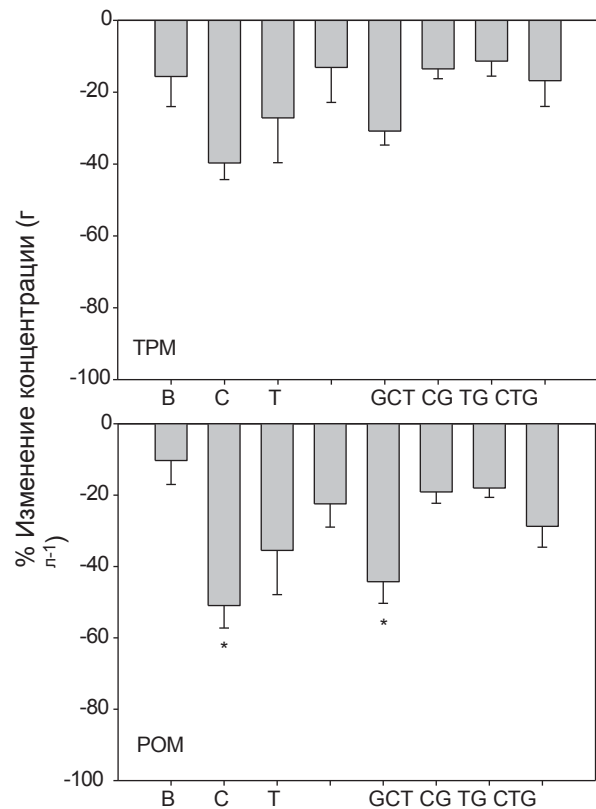


Рис. 4. Эксплуатационный эксперимент по конкуренции. Истощение хлора тремя видами мидий. Данные со столбиками \pm SE представляют собой среднее процентное изменение концентрации хлора в естественных условиях, стандартизированное по общей сухой массе мидий. В контроле мидии не присутствовали. Сокращения видов см. на рис. 1.



вовлечено в эксплуатацию общих пищевых ресурсов. Действительно, мы обнаружили дополнительные доказательства конкуренции между тремя видами мидий, указывающие на то, что *Mytilus galloprovincialis* был

чтобы найти подходящие места для питания фильтрами. В противоположность этому, выведение из строя под действием волн может быть важным источником смертности мидий, что опосредовано агрегацией и увеличением прочности прикрепления (Hunt & Scheibling 2002). Склонность к агрегации в

M. galloprovincialis может отражать более слабую способность к прикреплению или более высокую гидродинамическую нагрузку на особей (Rius & McQuaid 2006). Это также может объяснить внутривидовые эффекты плотности, испытываемые захватчиком в полевых культурах, и тенденцию *M. galloprovincialis* быстро прикрепляться к соседним мидиям (pers. obs.). Дополнительные физические силы могут опосредовать перемещение мидий и интерференционную конкуренцию. В Южной Африке динамика конкуренции между местной *Perna perna* и инвазивной *M. galloprovincialis* меняется в зависимости от накопления песка (Zardi et al. 2008), интенсивности апвеллинга (Xavier et al. 2007) и силы волн (Rius & McQuaid 2006).

В дополнение к физическому вмешательству мы обнаружили, что поведение мидий также

Рис. 5. Фильтрация мидиями общего количества твердых частиц (ТЧМ) и твердых органических веществ (ТОМ) 3 видами мидий. Данные представляют собой среднее процентное изменение концентраций, стандартизированное по общей сухой массе мидий. В = контроль. Планки ошибок указывают на +1 SE. *Группы, которые значительно отличались ($p < 0,05$) от контрольных без мидий, по результатам пост-хок анализа Даннетта. Сокращения видов см. на рис. 1.

поведением, опосредующим скорость клиренса хлора в поликультурах. Присутствие *M. galloprovincialis*, по-видимому, полностью прекращало потребление хлора, а не просто снижало скорость клиренса по сравнению с его содержанием в поликультуре. Хотя рамки настоящего исследования были ограничены выявлением интерференционных эффектов *M. galloprovincialis* на местных конкурентов, испытания по очистке сестона показали различную скорость питания среди трех видов, что говорит о том, что эксплуатация может быть важным механизмом конкуренции. Однако мидия с самой быстрой скоростью роста, *M. galloprovincialis* демонстрировала самую низкую скорость питания. Эти результаты оказались неожиданными и противоречат другим исследованиям, которые продемонстрировали сильное эксплуатационное преимущество *M. galloprovincialis* перед другими конкурентами мидий (Griffiths et al. 1992, Hilbish et al. 1994). Возможно, *M. galloprovincialis* в проведенных здесь экспериментах был больше занят прикреплением к водорослям, чем питанием, и скорость освобождения может увеличиваться при увеличении продолжительности эксперимента (Byrnes 2008).

