

Асцидии против балянусов (детектив с продолжением)¹

**Яковис Е.Л., Артемьева А.В., Фокин М.В.,
Варфоломеева М.А., Шунатова Н.Н.**

*Кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ,
Университетская наб. 7/9, Санкт-Петербург, 199034*

Предмет исследования: бентосные сообщества "под микроскопом"

Прибрежные донные ландшафты в пространственном масштабе сотен метров и километров в основном сформированы абиотическими факторами, такими как освещенность, характер течений и состав грунта (например, Семенова, Никитина, 1990). Преобладание твердых субстратов приводит к доминированию прикрепленных организмов, а мягкие грунты изобилуют подвижной фауной. Скорость течений и режим перемешивания водной массы значительно влияют на состав населения в первом случае, увеличивая соотношение активных и пассивных фильтраторов при уменьшении скорости течений (Lesser, Witman, Sebens, 1994; Witman, Dayton, 2001). Илистые и песчаные грунты заселяются в соответствии содержанием детрита, в прибрежных районах часто имеющего сухопутное происхождение, и гранулометрическим составом (Lenihan, Michelli, 2001).

Однако если взглянуть на мозаику донного населения в масштабе единиц метров и сантиметров (сопоставимом с радиусами индивидуальной активности организмов), то разумно предположить, что здесь роль биотических взаимодействий в формировании структуры биоценотического покрова существенно выше (Zajac, Whitlatch, Thrush, 1998). Часто бывает так, что на илисто-песчаном грунте единственным (но весьма обильным) источником твердых субстратов, пригодных для поселения прикрепленных

¹ Настоящее исследование поддержано грантами РФФИ 02-04-50020-а, 05-04-48927-а, 05-04-63041-к, 06-04-63077-к, 07-04-10075-к, 06-04-58536-з, 06-04-58537-з и 07-04-08366-з.

организмов, оказываются другие живые существа (Hewitt и др., 2005). Мы намеревались выяснить, как функционирует одно из таких бентосных сообществ, где небольшие субстраты биогенной природы во множестве разбросаны по заиленному песчаному дну и располагаются друг по отношению к другу на расстоянии, сравнимом с их размерами. Нас интересовало, по каким причинам мы наблюдаем в разных микробиотопах в масштабе нескольких сантиметров представителей определенных видов в определенных пропорциях, и в какой степени можно прогнозировать результаты подобных наблюдений. Успехи наземной синэкологии, во многом предсказывающей микропространственную структуру сообществ благодаря знаниям о взаимодействиях организмов, их расселении и характеру потребления ресурсов (см., например, Watt, 1947; Работнов, 1992; Callaway, Walker 1997), вдохновляют подобные изыскания в области бентоса, где скрытно от глаз технически невооруженного наблюдателя протекают процессы, не всегда аналогичные сухопутным.

Предлагаемая работа подводит промежуточные итоги наших наблюдений и экспериментов, продолжающихся с 1998 года. Отдельные этапы этих исследований уже были нами подробно рассмотрены (Артемьева и др., 2004; Николаева и др., 2005; 2006; Яковис, 2002; Яковис, 2007; Nikolaeva и др., 2006; Yakovis и др., 2004; 2005; 2007; Yakovis и др., в печати), поэтому за детальным описанием методов мы отсылаем читателя к соответствующим своим сообщениям. Ниже мы постараемся обобщить полученные к настоящему моменту сведения о структуре и функционировании изучаемого сообщества.

Наблюдения: баянусы обитают на раковинах и камнях, а асцидии – на баянусах

«Перед нами знойная пустыня, но здесь встречаются ящерицы, насекомые...»

В июле 1999–2004 г.г. мы собирали в изучаемом районе²

² Участки акватории площадью ~10000 м² с центрами в точках с координатами N65°01,2" E35°39,7" и N65°00,7" E35°41,7" вблизи Соловецких островов (Онежский залив Белого моря), с глубинами 11–15 м и придонными июльскими температурами 5–10° С. Грунт представлен заиленным песком с ракушей и баянушей.

все видимые твердые субстраты на 21 учетной площадке по 1,00–1,44 м² каждая. Обнаружилось, что большинство (48%) из таких субстратов, которых приходится несколько десятков на квадратный метр дна, — это раковины погибших двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* средней длиной 55,6±0,9 мм со средним количеством колец остановки роста 12,4±0,3. На втором месте по частоте среди этих «первичных» субстратов были мелкие камни (17%), нередко встречались агрегации неподвижных организмов, лишенные «первичного» субстрата (22%, в основном представлены сростками асцидий, прикрепленными к обломкам баянусов) (Яковис, 2002; Yakovis и др., 2004; Yakovis и др., в печати). Большая часть субстратов занята разнообразной сессильной фауной и флорой (проективное покрытие составляет 43,7±2,48%), образуя комплексы-консорции, которые мы далее будем называть также «агрегациями». Линейные размеры агрегаций составили от 1 до 15 см. Среди макробентоса здесь лидируют по биомассе баянусы *Balanus crenatus* (14,32±1,29 г на субстрат, далее «баянусы»), одиночные асцидии *Styela rustica* (далее «асцидии»), *S. coriacea*, *Molgula retortiformis*, *Boltenia echinata* (всего 10,64±0,89 г) и красные водоросли *Phycodrys rubens*, *Ptilota plumosa*, *Rhodophyllis dichotoma*, *Odonthalia dentata* (всего 0,24±0,04 г) (Yakovis и др., в печати). Всего в комплексах отмечено 134 и 152 видов³ неподвижных и подвижных организмов, соответственно (включая перечисленных доминантов) (Yakovis и др., 2005; Yakovis и др., в печати). Среднее значение индекса видового разнообразия Шэннона (Shannon, Weaver, 1949) для отдельной агрегации составило 2,22±0,04 (вычислено по основанию e).

