

Санкт-Петербургский Государственный Университет

Яковис Евгений Леонидович

Пространственная структура некоторых  
беломорских эпибиозов

Диссертация на соискание ученой степени магистра  
биологических наук

*Научный руководитель -*  
кандидат биологических наук  
А.В.Гришанков

*Заведующий кафедрой -*  
кандидат биологических наук  
А.А.Добровольский

Санкт-Петербург  
1997

## Оглавление

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1. Введение .....</b>   | <b>4</b>  |
| <b>2. Обзор литературы .....</b>   | <b>7</b>  |
| 2.1 Структура и ее слагаемые .....   | 7         |
| 2.2 Видовой состав .....   | 7         |
| 2.3 Расположение эпибионтов .....  | 10        |
| 2.3.1 Общие замечания .....  | 10        |
| 2.3.2 Связи “обрастатель-субстрат” .....   | 11        |
| 2.3.3 Положение на субстрате .....   | 14        |
| 2.3.4 Ориентация .....   | 18        |
| 2.4 Анализ многовидовой системы .....  | 24        |
| <b>3. Краткое описание исследованных систем .....</b>  | <b>26</b> |
| <b>4. Материал и методика .....</b>  | <b>30</b> |
| 4.1 Описание районов исследований .....  | 30        |
| 4.2 Методика исследования взаимоотношений одиночных <i>Kamptozoa</i> и мшанок....                          | 33        |
| 4.3 Методика изучения структуры поселения <i>Circeis armoricana</i> на <i>Dendrobeatia murrayana</i> ..... | 33        |
| 4.4 Методика изучения ориентации <i>Semibalanus balanoides</i> .....                                       | 36        |
| 4.5 Методы изучения структуры эпибиоза, связанного с друзами сублиторальных усоногих .....                 | 39        |
| <b>5. Благодарности и поддержка .....</b>  | <b>43</b> |
| <b>6. Структура поселения <i>Loxosomella nordgardi</i> на колониях мшанок .....</b>                        | <b>44</b> |
| 6.1 Результаты .....   | 44        |
| 6.2 Обсуждение .....   | 48        |
| <b>7. Структура поселения <i>Circeis armoricana</i> на колониях <i>Dendrobeatia murrayana</i>....</b>      | <b>52</b> |
| 7.1 Результаты .....   | 52        |
| 7.2 Обсуждение результатов .....   | 54        |
| <b>8. Ориентация <i>Semibalanus balanoides</i> по отношению к направлению прибоа .....</b>                 | <b>67</b> |
| 8.1 Результаты .....   | 67        |

|  |            |
|--|------------|
| 8.1.1 Прижизненные наблюдения .....  | 67         |
| 8.1.2. Ориентация .....  | 68         |
| 8.2 Обсуждение .....   | 72         |
| <b>9. Структура друз сублиторальных усонюгих .....</b>   | <b>76</b>  |
| 9.1 Результаты .....   | 76         |
| 9.1.1 Сравнение населения поверхности домиков <i>Balanus crenatus</i> и первичного субстрата ..... | 76         |
| 9.1.2 Сравнение населения домиков живых и погибших <i>B. crenatus</i> .....                        | 80         |
| 9.1.3 Анализ приуроченности эпибионтов к центрам различного порядка .....                          | 83         |
| 9.1.4 Сравнение населения поверхности домиков <i>B. crenatus</i> разного размера .....             | 85         |
| 9.1.5 Распределение эпибионтов по секторам поверхности домика <i>B. crenatus</i> ..                | 87         |
| 9.1.6 Распределение обитателей друз по высоте домика <i>Balanus crenatus</i> .....                 | 94         |
| 9.2 Обсуждение .....   | 94         |
| <b>10. Заключение .....</b>  | <b>109</b> |
| <b>11. Выводы .....</b>  | <b>111</b> |
| <b>12. Литература .....</b>  | <b>115</b> |

## 1. Введение

На протяжении многих лет развития биологической науки ее главную задачу составляло описание *формы* живых тел и сравнение строения различных объектов живой природы. Результатом нескольких столетий исследований оказались современные представления о том, из каких частей построены тела живых существ и том, каким образом вариации способов сочетания и взаимного расположения этих частей обеспечивают наблюдаемое разнообразие форм в природе. Методы и принципы *морфологии* были в основном разработаны в применении к наиболее высоко индивидуализированным объектам живой природы - организмам. По строению организмы часто оказываются похожими друг на друга. Сравнительная анатомия своими успехами, по-видимому, в большой степени обязана тому факту, что как набор частей в составе тела, например животного, так и их взаимное расположение повторяются для разных объектов и подчиняются определенным законам.