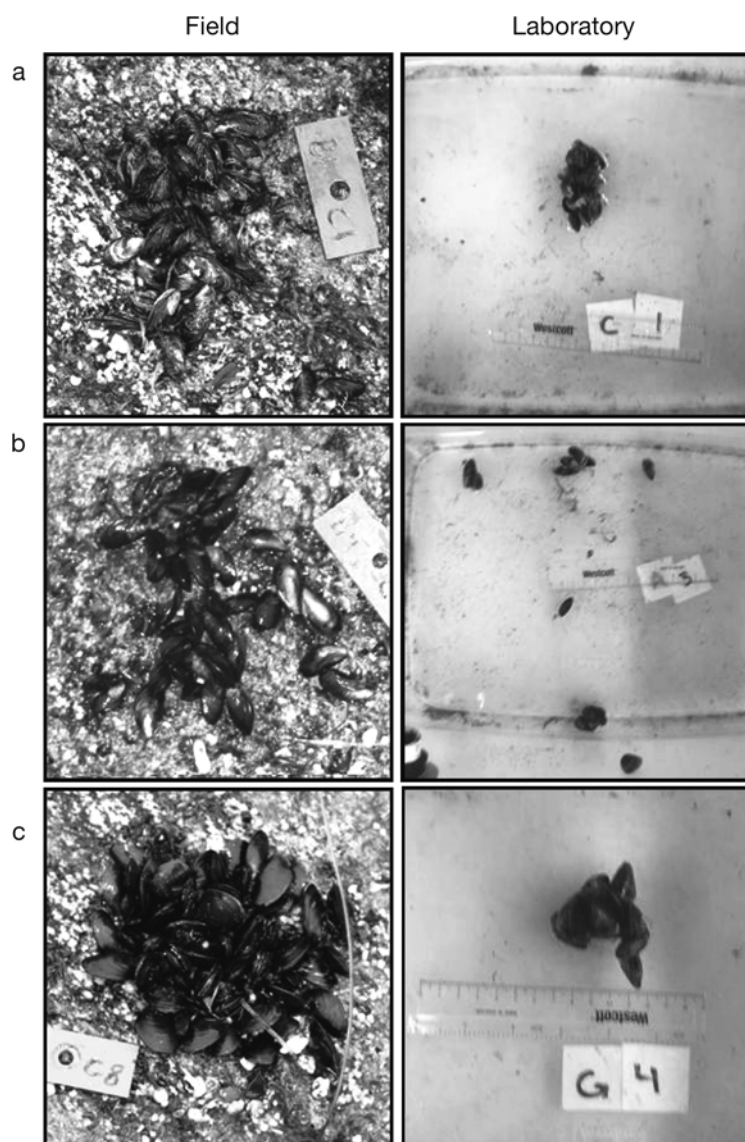


Рис. 6. Фотографии репрезентативного поведения мидий при сцеплении в полевых и лабораторных монокультурах (a) *Mytilus californianus*, (b) *M. trossulus* и (c) *M. galloprovincialis*

Последствия межвидовой конкуренции

Межвидовая конкуренция давно признана важной силой, регулирующей структуру скалистых приливо-отливных сообществ (Connell 1961), но, похоже, она не ограничивает распространение

имеют серьезные последствия на уровне сообщества для скалистых приливо-отливных сообществ. В частности, обширная инвазия *M. galloprovincialis* может снизить разнообразие и богатство эпифитных водорослей и сидячих беспозвоночных, связанных с раковинами мидий (Shinen & Morgan unpubl.). Кроме того, различия в скорости фильтрации между местными и инвазивными мидиями позволяют предположить, что вытеснение *M. trossulus* *M. galloprovincialis* может снизить или нарушить скорость биофильтрации сообщества, что может повлиять на множество других местных приливо-отливных видов. Инвазивные двустворчатые моллюски, изменяющие распределение и численность фитопланктона, могут иметь драматические и непредсказуемые последствия на различных трофических уровнях и в масштабах экосистемы (Noonburg et al. 2003, Kimmerer 2006). Эти результаты иллюстрируют важность выяснения механизмов взаимодействия для понимания устойчивости к инвазии и прогнозирования потенциального воздействия инвазивных видов.