Каждый неподвижный организм прикреплен к какому-либо субстрату, причем многие эпилбионты выступают в роли субстрата друг для друга. Выделив наиболее распространенные сочетания эпилбионтов и субстратов, мы получим граф субстратных связей исследуемого сообщества (рис. 1). Большая часть встреченных экземпляров прикрепленных организмов приходится на обитателей

³ Каждый встреченный представитель макробентоса определялся до уровня вида, когда это было возможно, за исключением большинства губок и бокоплавов.

первичного субстрата (26%), баянусов (34%), асцидий (19%) и багрянок (11%), что свидетельствует о статусе эдификаторов для *Serripes* (как источника створок — первичных субстратов) и перечисленных доминирующих баянусов, асцидий и багрянок. Важно, что в агрегациях обычно присутствуют и домики погибших *Balanus crenatus*, потому что они тоже несут прикрепленную флору и фауну (всего 8% от числа всех встреченных экземпляров). Подвижное население в заиленных полостях агрегаций сильно отличается по составу и обилию от населения непосредственно окружающего их илисто-песчаного грунта и заметно зависит от обилия доминирующих неподвижных организмов (см. подробности в Yakovis и др., 2005; 2007). Окружающий заиленный грунт тоже заселен неоднородно: некоторые виды достоверно увеличивают свою плотность вблизи агрегаций, а некоторые, напротив, уменьшают (см. подробности в Yakovis и др., 2004).

Как можно заметить на графе топических связей (**рис. 1**), асцидии в основном обитают на домиках живых и погибших баянусов, а также друг на друге. Молодь⁴ асцидий приурочена в основном к домикам живых баянусов и взрослым асцидиям. Чем крупнее (и, вероятно, старше) асцидии, тем чаще они встречаются на домиках погибших баянусов. Самые крупные экземпляры обнаружены исключительно на домиках погибших баянусов и их обломках. На первичном субстрате асцидии практически не встречаются (**рис. 2**). Баянусы же абсолютно лидируют по занятой площади, численности и биомассе на первичном субстрате, все остальное неподвижное население обитает либо на их поверхности, либо в концентриках (Работнов, 1992) еще более высокого порядка.

Отношение числа пустых домиков к количеству погибших баянусов в агрегациях с доминированием асцидий оказывается достоверно выше, чем в агрегациях с доминированием баянусов, для большинства размерных и

⁴ Всех встреченных асцидий и баянусов индивидуально взвешивали с точностью до 1 мг после обсушивания на фильтровальной бумаге. Асцидий предварительно прокалывали и удаляли воду из атриальной полости.

возрастных (рис. 3) групп баянусов⁵ (Николаева и др., 2005; Яковис, 2002; Nikolaeva и др., 2006; Yakovis и др., в печати). Данное отношение позволяет косвенно оценить смертность (Spetich и др., 1999). Таким образом, при условии независимости срока сохранения домиков погибших баянусов от обилия асцидий, баянусы одного размера и возраста чаще гибнут в агрегациях с доминированием асцидий. Важно, что самые мелкие асцидии часто встречаются внутри апертуры живых баянусов, в том числе на их подвижных табличках; 10% живых баянусов в агрегациях с длиной апертуры больше 3 мм несут асцидий, прикрепленных внутри апертуры (Yakovis и др., в печати).

Гипотезы: баянусы конкурентно доминируют на первичном субстрате, а асцидии поселяются на них и угнетают

Мы объяснили изложенные выше результаты наблюдений следующим набором гипотез:

1. Молодь асцидий не встречается на первичном субстрате, потому что (1а) поверхность раковин *Serripes* сравнительно непривлекательна для их личинок в силу своей заиленности или гладкости, и/или (1б) выживаемость баянусов на первичном субстрате гораздо выше таковой здесь у асцидий, и/или (1в) последовательность ежегодных сроков оседания асцидий и баянусов такова, что к моменту оседания асцидий большая часть субстратов уже занята баянусами.

2. Асцидии, поселяясь на баянусах (2а) угнетают их, что приводит к гибели последних, или (2б) просто предпочитают селиться в тех агрегациях, где баянусы угнетены, по некоторым посторонним причинам.

3. Последовательность стадий, которую со временем проходит каждый субстрат, включает стадию чистой раковины или камня, стадию доминирования баянусов, затем появления на них асцидий, далее угнетения баянусов и доминирования асцидий.

⁵ Измеряли максимальную длину апертуры в качестве размерной и количество колец остановки роста в качестве возрастной характеристик баянусов и их пустых домиков.

Проверка гипотез. Результаты и перспективы

1. Микробиотопическое распределение молоди асцидий

В аквариумных экспериментах личинкам асцидий *Styela rustica* были предложены очищенные от асцидий агрегации баянусов на раковинах *Serripes groenlandicus*. Личинки практически в равной степени⁶ оседали на специально засыпанный примерно миллиметровым слоем ила первичный субстрат и на домики живых баянусов (Николаева и др., 2006; Varfolomeeva и др., 2007). Не выказали личинки и предпочтения чистых раковин заиленным. Такое их поведение противоречит нашей гипотезе 1а.

В полевых экспериментах мы изучаем формирование сообщества на исходно чистых раковинах *Serripes groenlandicus*, которые с 1998 г ежегодно устанавливаем и снимаем для исследования непосредственно в районе взятия проб. Субстраты добавляются и изымаются из эксперимента таким образом, чтобы узнать состав населения, соответствующий разным срокам экспозиции (к настоящему моменту от 2 месяцев до 8 лет) и, потенциально, разным стадиям сукцессии.

В исследуемом естественном биотопе раковины *Serripes* обычно лежат выпуклой стороной вверх, причем вогнутая сторона изолирована от потенциальных сессильных обитателей плотно прилегающим илисто-песчаным грунтом. В полевых экспериментах чистые раковины *Serripes* мы устанавливаем выпуклой стороной вверх на твердое основание в виде силикатного кирпича. Между нижней (вогнутой) поверхностью раковин и поверхностью кирпича образуется полость, которая за счет неплотного прилегания краев раковин к поверхности кирпича и через технологические отверстия ($\varnothing \sim 1,5$ мм) сообщается с внешней средой.

