
БИОЛОГИЯ ОБРАСТАНИЯ

Взаимное влияние нескольких организмов-загрязнителей Белого моря (*Mytilus edulis*, *Styela rustica* и *Hiatella arctica*) на скорость их роста и выживаемость

В. В. Халаман и А.Ю. Комендантов

Беломорская морская биологическая станция, Зоологический институт, Российская академия наук, Санкт-Петербург, 199034 Россия e-mail: wsbs@zin.ru

Получено 30 ноября 2006 г.

Аннотация **В** полевых экспериментах изучалось взаимное влияние нескольких видов обрастателей (двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica* и одиночной асцидии *Styela rustica*) на скорость их роста и смертность. Взаимодействие между *S. rustica* и *H. arctica* оказалось наименее антагонистичным. Напротив, мидия оказалась наиболее "агрессивным" видом по отношению к обоим конкурентам. Было замечено, что асцидии погибали, поскольку были интенсивно оплетены и заклеены нитями байсуса мидий. Однако в некоторых случаях внутривидовая конкуренция была сильнее межвидовой.

Ключевые слова: сообщества обрастания, *Mytilus edulis*, *Styela rustica*, *Hiatella arctica*, рост, конкуренция, Белое море.

DOI: 10.1134/S1063074007030017

Сукцессия сообществ обрастания в Белом море к настоящему времени достаточно хорошо изучена [7, 8, 10, 12, 13, 26 и др.] Однако, несмотря на большой интерес ученых к взаимоотношениям организмов в таких сообществах [3, 9, 19, 22, 29 и др.], беломорское обрастание все еще остается за рамками этого интереса. С другой стороны, знания о взаимодействиях между различными видами необходимы для понимания механизмов формирования и функционирования таких сообществ, а также закономерностей обмена одних видов с другими. Основу населения сообществ обрастания в Белом море в большинстве случаев составляют двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) и *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767), а также одиночная асцидия *Styela rustica* (Linnaeus, 1767). В связи с этим целью нашего проекта было оценить в ходе полевых экспериментов взаимное влияние *M. edulis*, *H. arctica* и *S. rustica* на их выживаемость и темпы роста.

7 см из тонкого перфорированного пластика (диаметр отверстий - 3 мм). В каждый из контрольных садков помещали животных только одного вида - *M. edulis*, *H. arctica* или *S. rustica*. В каждую экспериментальную клетку помещали животных двух видов

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные для наших экспериментов были собраны с искусственных субстратов в бухте Круглая (залив Губа Чупа, Кандалакшский залив, Белое море), расположенной недалеко от Морской биологической станции Зоологического института РАН. Отобранных животных помещали в цилиндрические садки диаметром 20 см и высотой

тестируемых видов, так что биомасса одного вида в два раза превышала биомассу другого, как показано ниже: *M. edulis* > *H. arctica*; *M. edulis* > *S. rustica*, и

H. arctica > *S. rustica* или *M. edulis* < *H. arctica*; *M. edulis* < *S. rustica*, и *H. arctica* < *S. rustica*. Все контрольные и экспериментальные садки были установлены в наборах по три устройства в каждом, т.е. общее количество садок равнялось 27.

Общая биомасса животных, помещенных в каждую из клеток, составила около 300 г; биомасса видов, размещенных в меньшей массе, и доминирующих видов - около 100 и около 200 г соответственно; в контроле биомасса одного испытуемого вида составила около 300 г. Такая большая плотность размещения была обусловлена нашим намерением, чтобы животные не избегали прямых контактов друг с другом. Перед началом

экспериментов 30 экземпляров каждого вида были пронумерованы и измерены (экземпляры *S. rustica* также были взвешены).