В ходе развития *экологии*, науки, изучающей взаимодействия организмов с окружающей их средой, а также особенности организации надорганизменных систем, исследователям пришлось столкнуться с объектами, форма которых, как и средства ее описания, достаточно сильно отличается от таковой индивидуальных живых существ. Организация тела животного или растения оказалась в огромной степени обусловлена внутренними по отношению к данной системе причинами. Характерной чертой экологических систем, кроме самой крупной из известных, а именно биосферы в целом, представляется относительная расплывчатость их границ и значительная зависимость их формы от внешних по отношению к ним условий. В отличие от частей тела организма, живые существа, составляющие экосистемы, зачастую демонстрируют существенно большее непостоянство положения во времени и в пространстве. Многие из них способны перемещаться, и продолжительность их жизни нередко составляет лишь малую часть от срока существования сообщества. Закономерности во взаимном расположении таких частей возможны, но носят по большей части статистический, вероятностный характер. В наибольшей степени следует ожидать их проявления в таких надорганизменных системах, в которых живые существа физически связаны друг с другом и, в силу этого, а

*priori* вовлечены во взаимодействия.

*Эпибиозом* называется "...разновидность комменсализма, при которой один организм поселяется на поверхности другого" (Дедю, 1990). Морские донные сообщества, население которых представлено главным образом прикрепленными формами, часто развиваются на тех участках дна, где преобладают твердые грунты. Неподвижные представители фауны и флоры здесь обитают на поверхности скал, гравия, камней или других организмов либо их остатков. Устойчивый интерес исследователей к таким экосистемам в немалой степени обусловлен практическим значением обрастателей. Многие из них способны заселять поверхности созданных человеком технических конструкций, предназначенных для использования под водой. Обрастатели могут ухудшать гидродинамические характеристики подвижных сооружений или способствовать разрушению поверхности различных деталей. Множество работ, в силу этого, было связано не только с исследованием природы сообществ неподвижных организмов, их структуры и динамики, но и с разработкой путей борьбы с обрастанием (например, Зевина, Лебедев, 1971; Серавин и др., 1985).

С другой стороны, в последние годы пристальное внимание экологов привлекают биотические взаимоотношения обитающих в соседстве прикрепленных организмов. В фитоценологии сходные исследования привели к созданию теории фитогенного поля (например, Работнов, 1992). На бентосных организмах было выполнено множество экспериментальных работ, подчеркивающих влияние конкуренции за пищу или доступное пространство на судьбу соседствующих эпибионтов (например, Best, Thorpe, 1986; Buss, 1979; Knight-Jones, Moyses, 1961). В то же время оказалось, что существенно влияют на пространственное распределение организмов и положительные взаимодействия между прикрепленными бентосными формами и их живыми субстратами - *базибионтами* (например, Гришанков, 1995а; 1995б).

Отношения между соседствующими неподвижными организмами, по-видимому, не столь постоянны и значительны, нежели те, что связывают органы и их системы в составе тела живого существа. Тем не менее, мы вправе ожидать именно от эпибиотических экосистем наиболее заметных закономерностей в пространственной организации, обусловленных внутренними причинами. Эти закономерности, вероятно, должны здесь

проявляться более явно, нежели в сообществах, живые существа в которых относительно удалены друг от друга и способны перемещаться. По этой причине мы предприняли попытку решить морфологическую задачу в отношении некоторых экологических систем, представленных прикрепленными организмами и поставили перед собой следующие цели:

- Осуществить количественный анализ пространственной структуры ряда эпибиотических комплексов, встречающихся в беломорских донных сообществах, руководствуясь единой методикой описания морфологии изучаемых систем.
- Выяснить, насколько закономерна наблюдаемая пространственная организация эпибиозов.
- Попытаться, где возможно, исследовать природу выявленной пространственной упорядоченности и охарактеризовать роль межвидовых отношений в ее формировании.

Различные аспекты пространственной структуры сообществ в данной работе рассматриваются на примере нескольких своеобразных экологических систем. Таким образом, фактологическая и дискуссионная части логически распадаются на относительно независимые разделы (гл.6-9). Обзор литературы и методов при этом последовательно описывают каждую изученную систему (гл.2-4). Конкретные цели и вопросы, которые ставились автором в приложении к каждой из них, следуют за обзором литературы по соответствующей проблеме (гл.2.3.2-2.3.4 и 2.4).

## 2. Обзор литературы

### 2.1 Структура и ее слагаемые

Следуя положениям общей теории систем, мы понимаем исследуемое нами сообщество как *объект-систему*, а его структуру представляем как множество *первичных элементов* - составных частей и отношений между ними (Урманцев, 1988). Перечисляя и описывая составные части и отношения между ними, мы решаем *морфологическую* задачу, даем характеристику *формы* исследуемого предмета (Беклемишев, 1994). Эта задача в применении к экологическим системам представляет собой задачу *симморфологии* (Беклемишев, 1951). В поисках объяснения природу выявленной структуры мы анализируем взаимодействие частей, его динамический, причинно-следственный аспект. Это предмет *симфизиологии*. Попытаемся последовательно применить данный подход к исследуемым нами сообществам.