В первые месяцы экспозиции на верхней поверхности раковин появляется молодь баянусов. Баянусы сосуществуют здесь с проростками красных водорослей, несколькими видами мшанок, двустворками *Heteranomia*

⁶ Площади субстратов измеряли, оборачивая их в фольгу известной плотности, которую взвешивали, отрезая излишки.

squamula. По мере роста балянусов, они вытесняют с верхней поверхности раковин все остальное население и занимают большую ее часть (рис. 4 и 5). Однако даже на ранних стадиях сукцессии, когда на раковинах много свободного места, молодь асцидий встречается на верхней их поверхности в ничтожном количестве (рис. 5). Важно, что на нижней поверхности тех же раковин маленькие асцидии присутствуют постоянно и в заметном количестве, что свидетельствует о достаточной интенсивности оседания. Обнаруживаются они и на домиках уже выросших балянусов (при сроках экспозиции от 5–6 лет).

Личинки *Balanus crenatus* в Белом море обычно оседают в июле-августе (Mileikovsky, 1970), а личинки *Styela rustica* — в начале или середине сентября (Khalaman, 2001). Если именно очередность оседания определяет последующее доминирование балянусов на первичном субстрате, то экспериментальные субстраты, установленные в июле и начале сентября, должны сильно отличаться по плотности осевших на их поверхность асцидий. Однако, мы наблюдаем противоположное: на верхней поверхности раковин асцидий почти нет вне зависимости от месяца установки, а на внутренней поверхности они присутствуют в обоих случаях в заметном количестве. Кроме того, на субстратах, установленных в июле, к сентябрю верхняя поверхность оказывается занята балянусами лишь на единицы процентов, так что асцидии не лимитированы здесь прямой топической конкуренцией.

Таким образом, результаты экспериментов показывают, что сформулированные выше гипотезы 1б и 1в несостоятельны. С чем же тогда связано доминирование балянусов на первичном субстрате при отсутствии на нем асцидий? Допустим, что, как и в наших аквариумных экспериментах, личинки *Styela rustica* в природе оседают на все доступные поверхности, в том числе и на верхнюю поверхность раковин, с примерно одинаковой интенсивностью. Рассмотрим микробиотопы, где удастся обнаружить молодь асцидий в природе. Это складчатая поверхность домиков *Balanus crenatus* и изолированная от внешней среды нижняя поверхность раковин *Serripes*. Резонно было бы предположить связь такого распределения с

отрицательным фототаксисом личинок *Styela* перед оседанием. Однако, аквариумные эксперименты, где, впрочем, личинкам не предлагали нижнюю сторону створок *Serripes*, показывают, что на внутреннюю поверхность домиков погибших баянусов — заведомо менее освещенный микробиотоп — асцидии оседают не более интенсивно (с плотностью $0,11 \pm 0,04 \text{ см}^{-2}$), нежели на верхнюю поверхность раковин ($1,88 \pm 0,09 \text{ см}^{-2}$) и домики живых баянусов ($0,45 \pm 0,09 \text{ см}^{-2}$).

Еще одним процессом, который может объяснить и результаты аквариумных экспериментов, и наблюдаемое распределение молоди асцидий в природе, представляется уничтожение этой молоди хищниками, например брюхоногими моллюсками (такими как *Boreotrophon* spp., постоянно отмечаемыми в естественных агрегациях баянусов и асцидий). Свежеосевшие сессильные организмы, в частности асцидии (Young, Chia, 1984), действительно часто оказываются гораздо более уязвимы перед лицом неспецифических скребущих улиток, нежели подросшие особи. Известно, например, что литоральные баянусы *Semibalanus balanoides* в массе уничтожаются улитками *Littorina littorea* непосредственно после оседания, однако позже улитки не могут причинить им вреда (Buschbaum, 2000). Вполне вероятно, что лишенные твердого внешнего скелета асцидии могут оставаться беззащитными гораздо дольше баянусов, что и вытесняет их на складчатые и иные сравнительно защищенные поверхности.

Для проверки данного предположения в 2007 г. мы поставили эксперименты, в которых совместно экспонируются «закрытые» створки *Serripes*, доступ к вогнутой нижней стороне которых затруднен (как описано выше), а также «открытые», нижняя сторона которых доступна относительно свободно (их края на значительной части периметра не прилегают к основанию из силикатного кирпича). Если на «открытых» нижних сторонах окажется через год существенно меньше молоди асцидий, чем на «закрытых», это будет свидетельствовать в пользу гипотезы о влиянии хищников. В этом случае разумно будет повторить аквариумные эксперименты по осадению личинок асцидий на различные субстраты, выполнив их в присутствии и отсутствии

потенциальных хищников.

2. Отношения асцидий и баянусов

На самом деле, мы понимаем, что прямыми доказательствами антагонизма между баянусами и асцидиями были бы результаты полевых или аквариумных экспериментов, где, манипулируя наличием или плотностью асцидий, удалось бы зафиксировать изменения ключевых показателей благополучия баянусов. К сожалению, удобного полевого метода пока не удалось выработать, так как живые асцидии неотделимы от своих субстратов и сосуществуют на них со многими другими организмами, а их воздействие на баянусов, скорее всего (см. ниже) может отразиться на морфометрических особенностях последних лишь спустя заметное время. Длительная продолжительность жизни баянусов (Кузнецов, 1964; Николаева и др., 2005; Nikolaeva и др., 2006) и их выносливость (например, Otway, Underwood, 1987) препятствует простому осуществлению полевых и аквариумных экспериментов по оценке отрицательного биотического воздействия на них. Перспективно изучение пищевой интерференции в аквариуме, но здесь нас пока останавливает сложность регистрации количества потребленной пищи в зависимости от наличия конкурента.