H. arctica и *S. rustica* были помечены пчелиными метками; их приклеивали к животным с помощью цианоакрилового клея. Раковины мидий нумеровали и метили с помощью препаровальной иглы. У *M. edulis* регистрировали только длину раковины (L, мм); у *H. arctica* измеряли длину раковины (L, мм), высоту (H, мм) и глубину (D, мм). Раковина *H. arctica* часто имеет неправильную форму и, в зависимости от конкретных условий среды, может непропорционально увеличиваться в длину, высоту или глубину. Чтобы зарегистрировать изменения формы раковины этого моллюска и оценить прирост во всех трех измерениях, мы рассчитали комбинированный линейный параметр следующим образом:

Таблица 1. Смертность *Hiatella arctica* (%) в разных вариантах

Вариант эксперимента	Управление 9.7 ± 0.55			
H > M 14.8 ± 0.21	$t = 2.9$ $p = 0.004$	H > M		
H < M 15.9 ± 2.57	$t = 2.74$ $p = 0.006$	$t = 0.35$ $p = 0.73^*$	H < M	
H > S 6.9 ± 0.39	$t = 1.79$ $p = 0.07^*$	$t = 4.25$ $p < 0.001$	$t = 3.92$ $p < 0.001$	H > S
H < S 6.4 ± 1.95	$t = 1.8$ $p = 0.07^*$	$t = 3.98$ $p < 0.001$	$t = 3.78$ $p < 0.001$	$t = 0.13$ $p = 0.89^*$

Примечание: Здесь и в табл. 2-5: t - эмпирическое значение теста Стьюдента; p - уровень значимости; * - различия несущественны. M, *Mytilus edulis*, H, *Hiatella arctica*, S, *Styela rustica*.

$$L_{comb} = \sqrt[3]{LHD}.$$

У *S. rustica* мы измеряли высоту (H , мм) и диаметр (D , мм) тела, которое находилось в максимальной сокращенное состояние. Пропорции тела асцидий этого вида чрезвычайно изменчивы, поэтому мы

использовали кубический корень из объема тела в качестве характеристики линейного размера:

$$L_{comb} = \sqrt[3]{H\pi(D/2)^2}.$$

Образцы одного вида, предназначенные для измерений, были выбраны примерно одинакового размера. Средняя длина раковины мидий, использованных в экспериментах, равна $32,9 \pm 0,11$ мм (от 30 до 36 мм). Для *H. arctica* $L_{comb} = 8,02 \pm 0,038$ мм (от 6 до 10 мм). Размер *S. rustica* варьировал в широких пределах из-за технических трудностей при отборе экземпляров одинакового размера; $L_{comb} = 13,7 \pm 0,15$ мм (от 7 до 20 мм).

Предварительная акклиматизация животных перед началом экспериментов не проводилась, так как в вольерах они содержались в тех же условиях и в той же точке, в которой жили ранее. При лабораторной подготовке животных до начала экспериментов их содержали в аквариумах при температуре 10°C и интенсивной аэрации, воду меняли каждый день. Особи, состояние которых казалось неадекватным, отбраковывались и не использовались в экспериментах.

Садки были установлены 3 июля 2003 г. в бухте Круглая, в толще воды на глубине 2,5 м, так, чтобы они не имели контакта с донным субстратом. В начале августа 2003 г. мы провели контрольный осмотр садков и обнаружили, что все асцидии, содержащиеся вместе с мидиями, погибли. 18 августа 2003 г. мы удалили погибших животных и поместили в те же садки соответствующее количество живых асцидий;

измеряли и оценивали смертность среди животных.

Для оценки скорости роста исследованных видов мы использовали относительный прирост линейных размеров тела следующим образом:

$$\Delta L = (L_f - L_i) / L_i,$$

новые животные были приклеены на дно садка с помощью цианакрилатного клея. 25-27 июня 2004 г. все садки были извлечены из воды, меченые животные

где L_i и L_f - начальный и конечный размер тела
БЕЛОГО МОРЕЯ
соответственно.

Результаты экспериментов обрабатывали методами линейной статистики. Сравнение долей проводили с помощью ϕ -преобразования Фишера. Средние стандартные ошибки представлены в таблицах и в тексте как показатель вариации оцениваемых характеристик.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hiatella arctica. В садках, где этот моллюск содержался вместе с *Styela rustica*, его смертность (6,4-6,9%) была меньше, но существенно не отличалась от контрольной (9,7%) (табл. 1). При совместном содержании *H. arctica* с *Mytilus edulis* смертность была значительно выше (14,8-15,9%), хотя и не имела существенных различий для разных вариантов эксперимента (табл. 1).

Относительный прирост *H. arctica* в садках, где они содержались в большем количестве по сравнению с мидиями, существенно не отличался от контроля; однако в садках, где масса мидий была больше, чем *H. arctica*, прирост последней был существенно меньше (табл. 2). С другой стороны, моллюски, содержащиеся вместе с асцидиями, росли лучше, чем в контроле, независимо от относительной биомассы этих видов в садках (табл. 2).