Первый шаг, предпринимаемый исследователем после установления индивидуальности системы, представляет собой выделение множества элементов, из которых она состоит. В конечном счете, элементами, из которых состоит сообщество с точки зрения экологии, являются особи, колонии или талломы живых существ, причем каждый из них, с одной стороны, принадлежит к определенному виду, а с другой стороны, наделен индивидуальностью в виде, например, генотипа и некоторой возрастной характеристики. Выяснив *видовой состав* и подсчитав количество представителей разных форм, мы можем охарактеризовать сообщество соотношением обилий входящих в него видов.

### 2.2 Видовой состав

Начало количественного подхода в морской экологии связывают с исследованиями Петерсена (Petersen, 1914). Его работы во многом определили русло последующих исследований бентоса. При решении многих задач исчерпывающей характеристикой

сообщества в точке взятия пробы представляется список видов с указанием числа встреченных экземпляров и биомассы (например, Дерюгин, 1928; Зацепин, 1962; Кудерский, 1966; Lie, Kelley, 1970; Семенова, Никитина, 1990). Сообщества, приуроченные к мягким типам грунта, обладают, по-видимому, гораздо менее выраженной пространственной неоднородностью, нежели обрастания. Описание, содержащее перечисление массовых и характерных видов, их показателей обилия и, иногда, их размерную или возрастную структуру, весьма полно отражает строение такой системы и позволяет судить о достаточно тонких взаимоотношениях между складывающимися ее видами (Woodin, 1974; Фокин, Хайтов, в печати). При изучении эпибиозов множество исследователей также вполне ограничиваются описанным подходом, уделяя минимум внимания таким отличительным чертам сообществ твердых типов грунта, как консортивная структура и ярусность (например, Денисенко, Савинов, 1984; Наумов, Федяков, 1985; Ryland, 1962).

Симфизиологической основой для формирования видового состава, вероятно, служит сочетание абиотических и наиболее сильных биотических взаимодействий. Например, располагая сведениями о составе грунта или о характере течений (Зацепин, 1962; Семенова, Никитина, 1990), можно прогнозировать видовой состав донного населения и даже количественное соотношение разных форм.

В то же время, скопления организмов, способных тем или иным способом сильно изменять среду обитания других, тоже могут существенно влиять на фауну. В качестве первого примера таких биотических механизмов регуляции видового состава можно привести воздействие на структуру экосистемы хищников и фильтраторов. И те и другие способны в некоторых сообществах препятствовать вселению ряда видов, уничтожая либо их планктонных личинок (Commito, Boncavaga, 1987; Hines, Posey, Haddon, 1989), либо недавно осевшую молодежь (например, Osman, Whitlatch, 1997). Напротив, Пейну удалось продемонстрировать, что присутствие хищников может увеличивать видовое богатство сообщества, так как последние “освобождают место конкурентно подчиненным видам” (Paine, 1966).

Существует, кроме того, большая категория организмов, которые предоставляют другим видам дополнительное жизненное пространство. Например, они могут служить



субстратом для поселения одних и укрытием для других животных и растений. Такая роль в бентосных сообществах характерна для донных макрофитов (например, Маккавеева, 1979; Seed, O'Connor, 1981). В тех местах, где они присутствуют, экосистемы обогащаются широким спектром связанных с ними представителей флоры и фауны. Крупные двусторчатые моллюски в Онежском заливе Белого моря также предоставляют свою поверхность эпибионтам в качестве субстрата, являясь сильными *эдификаторами*. Их распределение по акватории залива в значительной степени определяет распределение биомассы многих других представителей бентоса (Наумов, Федяков, 1985а). Роль эдификаторов можно проиллюстрировать и для сообществ инфауны на примере животных-трубкостроителей, которые создают новые местообитания и особую среду для обитателей осадка (Woodin, 1976).

Многие аспекты структуры эпибиозов можно выявить с использованием принятых в гидробиологии методов отбора проб. Могут быть изучены *биоценологические горизонты* и *ярусы*, а также *мозаичность* (Александров, 1984). Если проба отбирается с определенной площади и захватывает участок морского дна в  $0,01\text{ м}^2$  и более, то результаты такого исследования будут носить скорее генеральный, нежели детальный характер.