В качестве аргументов можно, впрочем, использовать и косвенные свидетельства, учитывая их разносторонний характер. Во-первых, как мы уже отмечали, отношение числа пустых домиков к числу живых баянусов одного размера и/или возраста значительно (и достоверно) выше в агрегациях, где асцидии доминируют над баянусами по биомассе. Во-вторых, суммарные вертикальные приросты баянусов одного возраста за последние 3 года оказываются достоверно ниже в агрегациях, где доминируют асцидии, по сравнению с агрегациями, где доминируют баянусы. Количество соседей своего вида, впрочем, тоже отрицательно коррелирует с вертикальным приростом баянусов (Николаева и др., 2005; Nikolaeva и др., 2006).

В-третьих, в природе молодые асцидии распределены по

поверхности домиков неравномерно (Yakovis и др., 2007). Внутри апертуры, то есть на подвижных табличках *tergum* и *scutum* и на внутренней по отношению к апертуре поверхности *carina*, *rostrum* и латеральных, средняя плотность асцидий даже выше, чем на наружной поверхности домиков живых баянусов (соответственно $0,13 \text{ см}^{-2}$ против $0,05 \text{ см}^{-2}$), так что 21% всех асцидий встречается именно внутри апертуры. При этом среди *Balanus crenatus* с длиной апертуры более 3 мм 10% несут асцидий внутри апертуры. Вырастая, эти асцидии наверняка препятствуют нормальной жизнедеятельности усоногих. В аквариумных экспериментах плотность оседания *Styela rustica* внутри апертуры живых баянусов ($0,71 \pm 0,14 \text{ см}^{-2}$) тоже была достоверно выше, чем снаружи ($0,19 \pm 0,04 \text{ см}^{-2}$, t-критерий, $p < 0,001$).

В-четвертых, на поверхность домиков живых баянусов приходится 50% всей молодежи баянусов и 39% всей молодежи асцидий в агрегациях. В то же время, этот микробиотоп конечен, и нередко встречаются агрегации, где общее проективное покрытие поверхности домиков живых баянусов приближается к 100% (а ведь все занимающие ее организмы еще и растут, увеличивая площадь прикрепления). Таким образом, между баянусами и асцидиями наверняка происходит топическая конкуренция.

Все вышесказанное склоняет нас к принятию гипотезы 2а об антагонизме между ключевыми эдификаторами в агрегациях.

3. Последовательность стадий сукцессии

Эксперименты с экспонированием в полевых условиях исходно чистых раковин *Serripes groenlandicus*⁷ мы продолжаем в течение с 1998 по 2007 год. В результате мы располагаем выборками исследованных субстратов с известным сроком экспозиции от 1 до 8 лет⁸. В первые годы на раковинах сохраняется много свободного места (**рис. 4**), и большая часть организмов селится именно на первичном субстрате; по

⁷ Длиной 41–75 мм, что соответствуем модальному классу размера субстратов в природном биотопе.

⁸ Всего 108 субстратов, по 8–30 субстратов для каждого срока экспозиции.

численности здесь доминируют *Balanus crenatus* и красные водоросли (рис. 5). Впоследствии же практически всю поверхность раковин занимают растущие баянусы (рис. 6), а основным твердым субстратом, на котором селятся прикрепленные организмы, становится поверхность их домиков (рис. 7). Асцидии в полевом эксперименте появляются практически исключительно на домиках баянусов возрастом 3–4 года. В 7–8-летних агрегациях средняя плотность асцидий (в пересчете на площадь первичного субстрата) достигает таковой у баянусов (рис. 5), в то время как биомасса последних в среднем несопоставимо выше. В то же время, в природе с заметной частотой встречаются агрегации на раковинах *Serripes*, где асцидии доминируют над баянусами по биомассе. Напомним, что в таких агрегациях обычно велика доля погибших *B. crenatus*, чего не наблюдается в эксперименте.

Результаты наблюдений и полевых экспериментов отчасти хорошо согласуются друг с другом: асцидии не занимают свободный первичный субстрат, а появляются лишь на баянусах, которые достигают определенного размера. В то же время, несмотря на значительный срок эксперимента, нам пока не удалось зафиксировать в ходе сукцессии смены доминанта с баянусов на асцидий. Мы предполагаем, что обратные связи, существующие в системе (например, увеличение привлекательной для оседающих асцидий поверхности по мере роста уже осевших, см. рис. 1 и 2), со временем приведут на экспериментальных субстратах к такому исходу, однако неясно, сколько для этого потребуется времени. В природе регулярно встречаются агрегации (в том числе и на раковинах *Serripes* такого же размера, как использованные в эксперименте), максимальный возраст баянусов в которых не превышает 6–7 лет, однако асцидии по биомассе их заметно превосходят. Вполне возможно, что локальные условия на донных площадках, где мы ставим эксперименты, в меньшей степени благоприятствуют росту асцидий, чем в некоторых ближайших окрестностях, где собраны естественные агрегации.

Заключение

Для многих сухопутных сообществ еще десятки лет назад установили последовательность стадий сукцессии, а в последние десятилетия экспериментально были доказаны ключевые отношения, определяющие динамику этих систем. В то же время, подобные исследования бентосных сообществ редки и касаются по большей части литорали, как наиболее доступного для изучения биотопа. Своеобразие аутогенных сукцессий в сублиторальных эпибиозах, где роль абиотических нарушений сравнительно невелика, компенсирует технические трудности при их изучении. Мы надеемся, что продолжение наших экспериментов позволит досконально понять механизмы функционирования изучаемого сообщества.