Несмотря на наши данные о том, что *Mytilus galloprovincialis* является сильным конкурентом среди местных мидий, этот инвазивный вид все еще слабо распространен в центральной и северной Калифорнии. Нынешние масштабы инвазии, вероятно, отражают баланс между хищничеством и темпами пополнения. Постоянный океанический апвеллинг и морской перенос личинок в зоне симпатрии мидий ограничивает рекрутирование (Connolly et al. 2001) и, возможно, сдерживает распространение *M. galloprovincialis*. На западном побережье Южной Африки, где *M. galloprovincialis* добилась столь значительного успеха, высокая репродуктивная производительность *M. galloprovincialis* в сочетании с удержанием личинок напрямую приводит к значительному росту числа рекрутов на берегу (Harris et al. 1998). Кроме того, хищничество является мощным фактором, ограничивающим вторжение *M. galloprovincialis*. Собачья крылатка *Nucella ostrina* избирательно поедает *M. gal-*

Mytilus galloprovincialis. Быстрые темпы роста, механическое вмешательство и поведенческое доминирование *M. galloprovincialis*, вероятно, обеспечат дальнейшую инвазию на Тихоокеанском Северо-Западе.

M. galloprovincialis, по-видимому, способствует вытеснению местного вида *M. trossulus* (Geller 1999). Региональные вымирания, вызванные конкуренцией между местными и инвазивными видами, редки (Davis 2003), но рост популяций *M. galloprovincialis* может

loprovincialis, независимо от плотности захватчика по отношению к местным мидиям (Shinen et al. 2009). Однако аквакультура *M. galloprovincialis* экспоненциально росла с 1950-х годов (Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН, 2007), что увеличивает поставки личинок и потенциал рекрутирования далеко к северу от нынешнего фронта вторжения. Увеличение численности *M. galloprovincialis*, вероятно, совпадет с повышением значимости межвидовой конкуренции в сообществах обитателей скалистых приливов.

Наши результаты подтверждают растущее согласие экологов в том, что устойчивость к вторжениям не может быть предсказана на основе простых правил и является функцией

многочисленных взаимодействующих механизмов (D'Antonio 1993, Thebaud et al. 1996). В настоящем исследовании близкородственные сородичи демонстрировали различную реакцию на межвидовое и внутривидовое влияние плотности, которую невозможно было бы предсказать без манипуляционных экспериментов, помогающих выявить механизмы конкуренции. Эти результаты могут послужить предостережением для других исследований инвазии с участием близкородственных аборигенов и захватчиков, поскольку родство не всегда является точным предиктором конкурентной способности и инвазивности (Lambrinos 2002). Более того, исследования, использующие сравнительный подход между близкородственными местными и инвазивными видами, могут дать ценные сведения, связывающие механизмы сосуществования и успех инвазии. Например, понимание механизмов межвидовых взаимодействий между местными и инвазивными видами может помочь предсказать вероятное воздействие инвазии на местное сообщество. Наконец, понимание механизмов конкуренции между местными и инвазивными видами может также помочь направить усилия по управлению, чтобы ограничить распространение или уменьшить воздействие экзотических захватчиков.

Благодарности. Мы благодарим М. А. Холиоака и Дж. Дж. Стаховича за замечания по экспериментальной схеме и раннему варианту рукописи. Особая благодарность М. К. Васкесу, Б. Г. Майнеру, Дж. Л. Фишеру, А. Дж. Мейсу, Э. А. Фэрбэрну, Y. Hennebergу, J. E. Byrnes и M. E. Bracken за их неоценимые советы и помощь в лаборатории и в полевых условиях. Спасибо также Э. Сэнфорду, Дж. Соунсу и С. А. Томпсону за сборы мидий.

ЦИТИРУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Abramoff MD, Magelhaes PJ, Ram SJ (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics Int* 11:36-42
- Bownes SJ, McQuaid CD (2006) Will the invasive mussel *Mytilus galloprovincialis* Ламарк заменил коренной *Perna perna* L. на южном побережье Южной Африки? *J Exp Mar Biol Ecol* 338:140-151
- Braby CE, Somero GN (2006) Ecological gradients and relative abundance of the native (*Mytilus trossulus*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) голубых мидий в гибридной зоне Калифорнии. *Mar Biol* 148:1249-1262
- Branch GM, Steffani CN (2004) Можем ли мы предсказать влияние чужеродных видов? История вторжения в Южный Африка с помощью *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *J Exp Mar Biol Ecol* 300:189-215
- Brown BJ, Mitchell RJ, Graham SA (2002) Конкуренция за опыление между инвазивным видом (purple loosestrife) и местным сородичем. *Экология* 83:2328-2336
- Byrnes JE (2008) Patterns and consequences of changing biodiversity in coastal marine food webs. Докторская диссертация, Калифорнийский университет в Дэвисе
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Инвазивные растения против их новых и старых соседей: механизм для экзотических инвазий. *Science* 290:521-523
- Carlton JT (1996) Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biol Conserv* 78:97-106
- Castilla JC, Guíñez R, Caro AU, Ortiz V (2004) Вторжение туниката *Pyura praeputialis* на каменистый литоральный берег в