Styela rustica. Содержание асцидий вместе с мидиями привело к гибели всех подопытных особей *S. rustica* в течение первого месяца после начала эксперимента. В других садках большинство асцидий оставались живыми в это время. В садках

Таблица 2. Оверность *Mytilus edulis* (H_{over}) в зависимости от соотношения к исходному размеру) в разных вариантах эксперимента

Вариант эксперимента	Управление 0.18 ± 0.015			
H > M 0.21 ± 0.015	$t = 1.26$ $p = 0.21^*$	H > M		
H < M 0.13 ± 0.014	$t = 2.83$ $p = 0.005$	$t = 4.17$ $p < 0.001$	H < M	
H > S 0.24 ± 0.014	$t = 2.91$ $p = 0.004$	$t = 1.63$ $p = 0.10^*$	$t = 5.98$ $p < 0.001$	H > S
H < S 0.25 ± 0.014	$t = 3.24$ $p = 0.001$	$t = 1.99$ $p = 0.048$	$t = 6.29$ $p < 0.001$	$t = 0.38$ $p = 0.70^*$

Примечание: Здесь и в табл. 2-5: t - эмпирическое значение теста Стьюдента; p - уровень значимости; * - различия несущественны. M, *Mytilus edulis*, H, *Hiatella arctica*, S, *Styela rustica*.

Таблица 3. Смертность *Styela rustica* (%) в разных вариантах эксперимента

Вариант эксперимента	Контроль 73 ± 23			
S > M 100	$t = 6.19$ $p < 0.001$	S > M		
S < M 100	$t = 6.19$ $p < 0.001$	$t = 0$ $p = 1^*$	S < M	
S > H 10 ± 6.7	$t = 9.27$ $p < 0.001$	$t = 15.63$ $p < 0.001$	$t = 15.63$ $p < 0.001$	S > H
S < H 17 ± 5.6	$t = 7.77$ $p < 0.001$	$t = 14.14$ $p < 0.001$	$t = 14.14$ $p < 0.001$	$t = 1.30$ $p = 0.19^*$

Примечание: Здесь и в табл. 2-5: t - эмпирическое значение теста Стьюдента; p - уровень значимости; * - различия несущественны. M, *Mytilus edulis*, H, *Hiatella arctica*, S, *Styela rustica*.

С мидиями асцидии были интенсивно оплетены нитями биссуса моллюсков, вплоть до образования в некоторых случаях своеобразного "чехла"; сифоны асцидий были покрыты бляшками биссуса. Многие асцидии, по-видимому, были зажаты по всему телу мидий нитями биссуса. Все это, скорее всего, способствовало гибели асцидий, поскольку в таких условиях они не могли нормально дышать и питаться. Важно отметить, что в отношении *H. arctica* такой реакции со стороны мидий зарегистрировано не было. Было сделано предположение, что наблюдаемые эффекты в основном связаны с тем, что асцидии не были прикреплены к субстрату (они практически не были способны к повторному прикреплению). Поэтому асцидии, помещенные в клетки взамен погибших животных, были наклеены на дно клеток. Однако и в этом случае все животные погибали, будучи сильно оплетенными нитями моллюсков. Мы не смогли

определить точный промежуток времени, когда погибло большинство животных в этом варианте эксперимента, однако это произошло не позднее октября 2003 года.

Высокая смертность *S. rustica* (73%) наблюдалась и в контрольных садках. В последнем случае и линейный прирост роста, и прирост массы тела выживших особей оказались отрицательными ($-0,09 \pm 0,011$ и $-0,21 \pm 0,028$ соответственно). В садках с *H. arc-tica* смертность асцидий была значительно меньше, чем в контроле, и существенно не различалась в следующих вариантах эксперимента: *S. rustica* > *H. arctica* и *S. rustica* < *H. arctica* (табл. 3). Приращения роста асцидий имели положительные значения и также существенно не различались в разных вариантах опытов с *H. arctica* ($t = 1,92$; $p = 0,06$ для линейного прироста роста и $t = 1,64$; $p = 0,10$ для прироста массы). Однако была заметна тенденция к меньшим значениям как линейного прироста ($0,04 \pm 0,012$ и $0,01 \pm 0,011$ соответственно), так и весового прироста ($0,16 \pm 0,042$ и $0,07 \pm 0,037$ соответственно) в том варианте эксперимента, где биомасса асцидий была меньше биомассы моллюсков.