Дело в том, что в сообществах, большая часть видового разнообразия которых представлена прикрепленными организмами, последние распределены в пространстве гораздо менее равномерно, нежели, например, обитатели сообществ инфауны. Так происходит потому, что каждый эпибионт физически принадлежит *комплексу*, то есть системе, состоящей из объединенных *топическими* связями (Беклемишев, 1951) живых организмов и объектов косной природы, играющих для них роль субстрата, а эта система имеет весьма ограниченные размеры - зачастую не более десятка сантиметров. Несомненно, что видовой состав эпибиоза конкретного камня, раковины или таллома водоросли во многом определяется факторами, влияющими на видовой состав всего сообщества. Однако именно здесь приобретают значение структурообразующие силы, действующие в гораздо более мелком масштабе (Гришанков, 1995а; 1995б). Представления о том, какая фауна и флора характерна для данного участка морского дна, полученные традиционными гидробиологическими методами, не дают достаточной информации для предсказания облика комплекса прикрепленных организмов, ассоциированного с

единичным субстратом. Детальное изучение структуры сообществ требует анализа морфологии слагающих его *консорций* и *псевдоконсорций*, систем, состоящих из особи вида-детерминанта или объекта косной природы и связанных с ним организмов-*консортов* (Беклемишев, 1951; Гришанков, 1995а). В силу специфики нашей работы, связанной с исследованием пространственной структуры, мы, вслед за В.Н.Беклемишевым (1951), будем использовать термин “консорция” для обозначения конкретных индивидуальных единиц биоценотического покрова. Видовой состав дает нам лишь набор элементов, составляющих такую систему; расположение эпибионтов указывает на способ их сочетания.

### 2.3 Расположение эпибионтов

#### 2.3.1 Общие замечания

Существует несколько работ, в которых достаточно подробно обсуждается пространственная структура отдельных типов консорций. Хьюз (Hughes, 1975) описывает сообщество, связанное с колониями гидроидного полипа *Nemertensia antennina*, указывая характерные для него виды. Подобным же образом описан эпибиоз кустистой мшанки *Flustra foliacea* (Stebbing, 1971б). Еще одно исследование качественно характеризует консортов гидроида *Ectopleura dumortieri* (Lagardere, Tardy, 1980). Авторы перечисленных работ приводят словесные натуралистические описания, с трудом пригодные, например, для дальнейшего численного анализа.

Каждый эпибионт занимает определенное место на субстрате. Для одиночного организма это место однозначно характеризуется его точкой прикрепления и размером. Если тело неподвижного живого существа в какой-либо степени асимметрично, то можно исследовать его ориентацию, а для модулярных организмов - попытаться указать точку, откуда начался рост колонии и описать его дальнейший характер, в частности направление.

Поскольку эпибионты в исследуемых нами консорциях или псевдоконсорциях физически связаны друг с другом, то для указания точек их расположения в изучаемом

пространстве разумно использовать некоторые относительные, привязанные к изучаемой системе координаты. В этом случае мы в первую очередь констатируем принадлежность прикрепленного организма к определенному субстрату.

### 2.3.2 Связи “обрастатель-субстрат”

Если на данном этапе остановиться, то в результате будет получено описание консортивной структуры эпибиоза. Для каждого эпибионта при этом констатируется принадлежность к *концентру* определенного порядка. К концентру первого порядка принадлежат организмы, непосредственно связанные с эдификатором, второго - связанные с представителями первого и т.д. (Мазинг, 1966, цит. по Работнов, 1992). Последующий анализ пар эпибионт-субстрат может затем привести к выделению повторяющихся сочетаний, указывая на специфический выбор субстрата отдельными видами. Было показано, что большинство прикрепленных бентосных организмов в Белом море из всевозможных типов субстрата преимущественно заселяют лишь некоторые, в той или иной степени специфичные для них (Наумов, Федяков, 1985а; Гришанков, 1995а, 1995). Были описаны комплексы видов, приуроченные к определенным типам субстрата и тем самым продемонстрирована роль консортивной структуры в организации бентосных сообществ (Гришанков, 1995а, 1995б). Специфические топические связи в эпибиозах могут быть обусловлены несколькими не исключаящими друг друга причинами.

Во-первых, личинки большинства неподвижных животных ведут в той или иной степени подвижный образ жизни. Моменту их прикрепления обычно предшествует выполнение комплекса поведенческих реакций, направленных на выбор подходящего участка для оседания. На выбор личинки в этот период кроме факторов, действующих в относительно крупном масштабе, например скорости придонных течений (Crisp, 1955; Butman и др., 1988) и освещенности (Ryland, 1960) влияют многочисленные характеристики самого субстрата.

Экспериментально было показано, что поверхность, лишенная бактериальной пленки, в норме покрывающей практически все объекты, находящиеся в воде, для оседающих

личинки некоторых видов оказывается менее, а для некоторых более предпочтительной, нежели покрытая пленкой (Ryland, 1976). Однако в природе, по видимому, организмам не приходится сталкиваться с таким выбором. Доказанное влияние фактуры поверхности, ее микрорельефа имеет значительно большее значение для становления структуры реальных сообществ (Crisp, Ryland, 1960).