- залив Антофагаста, Чили. Proc Natl Acad Sci USA 101:8517-8524
- Coe WR, Fox DL (1942) Биология калифорнийской морской мидии (*Mytilus californianus*). I. Влияние температуры, пищи, питания, пола и возраста на скорость роста. J Exp Zool 90:1-30
- Connell JH (1961) Эффекты конкуренции и хищничества со стороны *Thais lapillus*, и другие факторы воздействия на природные популяции у белошекой казарки *Balanus balanoides*. Ecol Monogr 31:61-104
- Connell JH (1983) О распространенности и относительной важности межвидовой конкуренции: данные полевых экспериментов. Am Nat 122:661-696
- Connolly SR, Menge BA, Roughgarden J (2001) Широтный градиент в наборе литоральных беспозвоночных в северо-восточной части Тихого океана. Экология 82:1799-1813
- Cousens R, O'Neill M (1993) Зависимость плотности в экспериментах с сериями замен. Oikos 66:347-352
- D'Antonio CM (1993) Механизмы, контролирующие инвазию прибрежных растительных сообществ чужеродным суккулентом *Carpobrotus edulis*. Экология 74:83-95
- Davis MA (2003) Биотическая глобализация: угрожает ли конкуренция со стороны интродуцированных видов биоразнообразию? Bioscience 53: 481-489
- Duyck PF, David P, Junod G, Brunel C, Dupont R, Quilici S (2006) Важность механизмов конкуренции в успешном... сивные вторжения полифагов-тефритид на Реюньоне. Экология 87:1770-1780
- Элтон К. С. (1958) Экология вторжений животных и растений. Метуэн, Лондон
- Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций (2007) Информационная программа по культивируемым водным видам: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). www.fao.org/fishery/culturedspecies/Mytilus_galloprovincialis/en
- Frechette M, Despland E (1999) Нарушение разрыва раковины и истощение запасов пищи как механизмы асимметричной конкуренции у мидий. Ecoscience 6:1-11
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF и другие (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in инвазии видов. Экология 88:3-17
- Geller JB (1999) Упадок местной мидии маскируется вторжением видов-братьев. Conserv Biol 13:661-664
- Griffiths CL, Hockey PAR, Van Erkom Schurink C, Roux PJJ (1992) Морские инвазивные пришельцы на берегах Южной Африки: последствия для структуры сообщества и трофических функций. S Afr J Mar Sci 12:713-722
- Grosholz E (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. Trends Ecol Evol 17:22-27
- Hanekom N (2008) Вторжение местных видов *Perna perna* мидий на южном побережье Южной Африки пришельцем мидии *Mytilus galloprovincialis* и ее влияние на соответствующую фауну. Биол. инвазии 10:233-244
- Harger JRE (1968) Роль поведенческих признаков во влиянии на распределение двух видов морских мидий, *Mytilus edulis* и *Mytilus californianus*. Велигер 11:45-49
- Harris JM, Branch GM, Elliott BL, Currie B and others (1998) Spatial and temporal variability in recruitment of inter- tidal mussels around the coast of southern Africa. S Afr J Zool 33:1-11
- Hilbish TJ, Bayne BL, Day A (1994) Генетика физиологической дифференциации у морских мидий рода *Mytilus*. Эволюция 48:267-286
- Hollebone AL, Hay ME (2007) Propagule pressure of an inva- sive crab overwhelming native biotic resistance. Mar Ecol Prog Ser 342:191-196
- Hunt HL, Scheibling RE (2002) Движение и волновое разрушение мидий на скалистом берегу, подверженном воздействию волн. Велигер 45:273-277