Mytilus edulis. Смертность мидий практически во всех вариантах экспериментов существенно не различалась

Таблица 4. Смертность *Mytilus edulis* (%) в разных вариантах эксперимента

Вариант эксперимента	Контроль 7 ± 1,3			
M > H 2.8 ± 1.11	$t = 1.74$ $p = 0.08^*$	M > H		
M < H 3 ± 2	$t = 1.04$ $p = 0.30^*$	$t = 0.14$ $p = 0.89^*$	M < H	
M > S 1.79 ± 0.04	$t = 2.33$ $p = 0.02$	$t = 0.27$ $p = 0.79^*$	$t = 0.35$ $p = 0.73^*$	M > S
M < S 7.8 ± 2.22	$t = 0.005$ $p = 0.99^*$	$t = 1.48$ $p = 0.14^*$	$t = 0.99$ $p = 0.32^*$	$t = 1.95$ $p = 0.052^*$

Примечание: Здесь и в табл. 2-5: t - эмпирическое значение теста Стьюдента; p - уровень значимости; * - различия несущественны. M, *Mytilus edulis*, H, *Hiatella arctica*, S, *Styela rustica*.

Таблица 5. Относительные приросты роста *Mytilus edulis* (в соотношении к исходному размеру) в разных вариантах эксперимента

Вариант эксперимента	Управление 0.11 ± 0.0051			
M > H 0.163 ± 0.0059	$t = 6.76$ $p < 0.001$	M > H		
M < H 0.185 ± 0.0072	$t = 8.53$ $p < 0.001$	$t = 2.43$ $p < 0.016$	M < H	
M > S 0.166 ± 0.0067	$t = 6.66$ $p < 0.001$	$t = 0.38$ $p = 0.70^*$	$t = 1.95$ $p = 0.053^*$	M > S
M < S 0.28 ± 0.011	$t = 14.74$ $p < 0.001$	$t = 9.99$ $p < 0.001$	$t = 7.69$ $p < 0.001$	$t = 9.39$ $p < 0.001$

Примечание: Здесь и в табл. 2-5: t - эмпирическое значение теста Стьюдента; p - уровень значимости; * - различия несущественны. M, *Mytilus edulis*, H, *Hiatella arctica*, S, *Styela rustica*.

по сравнению с их смертностью в контроле. Однако в садках, где количество мидий превышало количество асцидий, смертность среди моллюсков была значительно меньше, чем в контроле (табл. 4). Относительный прирост мидий значительно увеличивался в следующем ряду: контроль - M. *edulis* > H. *arctica*-M. *edulis* < H. *arctica* (табл. 5).

Поскольку *S. rustica* очень быстро погибала в садках с мидиями, на протяжении всего эксперимента последние в основном жили без конкурентов. Эти садки отличались от контрольных только меньшей плотностью популяции мидий. В садках, где биомасса мидий превышала биомассу асцидий, ре- ативный прирост роста моллюсков был таким же, как и в садках, где биомасса мидий превышала биомассу H. *arctica*. С другой стороны, прирост мидий в садках, где их биомасса была меньше биомассы

асцидий, значительно превышал соответствующий прирост как в контроле, так и во всех остальных вариантах экспериментов (табл. 5).

Изучение конкурентных отношений между сидячими организмами - одно из интенсивно развивающихся направлений исследований в морской экологии. С точки зрения методологии наиболее простыми и, соответственно, популярными являются исследования, проводимые на колониальных организмах [23, 25, 29 и др.] В качестве объектов для таких исследований используются и одиночные животные. В последнем случае в качестве показателей успешности конкуренции используются соматическая скорость роста и смертность. Было предпринято множество попыток оценить конкуренцию за пищевые ресурсы [15, 17, 20, 21 и др.] Все эти проекты преследовали одну и ту же цель - выяснить место и роль вида в сообществе [24].