Разнообразные реакции, связанные с химическими стимулами, дают личинкам возможность различать разные типы субстрата и даже виды организмов, потенциально способных предоставить поверхность для оседания. Для многих видов мшанок (Hurlbit, 1991; Ryland, 1959; 1962; Winston, Elseman, 1980), кольцецов (de Silva, 1962; Gee, 1965; Knight-Jones, Moyses, 1961; Knight-Jones и др., 1971; Williams, 1964) и гидроидных полипов (Scheltema, 1974) показано предпочтение талломов одних водорослей другим.

Характерна для личинок неподвижных организмов и способность узнавать взрослых представителей собственного вида. С одной стороны, данная черта способствует агрегированию животных. Это происходит в случае, если “запах” представителей своего вида стимулирует оседание. Такая особенность характерна для представителей разных таксонов, например для сидячих многощетинковых червей (Knight-Jones, 1951; Pawlik и др., 1991; Thomas, 1994) и для усоногих рачков (Barnett, Crisp, 1979; Lewis, 1978). Многие представители последней группы в результате часто оседают на домики взрослых рачков, что приводит к возникновению “многоэтажных” гроздьев или друз (Кузнецов, 1964). С другой стороны, тот же механизм может и препятствовать возникновению таких природных конструкций: несмотря на присущую, по-видимому, всем усоногим стадность, личинки *Semibalanus balanoides* активно избегают оседания непосредственно на домики взрослых (Moyse, Hui, 1981). Показано также, что личинки могут игнорировать подходящий субстрат в случае, если на нем присутствуют следы слизи, оставленной хищным голожаберным моллюском (Johnson, Strathmann, 1989). Таким образом рачки избегают заселения мест, где высока плотность их природных врагов.

Успешное оседание личинок не является залогом успешной колонизации данного субстрата некоторым эпибионтом. Животные могут погибать в период роста, и тогда взрослые стадии не будут представлены в сообществе. Многие живые организмы, выступая в роли субстратов для прикрепленных обитателей морского дна, отличаются от косных

структур, например скал и камней, гибкостью и подвижностью. Это приводит к тому, что представители многих видов оказываются неспособны сохранить свое тело или колонию неповрежденными при движении или деформации поверхности, к которой они прикреплены (Hayward, 1980, цит. по Seed, O'Connor, 1981). В результате жесткость субстрата оказывается характеристикой, в немалой степени определяющей набор его консортов (Гришанков, 1995а; 1995б). Образ жизни особи вида-эдификатора может и иным способом формировать состав эпибионтов. Например, трудно ожидать богатства многолетних форм в эпибиозе однолетнего организма или *базибионта*, тело которого периодически частично отмирает или линяет.

Кроме чисто топической связи эпибионт и базибионт могут быть связаны также и трофически. Например, организм-консорт может усваивать выделяемые эдификатором в воду органические вещества (Seed, O'Connor, 1981). Известны и случаи, когда облигатное сожительство связано с использованием неподвижными животными для получения пищи особенностей питания организма-субстрата. Например, два вида распространенных в Белом море гидроидных полипов, *Halitholus (Perigonimus) yoldiaarcticae* и *Monobrachium parasitum*, поселяются исключительно на раковинах некоторых двустворчатых моллюсков. Такой образ жизни, с одной стороны, предоставляет комменсалам для обитания заиленные биотопы, недоступные большинству других эпибионтов. С другой стороны, предполагается, что образ жизни их хозяев, в частности создание фильтрационных токов воды и взмучивание осадка, непосредственно способствует снабжению гидроидов пищей (Нинбург, 1975; Наумов, Федяков, 1993).

Одиночные внутрипорошицевые (Kamptozoa) из семейства Loxosomatidae представляют собой прикрепленных фильтраторов, расселяющихся при помощи подвижных личинок (Nielsen, 1964; 1971). Выяснено, что эти небольшие эпибионты приурочены к достаточно специфическому кругу местообитаний. Чаще всего они поселяются в сожительстве с более крупными организмами, там, где можно наблюдать или ожидать интенсивное движение жидкости. Это последнее может быть, по-видимому, вызвано как деятельностью хозяев, так и внешними причинами. Разные виды достаточно жестко приурочены к разным местообитаниям, в числе которых указывают внутреннюю поверхность трубок некоторых малоподвижных многощетинковых червей и поверхность