- Johnson SB, Geller JB (2006) Расселение личинок может объяснить распределение взрослых особей *Mytilus californianus* Conrad, но не *M. galloprovincialis* Lamarck или *M. trossulus* Gould в Moss Landing, центральная Калифорния: доказательства генетической идентификации икры. J Exp Mar Biol Ecol 328: 136-145
- Jolliffe PA (2000) The replacement series. J Ecol 88:371-385
- Kimmerer WJ (2006) Реакция анчоусов сглаживает влияние инвазивного двустворчатого моллюска *Corbula amurensis* на Сан Пишвею сеть эстуария Франциско. Mar Ecol Prog Ser 324: 207-218
- Lambrinos JG (2002) Переменный инвазивный успех видов *Corbula* в сложном ландшафте. Экология 83: 518-529
- Levine JM (2000) Видовое разнообразие и биологические инвазии: связь локального процесса с моделью сообщества. Science 288: 852-854
- Levine JM, D'Antonio CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos 87:15-26
- Martel AL, Auffrey LM, Robles CD, Honda BM (2000) Идентификация стадий оседания и ранних постларвальных стадий мидий (*Mytilus* spp.) с тихоокеанского побережья Северной Америки, используя морфологию продиссоконха и геномную ДНК. Mar Biol 137:811-818
- McDonald JH, Seed R, Koehn RK (1991) Аллозимы и морфометрические характеристики трех видов *Mytilus* в Северном и Южном полушариях. Mar Biol 111: 323-333
- Moore JL, Mouquet N, Lawton JH, Loreau M (2001) Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated растительных сообществ. Oikos 94:303-314
- Morrison LW (2000) Механизмы межвидовой конкуренции между инвазивными и двумя местными огненными муравьями. Oikos 90:238-252
- Naem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S (2000) Разнообразие растений повышает устойчивость к инвазии в отсутствие ковариационных внешних факторов. Oikos 91: 97-108
- Noonburg EG, Shuter BJ, Abrams PA (2003) Косвенное воздействие мидий зебры (*Dreissena polymorpha*) на планктонные организмы. пищевая сеть. Can J Fish Aquat Sci 60:1353-1368
- Rawson PD, Agrawal V, Hilbish TJ (1999) Гибридизация между голубыми мидиями *Mytilus galloprovincialis* и *M. trossulus* вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки: доказательства ограниченной интрогрессии. Mar Biol 134:201-211
- Rius M, McQuaid CD (2006) Действие волн и конкурентное взаимодействие между инвазивной мидией *Mytilus galloprovincialis* и местной *Perna perna* в Южной Африке. Mar Biol 150:69-78
- Sanjuan A, Zapata C, Alvarez G (1997) Генетическая дифференциация *Mytilus galloprovincialis* Lmk. по всему миру. Офелия 47:13-31
- Sarver SK, Foltz DW (1993) Генетическая структура популяции видового комплекса голубых мидий (*Mytilus* spp.). Mar Biol 117:105-112
- Shinen JL, Morgan SG, Chan AL (2009) Соппротивление инвазии на скалистых берегах: прямое и косвенное воздействие трех местных хищников на экзотический и местный виды жертв. Mar Ecol Prog Ser 378:47-54
- Stachowicz JJ, Fried H, Osman RW, Whitlatch RB (2002) Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. Экология 83: 2575-2590
- Steffani CN, Branch GM (2005) Механизмы и последствия конкуренции между чужеродными мидиями, *Mytilus galloprovincialis* и местный лимпет *Scutellastra argenvillei*. J Exp Mar Biol Ecol 317:127-142
- Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA and others (1999) Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. Ecol Monogr 69:25-46
- Suchanek TH, Geller JB, Kreiser BR, Mitton JB (1997) Zoo-geographic distributions of the sibling species *Mytilus galloprovincialis* и *M. trossulus* (Bivalvia: Mytilidae) и их гибриды в северной части Тихого океана. Biol Bull 193:187-194
- Thebaud C, Finzi AC, Affre L, Debussche M, Escarre J (1996) Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade old fields. Экология 77: 791-804
- Underwood AJ (1986) Анализ конкуренции с помощью полевых экспериментов. In: Kikkawa J, Anderson DJ (eds) Community ecology: pattern and process. Blackwell, Melbourne, p 240-268
- Van Erkom Schurink C, Griffiths CL (1990) Морские мидии южной Африки: особенности их распределения, постоянные запасы, эксплуатация и культура. J Shellfish Res 9:75-85
- Velasco LA, Navarro JM (2005) Физиология питания двух двустворчатых моллюсков в лабораторных и полевых условиях в ответ на переменные концентрации пищи. Mar Ecol Prog Ser 291: 115-124
- Wonham MJ (2004) Мини-обзор: распространение средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae) и гибридов в северо-восточной части Тихого океана. J Shellfish Res 23:535-543
- Xavier BM, Branch GM, Wieters E (2007) Обилие, рост и привлечение *Mytilus galloprovincialis* на западе страны. побережье Южной Африки в связи с апвеллингом. Mar Ecol Prog Ser 346:189-201
- Zar JH (1974) Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs
- Zardi GI, Nicastrò KR, McQuaid CD, Erlandsson J (2008) Sand and wave induced mortality in invasive (*Mytilus galloprovincialis*) и местных (*Perna perna*) мидий. Mar Biol 153:853-858