Ряд фактов, таких как интенсивное оплетение особей *Styela rustica* нитями биссуса *Mytilus edulis* и последующая гибель первых (настоящее исследование); усиленное производство биссуса у мидий в присутствии метаболитов *S. rustica* в воде [5]; а также результаты наблюдений за поведением мидий в аквариумах с *S. rustica* и *Hiatella arctica*

[Khalaman and Lesin, unpubl.] позволили нам предположить, что существует активная защитная реакция мидий на присутствие асцидий. В такой ситуации поведение мидий сходно с их реакцией на хищных улиток, когда мидии пытались обездвижить последних с помощью нитей биссуса [18, 28, 30]. Не исключено, что такое использование биссуса является неспецифической реакцией мидий на стресс и может быть направлено как против хищника, так и против конкурента. Однако в обрастаниях, развивающихся на вертикально расположенных поверхностях, такой способ борьбы, скорее всего, неэффективен по определенным чисто механическим причинам. Если это не так, то существование сообществ обрастания *S. rustica* в верхнем 3-5-метровом слое воды Белого моря должно быть невозможно. Кроме того, остается неизвестным, как молодь *S. rustica* выживает в обрастающих сообществах, будучи покрытой мидийной оболочкой, что является довольно распространенным явлением.

Реакция мидий на присутствие видов, не представляющих прямой угрозы для жизни, но являющихся их спатальными или трофическими конкурентами, заслуживает особого внимания и дальнейшей экспериментальной проверки. Оплетение нитями биссуса может проявляться не как неспецифическая реакция, направленная на устранение конкурента, а скорее как побочный эффект неудачной попытки избежать нежелательного соседства. В замкнутом пространстве моллюски в течение длительного времени не могут найти подходящее место для прикрепления, они постоянно перемещаются, оставляя за собой множество нитей биссуса, которые оплетают асцидии. В любом случае, обсуждаемое явление хорошо вписывается в общую картину антагонистических отношений, которые наблюдаются между *M. edulis* и *S. rustica* в сообществах обрастания [12, 13].

В предварительных экспериментах, проведенных ранее [1], мы уже изучали взаимное влияние *H. arctica* и *M. edulis*, а также *H. arctica* и *S. rustica* на скорость их роста. В этом случае мы использовали аналогичную схему экспериментов, однако общая биомасса животных в садках была в два раза меньше, чем сейчас. Информация, полученная в ходе настоящего исследования, подтвердила результаты предварительных исследований.

Сравнение инкрементальных значений для животных в контрольных и опытных клетках показало, что у исследуемых видов внутривидовая конкуренция часто оказывается более значимой, чем межвидовая. Такое явление отнюдь не редкость и, судя по литературным данным, часто выявляется в ходе эколого-клинических исследований [16]. В нашем случае относительный прирост мидий увеличивался по мере снижения

биомассы этих животных в садках, начиная с контрольных (300 г) и заканчивая садками, где биомасса мидий была меньше, чем у *H. arctica* (100 г). Однако это не означает, что *H. arctica* не оказывает негативного воздействия на мидий. Доказательством последней версии служит разница между относительными приростами мидий в садках с одинаковой биомассой, но либо с присутствием *H. arctica*, либо с отсутствием конкурентов (садки с *S. rustica*, где асцидии погибли) (табл. 5).

Аналогичные результаты были получены и для *H. arctica* в экспериментах с *S. rustica*. Несмотря на отсутствие конкурентов, снижение (по сравнению с контрольными значениями) биомассы и плотности моллюсков привело к увеличению их относительного прироста. С другой стороны, отсутствие значимых различий между садками, где биомасса *H. arctica* превышала биомассу *S. rustica*, и садками, где биомасса моллюсков была меньше биомассы асцидий, позволило предположить, что *S. rustica* оказывает более сильное негативное воздействие на *H. arctica*, чем *H. arctica* на мидий. Снижение биомассы и плотности популяции оказалось важным фактором и для *S. rustica*, как и в случае с двумя другими видами. В садках с *H. arctica* смертность асцидий была значительно меньше, а величина прироста - значительно больше, чем в контроле. Последний факт, очевидно, не был связан с наличием лучших условий для повторного прикрепления *S. rustica*, когда она содержалась в садках вместе с *H. arctica*. *S. rustica* практически не способна к повторному прикреплению, и к концу экспериментов мы не нашли ни одной прикрепленной особи этого вида.