тела подвижных, а также колонии губок и мшанок (Nielsen, 1964; Крылова, 1986). Обязательный характер топической связи обычно подразумевает, как было показано выше, наличие тесных отношений между совместно обитающими видами. К сожалению, история исследования представителей этой своеобразной группы морских организмов насчитывает лишь работы, посвященные фауне, таксономии и морфологии Камптозоа (например, Ключе, 1946; Крылова, 1985; Franzen, 1962). В литературе существуют единичные данные об образе жизни этих животных (Nielsen, 1964). Характерным местообитанием *Loxosomella nordgardi*, вида, отмеченного в Белом море (Крылова, 1985), являются колонии мшанок. Мы попытаемся продемонстрировать природу топической приуроченности на примере анализа экологической системы, состоящей из совместно обитающих камптозой и мшанок. Для этого были поставлены следующие задачи:

- Выявить и количественно охарактеризовать субстратные предпочтения *Loxosomella nordgardi*
- Исследовать взаимоотношения между этими симбионтами и их хозяевами
- Предложить объяснение закономерностям размещения *L. nordgardi* с учетом полученных представлений об образе жизни данных животных

### 2.3.3 Положение на субстрате

Составив представление о том, какие прикрепленные организмы приурочены к каким субстратам, имеет смысл отметить, где именно на поверхности организма-“хозяина” находится описываемый эпибионт. Каждый род объектов, часто оказывающихся в роли субстрата, заслуживает внимательного анализа его пригодной для заселения эпибионтами поверхности с точки зрения возможности создания некоторой привязанной к ее морфологическим особенностям системы координат.

При изучении комплексов прикрепленных к общему субстрату неподвижных организмов исследователи часто пользуются системой координат, привязываемой к экземпляру субстрата. Самый простой подход заключается в том, что автор отдельно

указывает особенности населения разных морфологически выраженных участков субстрата. Например, В.В.Кузнецов (1941) отмечает различия в эпибиозах, связанных с верхней и нижней поверхностью камней. В первом доминирует известковая красная водоросль *Lithothamnion*, а во втором - корковая мшанка *Microporella ciliata*. В качестве места обитания симбиотических гидроидов указывают строго определенную часть раковины двустворок (Нинбург, 1975; Наумов, Федяков, 1993). Исследуя распределение *Balanus crenatus* (Cirripedia) на поверхности раковин мидий, авторы делили створку на 3 сектора равной площади в разной степени удаленных от макушки (Lahoinen, Furman, 1986). Талломы макрофитов при анализе населения часто разделяют на черешок и пластину или на стебель и боковые пластинки (Александров и др., 1982; Ryland, 1974). Для эпибионтов, населяющих вытянутые малорасчлененные пластины водорослей или листья цветкового растения, авторы указывали расстояние от точки прикрепления до черешка (Stebbing, 1972; Keough, 1986; Dirnberger, 1990).

Что же определяет расположение неподвижных организмов на субстрате? Вновь одним из самых важных факторов, теперь уже применительно к влиянию на микро топографическое распределение эпибионтов, представляется выбор точки оседания планктонной личинкой (Seed, O'Connor, 1981). Разные участки поверхности могут оказываться в разных гидродинамических условиях, что, как уже было отмечено выше, сказывается на этом выборе. По-видимому, наиболее значительное влияние на процесс оседания оказывает характер микрорельефа субстрата. Личинки представителей различных таксонов предпочитают оседать во впадины и микроуглубления, демонстрируя *ругофилию* (Egglestone, 1972; Hayward, 1980, цит. по Seed, O'Connor, 1981; Wisely, 1960). Талломы же макрофитов, как и многие другие живые субстраты, в силу особенностей морфологии часто обладают неоднородностью рельефа поверхности. В отличие от большинства эпибионтов, *Electra* (Bryozoa) оседает на открытые, зачастую выпуклые участки (Boaden и др., 1975). *Spirorbis* (Polychaeta) и *Lichenopora* (Bryozoa) приурочены к продольным углублениям на пластине бурой водоросли *Macrocystis*, в то время как мшанка *Hippothoa* обитает на продольных валиках (Bernstein, Jung, 1979). Уже упомянутая "стадность" при оседании, то есть предпочтительное прикрепление вблизи взрослых форм своего вида, в свою очередь влияет на топографическое распределение эпибионтов (например, Knight-

Jones, 1951).