Благодарности

Спасибо Евгению Александровичу Нинбургу, который свел нас вместе и увлек загадками морского дна. Нам помогали А.В. Гришанков (СПбГУ) и В.М. Хайтов (СПбГДТЮ), а также все участники летних экспедиций ЛЭМБ СПбГДТЮ 1999–2000 г.г. и множество добровольных помощников. Идею приложения методов наземной синэкологии к морскому бентосу мы когда-то подчерпнули у Д.А. Александра (Европейский университет в СПб). Мы признательны Statsoft Inc. за копию пакета программ Statistica, безвозмездно предоставленную СПбГУ, А.Е. и Н.Н. Черенковым (ББС МГУ), В.Я. Бергеру, А.Д. Наумову и В.В. Халаману (ББС ЗИН РАН) за гостеприимство и всестороннюю поддержку, С.В. Добрецову (Университет Киля) за помощь в обработке данных, Э. Андервуду (Университет Сиднея) за многочисленные ценные советы, а также всем посетителям Клуба морских экологов за обсуждение и участие.

Литература

- Артемьева А.В., Гришанков А.В., Николаева М.А., Фокин М.В., Шунатова Н.Н., Яковис Е.Л. Консорции, связанные с раковинами погибших *Serripes groenlandicus* (Bivalvia) в окрестностях Соловецких островов (Белое море): закономерности структуры и динамики // Тезисы V научной сессии МБС СПбГУ. – Изд. СПбГУ. – 2004. – С. 38–39.
- Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Белого и Баренцева морей. – М.–Л. – «Наука». –

1964. – 225 с.

- Николаева М.А., Яковис Е.Л., Фокин М.В., Шунатова Н.Н., Гришанков А.В. Зависимость роста *Balanus crenatus* Bruguiere от присутствия асцидий-эпibiонтов подтверждает гипотезу о конкуренции // Тезисы VI научной сессии МБС СПбГУ. – Изд. СПбГУ. – 2005. – С. 54–55.
- Николаева М.А., Шунатова Н.Н., Халаман В.В., Беляева Д.В., Яковис Е.Л. О выборе субстрата личинками асцидий *Styela rustica* (L.) // Тезисы VII научной сессии МБС СПбГУ. – Изд. СПбГУ. – 2006. – С. 68–69.
- Семенова Н.Л., Никитина Е.П. Приуроченность донного населения кустовой части Кандалакшского залива (Белое море) к факторам среды // Биологические ресурсы Белого моря. – М. – изд. МГУ. – 1990. – С. 17–29.
- Яковис Е.Л. Структура и элементы динамики бентосного сообщества, связанного с агрегациями баянусов и асцидий в Онежском заливе (Белое море). – Дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. СПбГУ. – 2002.
- Яковис Е.Л. Пространственная структура агрегаций *Balanus crenatus* (Crustacea, Cirripedia) в Соловецком заливе (Онежский з-в, Белое море): расположение неподвижных организмов // Вестник Санкт-Петербургского Университета. – 2007. – Сер. 3. – вып. 1. – С. 3-18.
- Buschbaum C. Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea // *Hydrobiologia*. – 2000. – Т. 440. – С. 119–128.
- Callaway R.M., Walker L.R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities // *Ecology*. – 1997. – Т. 78. – С. 1958–1965.
- Hewitt J.E., Thrush S.F., Halliday J., Duffy C. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity // *Ecology*. – 2005. – Т. 86. – С. 1619–1626.
- Khalaman V.V. Succession of fouling communities on an artificial substrate of a mussel culture in the White Sea // *Russian Journal of Marine Biology*. – 2001. – Т. 27. – С. 345–352.
- Lenihan H.S., Micheli F. Soft-sediment communities // *Marine community ecology*. – Sunderland, MA (USA). – Sinauer Associates. – С. 253–287.
- Lesser M.P., Witman J.D., Sebens K.P. Effects of flow and seston availability on scope for growth of benthic suspension feeding invertebrates from the Gulf of Maine // *Biol. Bull.* – 1994. – Т. 187. – С. 319–335.
- Mileikovsky S.A. Seasonal and daily dynamics in pelagic larvae of marine shelf bottom invertebrates in nearshore waters of Kandalaksha Bay (White Sea) // *Mar. Biol.* – 1970. – Т. 5. – С. 180–194.
- Nikolaeva M.A., Yakovis A.S., Shunatova N.N., Artemieva A.V., Yakovis E.L. Growth and survival of barnacles in the presence of ascidians as potential competitors: growth bands analysis // 35th Benthic Ecology Meeting abstracts. – Quebec. – 2006. – С. 69.

- Otway N.M., Underwood A.J. Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1987. – T. 105. – № 1. – C. 85–106.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication / Univ. Illinois Press-Urbana. – 1949. – 117 c.
- Varfolomeeva M.A., Shunatova N.N., Khalaman V.V., Belyaeva D.V., Yakovis E.L. Choice of substrate by ascidian larvae does not explain the distribution of adults // 42nd European Marine Biology Symposium abstracts. – Kiel. – 2007. – C. 199.
- Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. – 1947. – T. 35. – C. 1–22.
- Witman J.D., Dayton P.K. Rocky subtidal communities // Marine community ecology. – Sunderland, MA (USA). – Sinauer Associates. – C. 339–366.
- Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V. Spatial pattern indicates an influence of barnacle and ascidian aggregations on the surrounding benthic assemblage // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2004. – T. 309. – № 2. – C. 155–172.
- Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Grishankov A.V., Shunatova N.N. Patches of barnacles and ascidians in soft bottoms: associated motile fauna in relation to the surrounding assemblage // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2005. – T. 327. – № 2. – C. 210–224.
- Yakovis E.L., Artemieva A.V., Fokin M.V., Varfolomeeva M.A., Shunatova N.N. Effect of habitat architecture on mobile benthic macrofauna associated with patches of barnacles and ascidians // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2007. – T. 348. – C. 117–124.
- Yakovis E.L., Artemieva A.V., Shunatova N.N., Varfolomeeva M.A. Multiple foundation species shape benthic habitat islands // в печати
- Young CM, Chia FS (1984) Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during the first 21 days after settlement // Mar. Biol. – 1984. – T. 81. – C. 61–68.
- Zajac R.N., Whitlatch R.B., Thrush S.F. Recolonisation and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factors // Hydrobiologia. – 1998. – T. 375/376. – C. 227–240.