Единственный случай в наших экспериментах (за исключением гибели асцидий в садках с мидиями), когда внутривидовая конкуренция оказалась менее значимой, чем межвидовая, - это негативное влияние мидий на рост и выживание *H. arctica*. Несомненно, мидия является более сильным конкурентом, чем *H. arctica*.

Результаты экспериментов позволили нам предположить, что среди трех исследованных видов наименее интенсивная конкуренция наблюдается между одиночной асцидией *S. rustica* и двустворчатым моллюском *H. arctica*. С другой стороны, *M. edulis* является наиболее "агрессивным" видом по отношению к обоим конкурентам. В опытах с *S. rustica* мидии демонстрировали поведенческую реакцию, которая, по-видимому, направлена на нейротрализацию конкурента или, по крайней мере, приносит ему пользу. *H. arctica*, по всей вероятности, проигрывает мидии конкуренцию за пищевые ресурсы [4]. Этот факт согласуется с представлением о *M. edulis* как о чрезвычайно конкурентноспособном виде [14, 27].

В заключение следует отметить, что в полевых экспериментах, когда гидробионты содержатся в ограниченном пространстве, формальное равенство биомассы и/или плотности популяций разных видов не означает, что условия одинаково благоприятны для всех тестируемых животных. Например, мидии, которые обычно встречаются в плотных популяциях, оказываются наиболее приспособленными к содержанию в условиях с высокой плотностью населения; для асцидий

такие условия, очевидно, не подходят. Плотность популяции мидий в бентосе и сообществах обрастания на порядок выше, чем у *S. rustica* [2, 6, 11, 13]. Биомасса *S. rustica* в этих сообществах также меньше. Для каждого вида существует свой оптимальный уровень, что значительно усложняет как постановку эксперимента, так и интерпретацию результатов. Любые попытки

Игнорирование этого фактора приводит к негативным последствиям. В нашем случае к таким последствиям относится чрезвычайно высокая смертность *S. rus-tica* в контроле.

аквакультурных заводов в Белом море, *Биол. Моря*, 2001, vol. 27, no. 4, pp. 268-278.

12. Халаман В.В., Сукцессия сообществ обрастания искусственных субстратов мидийных заводов в Белом море, *Биол. моря*, 2001, т. 27, № 6, с. 999-999. *Моря*, 2001, т. 27, № 6, с. 399-406.

БЛАГОДАРНОСТИ

Проект частично поддержан Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 03-04-4979 и 06-04-48789).

ССЫЛКИ

1. Агатъева Н.А., Халаман В.В., Об экологии *Hiatella arctica* L. (Bivalvia) в сообществах обрастателей, *Материалы VI научного семинара "Дерюгинские чтения К.М."*, 2004, Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУ, с. 19-27.
2. Голиков А.Н., Скарлато О.А., Гальцова В.В., Меншуткина Т.В., Экосистемы залива Губа Чупа Белого моря и их сезонная динамика. *Изд. Фауны Морей*, 1985, т. 31 (39), с. 5-83.
3. Гринцов В.А., Влияние циррипеда рода *Balanus* на характер распределения *митилуса*, *митилистера* и красной водоросли *керамиды* в сообществах обрастателей, *Гидробиол. Zhurn.*, 1998, vol. 34, no. 3, pp. 50-56.
4. Лезин П.А., Халаман В.В., Вододвигательная активность некоторых *животных-гадов* Белого моря, *Проблемы изучения, рационального использования и сохранения ресурсов Белого моря*, Материалы IX Межд. науч. конф. 11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, 2005, pp. 192-195.
5. Лезин П.А., Халаман В.В., Скорость образования пузыря у беломорской мидии *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) в присутствии метаболитов некоторых гидробионтов, *Биол. журн. Моря*, 2007, т. 33, № 1, с. 62-64.
6. Максимович Н.В., Морозова М.В., Структурные особенности обрастающих сообществ субстратов промысловой мидийной марикультуры (Белое море), Сборник докладов Биологического научного института Санкт-Петербургского государственного университета; *Обсуждение опыта промысловой мидийной аквакультуры в Белом море*, Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУ, 2000, вып. 46, с. 124-143.
7. Ошурков В.В., Динамика структуры некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря, *Экология обрастания в Белом море*, Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1985, с. 44-59.
8. Перцов Н.А., Об исследованиях обрастания в Белом море, *Труды ББС МГУ*, 1974, т. 4, с. 80-86.
9. Таможняя В.А., Сезонные ритмы и взаимодействие гидробионтов в сообществе загрязнителей, *Экология моря*, 1986, вып. 22, pp. 63-69.
10. Халаман В.В., Изучение сукцессии обрастания в Белом море с использованием информационного индекса видового разнообразия, *Тр. ЗИН АН СССР*, 1989, т. 203, с. 34-45.
11. Халаман В.В., Сообщества обрастания мидийных