Если разные участки тела или таллома особи вида-эдификатора имеют разную жесткость, то это может сказаться на возможностях роста некоторых представителей эпифауны; прикрепленные организмы, приспособленные к заселению твердых субстратов, на водорослях могут быть приурочены к стеблю или черешку (Александров и др., 1982; Hayward, 1980, цит. по Seed, O'Connor, 1981) и отсутствовать на гибкой пластине. Разница в гидродинамических условиях, вероятно, сказывается не только на характере оседания, но и на росте и смертности фильтраторов (Марфенин, 1993; Okamura, 1984; 1985). Для многих эпибионтов характер размещения на субстрате связывают с предпочтением участка, где оптимальна скорость течения, но неизвестно, осуществляется здесь регуляция на этапе оседания, или же закрепившиеся животные демонстрируют в дальнейшем дифференциальную смертность (Boaden и др., 1976). Полагают, например, что *Balanus crenatus* (Crustacea, Cirripedia) селятся на раковине мидий вблизи сифонов именно в связи с благоприятным влиянием фильтрационной деятельности моллюска на режим их питания (Lahoinen, Furman, 1986). Впрочем, на наш взгляд, здесь скорее играют роль чисто геометрические причины: мидии обычно обитают в скоплениях, располагаясь в них так, что макушка раковины оказывается просто недоступна для эпибионтов. В качестве еще одного действующего на размещение прикрепленных организмов фактора называют заиливание. В пределах вертикально вытянутой колонии гидроида возможны различия в его степени для зон, в разной степени удаленных от дна, с чем связывают распределение по этим зонам таких прикрепленных организмов, как губки и асцидии (Hughes, 1975).

Расположение эпибионтов в пределах небольших участков поверхности общего субстрата может определяться разного рода отношениями, возникающими между организмами-соседями. Прикрепленные организмы часто конкурируют за поверхность субстрата. Обычно, если в результате роста случается так, что один эпибионт вступает в контакт с другим, то в дальнейшем рост одного из них продолжается поверх тела или колонии другого (например, Ayling, 1983; Jackson, 1979; Stebbing, 1973). Исход этого процесса определяется как видовыми и индивидуальными особенностями конкурирующих организмов, так и условиями, в которых находится каждый из них (Buss, Jackson, 1979). В последнем случае, например, колония определенного вида мшанки может обрасти



колонию-соперника, если находится на несколько возвышенной по отношению к нему части субстрата, а если она находится в углублении, то соперник обрастает ее (Walters, Wethey, 1986).

Фильтрующие эпибионты могут вступать в конкурентные взаимодействия и на расстоянии, еще до физического контакта. Количество пищи, получаемое зооидами сблизившихся колоний мшанок благодаря интерференции их пищевых токов может сокращаться (Best, Thorpe, 1986; Buss, 1979), что неминуемо должно приводить к уменьшению скорости роста. При этом выигрывает представитель того вида, фильтрация у которого происходит интенсивнее. Таким образом, конкуренция за пространство может быть опосредована конкуренцией за пищу. Показано, что крупные фильтраторы, например колониальные асцидии, способны существенно влиять на скорость роста поселившихся рядом с ними относительно мелких сестонофагов, каковыми являются мшанки (Frese, 1997). Кроме того, выяснено, что в случае присутствия внешних течений влияние колонии, расположенной выше по течению, на пищевой успех колонии, расположенной ниже, зависит от скорости потока. Если она мала, то нижележащая мшанка получает меньше, а если велика, то больше пищи, нежели при питании в одиночестве (Okamura, 1984; 1985; 1988). Так происходит потому, что при малой скорости движения воды фильтраторы лимитируются количеством пищевых частиц, а при слишком большой - их доступностью. Мшанка представляет собой препятствие, уменьшающее скорость потока в прилежащем к субстрату слое, и способное, при наличии избытка пищи, улучшить условия питания соседней колонии ниже по течению (Okamura, 1988). Эпибионты, успех питания которых зависит от наличия внешнего течения, могут и голодать, будучи экранированными от потока телами своих соседей. Такое явление было показано для образующих друзы усоногих ракообразных (Pullen, La Barbera, 1991).

Некоторые эпибионты, в особенности губки и асцидии, способны вступать в отрицательные аллелопатические взаимоотношения, выделяя в воду вредные для других организмов вещества (Al-Ogily, Buss, 1976; Knight-Jones, 1977; Dyrynda, 1985). Последние могут, в том числе, препятствовать оседанию личинок потенциальных конкурентов (Davis, Wright, 1990).

Помимо вышеперечисленного, мозаика размещения соседствующих неподвижных

обитателей одного субстрата может зависеть от огромного количества случайных и трудноучитываемых причин.

Продемонстрировать приложение подхода, при котором позиция прикрепленного организма количественно привязывается к морфологическим особенностям особи, выступающей для него в роли субстрата, к анализу пространственной структуры конкретной экологической системы мы предлагаем на примере изучения расположения сидячих многощетинковых червей *Circeis armoricana* (Polychaeta, Spirorbidae) на колонии кустистой мшанки *Dendrobeatia murrayana* (Cheilostomata, Anasca). Оба этих организма по способу питания представляют собой фильтраторов, что придает дополнительный интерес изучению возможного влияния их отношений на структуру поселения. В рамках исследования этой системы нами были поставлены следующие задачи:

- Выяснить характер и закономерности расположения червей на поверхности колонии
- Попытаться объяснить эти закономерности исходя из экологических особенностей объектов исследования

Таким образом, в качестве топической характеристики особи или колонии эпибионта как элемента (псевдо)консорции указывается или описывается его субстрат, а также координаты места, занимаемого на нем данным прикрепленным организмом. К этому описанию имеет смысл, на наш взгляд, добавить характеристику *ориентации* эпибионта.