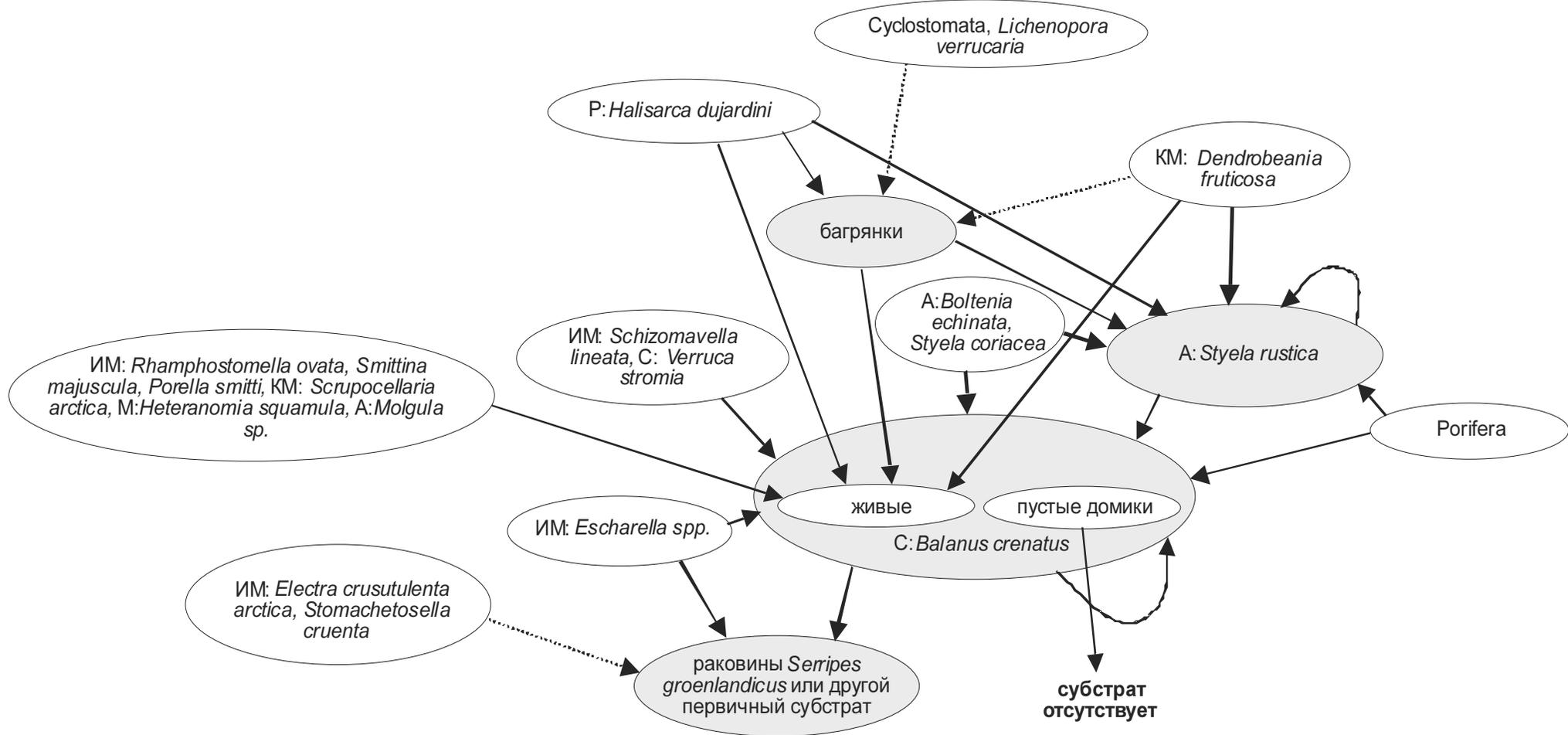


Рис. 1. Граф субстратных связей эпибиоза, основанный на 50 наиболее частых сочетаниях видов прикрепленных организмов и их субстратов (жирные стрелки). Виды, формально не попадающие на граф, но показывающие высокие частоты на одном из субстратов, добавлены и отмечены пунктирными стрелками. P – губки; C – усонogie; M – моллюски; KM – кустистые мшанки; IM – инкрустирующие; A – асцидии (по Яковис, 2002; Yakovis и др., в печати).

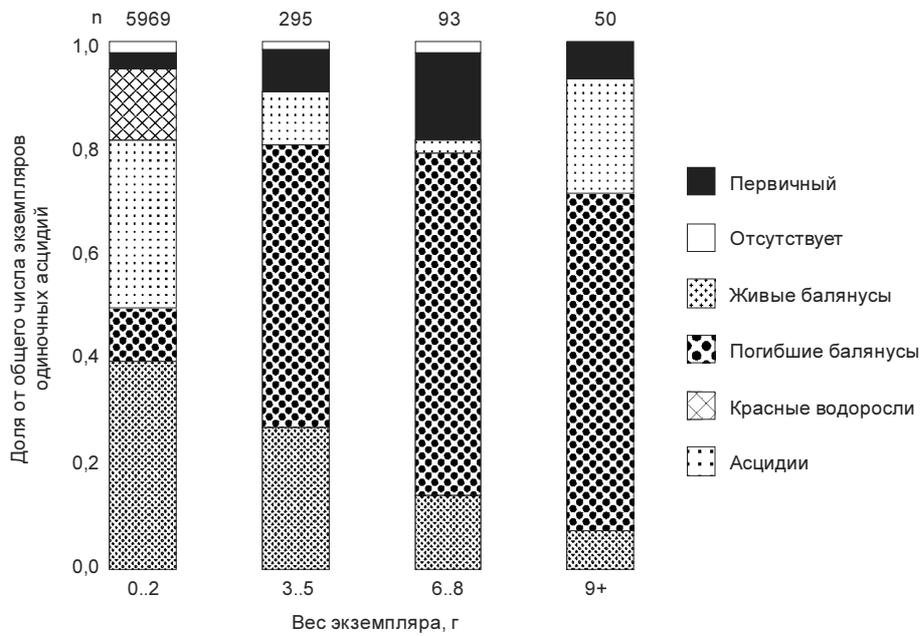


Рис. 2. Распределение асцидий по типу субстрата в зависимости от веса экземпляра (по Яковис, 2002; Yakovis и др., в печати).