БЕЛОГО МОРЯ

13. Халаман В.В., Многолетние флуктуации сообществ обрастания Белого моря, *Биол. Моря*, 2005, т. 31, № 6, с. 406-413.
14. Bourget, E., Ardisson, P.-L., Lapointe, L., and Daigle, G., Environmental Factors as Predictors of Epibenthic Assemblage Biomass in St. Lawrence System, *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2003, vol. 57, pp. 641-652.
15. Claereboudt, M.R., Bureau, D., Côte, J., and Himmelman, J.H., Развитие обрастания и его влияние на рост ювенильных гигантских гребешков (*Placopecten magellanicus*) в суспензионной культуре, *Аквакультура*, 1994, том 121, стр. 327-342.
16. Connell, J.H., On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments, *The Amer. Nat.*, 1983, vol. 122, no. 5, pp. 661-696.
17. Dalby, J.E. and Young, C.M., Variable Effects of Ascidian Competitors on Oysters in a Florida Epifaunal Community, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1993, vol. 167, pp. 47-57.
18. Davenport, J., Moore, P.G., and LeComte, E., Observations on Defensive Interactions Between Predatory Dogwhelks *Nucella lapillus* (L.) and Mussels, *Mytilus edulis* L., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1996, vol. 206, pp. 133-147.
19. Дин, Т.А. и Херд, Л.Е., Развитие в эстуарном сообществе загрязнителей: The Influence of Early Colonists on Later Arrivals, *Oecologia*, 1980, vol. 46, pp. 295-301.
20. Harger, J.R., Competitive Co-Existence: Maintenance of Interacting Associations of the Sea Mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*, *Veliger*, 1972, vol. 14, no. 4, pp. 387-410.
21. Лессер, М.П., Шамвей, С.Е., Куччи, Т., и Смит, Дж., Влияние загрязняющих организмов на культуру мидий на веревке: Межвидовая конкуренция за пищу среди беспозвоночных, питающихся взвесью, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1992, vol. 165, pp. 91-102.
22. Mazouni, N., Gaertner, J.-C., and Deslous-Paoli, J.-M., Composition of Biofouling Communities on Suspended Oyster Cultures: An *in situ* Study of Their Interactions with the Water Column, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, vol. 214, pp. 93-102.
23. Майерс, доктор философии, Пространство в сравнении с другими ограничивающими ресурсами для колониальной туники *Botrylloides leachii* (Savigny) на загрязняющих пластинах, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1990, vol. 141, pp. 47-52.
24. Нандакумар, К. и Танака, М., Межвидовая конкуренция среди организмов, образующих налип: A Review, *Publ. Atakusa Mar. Biol. Lab.*, 1993, vol. 12, no. 1, pp. 13-35.
25. Nandakumar, K., Tanaka, M., and Kikuchi, T., Interspecific Competition Among Fouling Organisms in Tomioka Bay, Japan, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993, vol. 94, no. 1, pp. 43-50.
26. Ошурков В.В., Сукцессия и кульминация в некоторых сообществах обрастания, *Биообрастание*, 1992, т. 6, с. 1-12.
27. Пейн, Р.Т., Экологический детерминизм в конкуренции за пространство, *Экология*, 1984, т. 65, с. 1339-1348.
28. Petraitis, P.S., Иммобилизация хищного желудочного стручка *Nucella lapillus* его жертвой, *Mytilus edulis*, *Biol. Bull.*, 1987, vol. 172, pp. 307-314.
29. Russ, G.R., Overgrowth in Marine Epifaunal Community: Competitive Hierarchies and Competitive Networks, *Oecologia*, 1982, vol. 53, pp. 12-19.
30. Уэйн, Т.А., Реакция мидий на раковины улиток-ракоходцев: Защитное поведение у *Mytilus edulis*? *Велигер*, 1987, т. 30, № 2, с. 138-147.