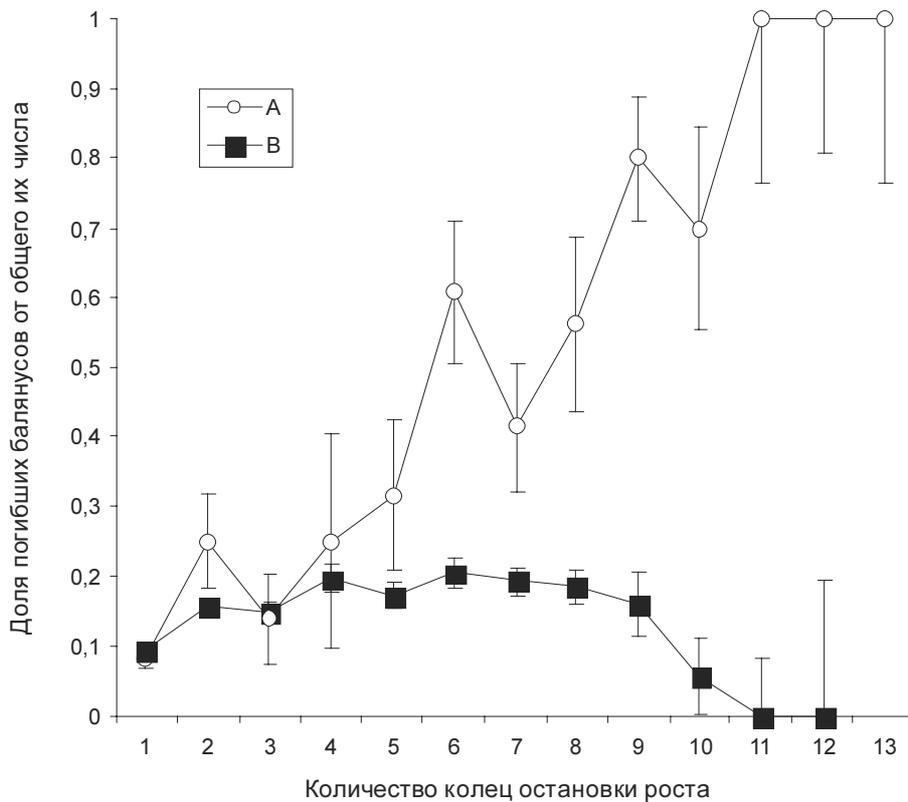


Рис. 3. Доля погибших *Balanus crenatus* (пустых домиков) от общего числа экземпляров в зависимости от возраста (числа колец остановки роста) в агрегациях с доминированием асцидий (А) и баянусов (В).

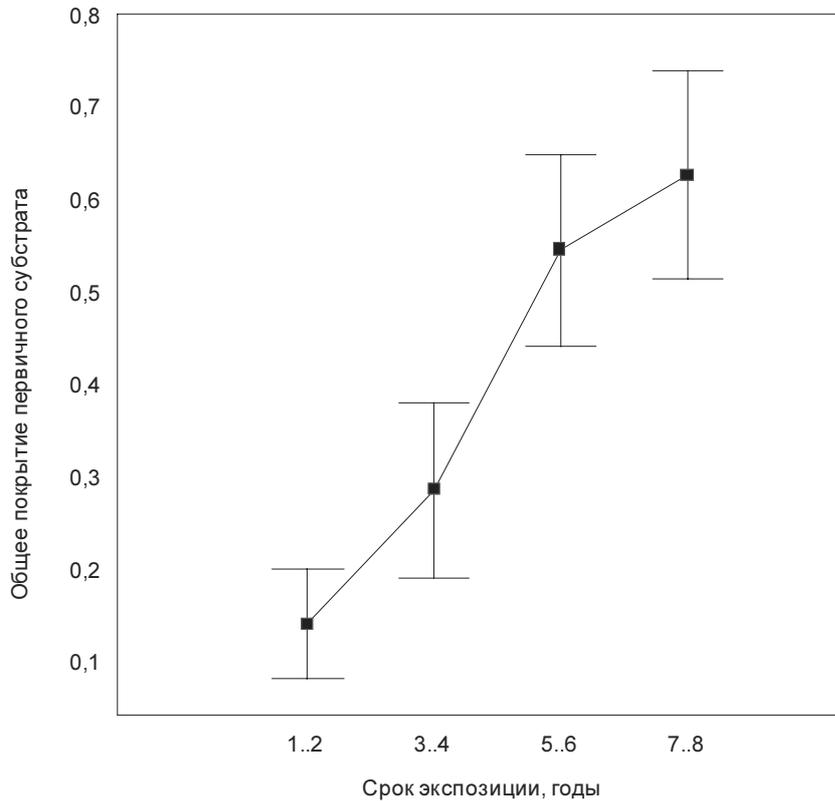


Рис. 4. Зависимость среднего проективного покрытия первичного субстрата (раковин *Serripes groenlandicus*) от срока экспозиции в полевом эксперименте.

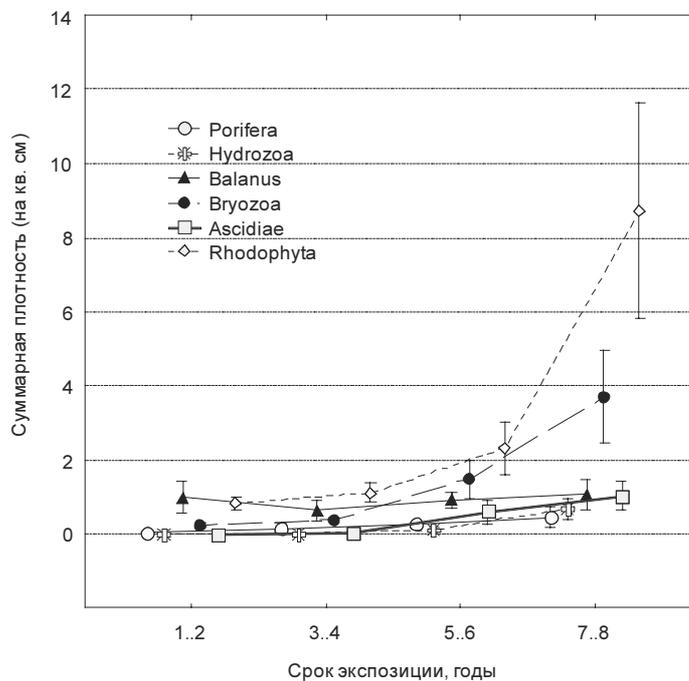


Рис. 5. Зависимость средней плотности массовых видов прикрепленных организмов от срока экспозиции в полевом эксперименте (суммарно по всем субстратам в пересчете на площадь первичного субстрата — раковины *Serripes groenlandicus*).

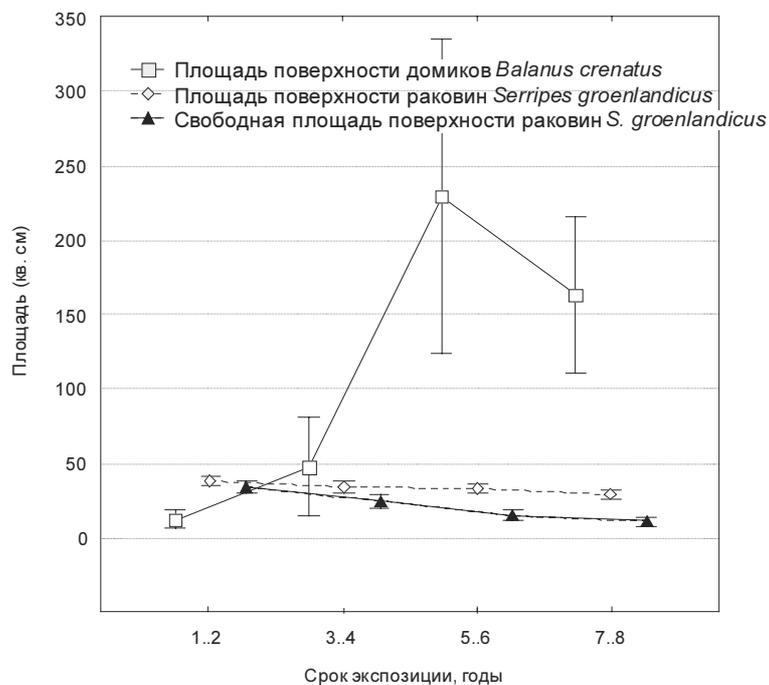


Рис. 6. Средняя площадь субстратов разного типа, доступных для прикрепленных организмов в зависимости от срока экспозиции в полевом эксперименте.

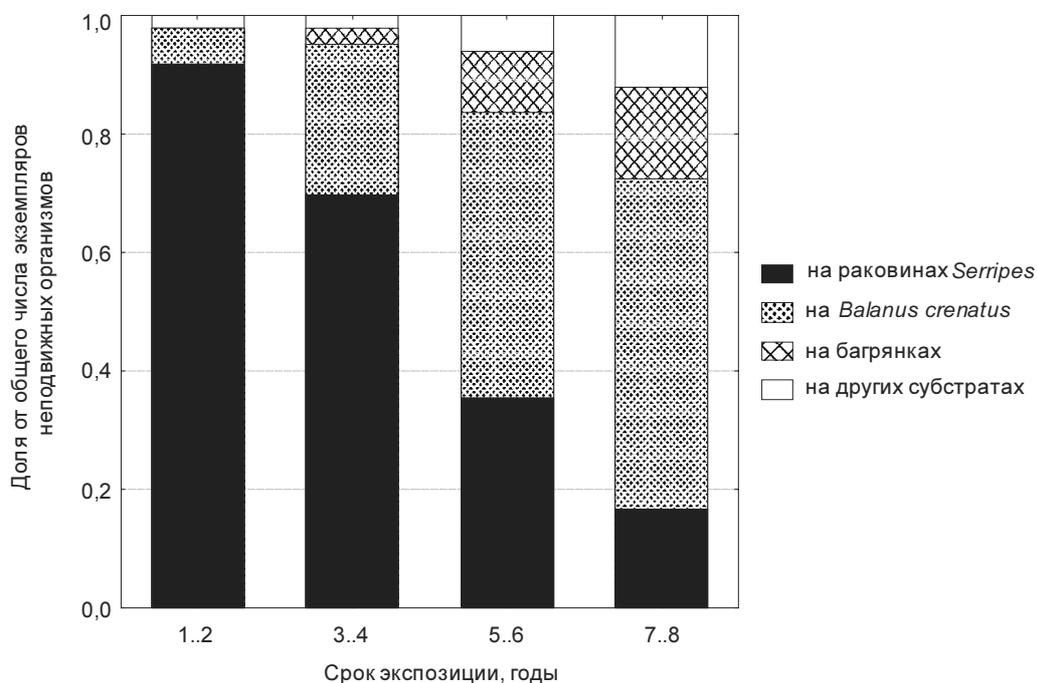


Рис. 7. Распределение суммарной численности прикрепленных организмов по субстратам разного типа в зависимости от срока экспозиции в полевом эксперименте.