#### 2.3.4 Ориентация

Если относительное расположение прикрепленных организмов и занимаемая ими площадь представляют собой достаточно часто анализируемые характеристики эпибиозов (например Ayling, 1983; Harvey и др., 1976), то ориентация обсуждается практически исключительно в аутэкологических работах (Ayling, 1976; Barnes и др., 1951; Brenchley, Tidball, 1980; Crisp, Stubbings, 1957; Crisp, 1955; Crisp, 1953; La Barbera, 1977; Moore, 1933; Norton, 1973; Otway, Underwood, 1987; Ryland, Stebbing, 1971; Thomas, 1994).

Интересуясь пространственной структурой эпибиозов, мы не могли не отметить, что этот ее аспект изучен достаточно слабо. В то же время, вклад ориентации в установление характера межвидовых отношений, определяющих устройство сообщества, *a priori* должен быть достаточно велик по крайней мере в двух случаях: во-первых, когда речь идет о направленном росте модулярных организмов, и, во-вторых, когда исследуемый организм сам играет роль субстрата для других эпибионтов. В первом случае могут, например, возникать или обостряться процессы топической конкуренции, а во втором разные участки поверхности живого субстрата, вероятно, предоставляют эпибионтам различные сочетания внешних условий.

Чаще всего наблюдаемые в характере ориентации закономерности связывают с анизотропностью среды, в частности со структурой макро- и микротечений (Ayling, 1976; Barnes и др., 1951; Crisp, 1955; Crisp, 1953; Otway, Underwood, 1987) или поверхности субстрата (Crisp, Barnes, 1954; Crisp, Stubbings, 1957). Плеченогие, например, стремятся занять положение, при котором к течению обращена боковая поверхность створок раковины и, соответственно, лопастей лофофора. Это обеспечивает им наиболее благоприятный режим фильтрации (La Barbera, 1977). Сидячий многощетинковый червь *Phragmatopoma californica* (с. Sabellariidae) строит трубки, снабженные на верхнем, выступающем из грунта конце специальным образованием - "капюшоном" (hood). Показано, что черви строят капюшоны таким образом, чтобы вогнутая его часть, прикрывающая венчик щупалец, была обращена навстречу течению. Благодаря этому, по-видимому, достигается снижение его скорости в слое жидкости, прилегающем к поверхности скопления *P. californica*, а это, по-видимому, обеспечивает успешное питание и оплодотворение животных (Thomas, 1994).

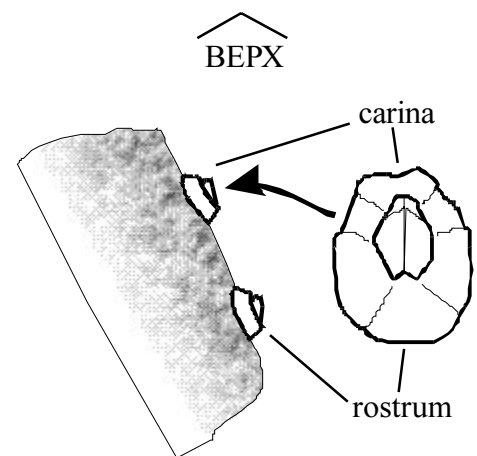
Мшанка *Membranipora membranacea* демонстрирует направленный *рост*. На черешках бурой водоросли *Saccorhiza polyschides* колонии растут главным образом вдоль пластины по направлению к ризоиду (Norton, 1973). Сходная тенденция обнаружена у этого же вида при обрастании пластины другой бурой водоросли, *Laminaria hyperborea* (Ryland, Stebbing, 1971). Преимущественное почкование в проксимальном направлении для *M. membranacea* показано в том числе и на черешке макрофита, который растет в противоположном направлении, нежели пластина (меристема расположена на границе

этих двух частей таллома). Вследствие этого, направленный рост не удалось связать с “узнаванием” более молодого участка водоросли и стремлением его занять. Автор предполагает, что колония мшанки растет навстречу течению, вдоль которого вытягивается таллом, прикрепленный к дну с помощью ризоида (Norton, 1973). По-видимому, этот механизм не универсален, так как на талломах пелагической водоросли *Sargassum* при отсутствии внешних течений *Membranipora* также демонстрирует ориентированный рост (Ryland, 1974).

Представляя себе механизмы ориентации встречающихся в пробах видов эпибионтов, можно реконструировать степень и характер анизотропности среды, в которой формировалось исследуемое сообщество. Существующие условия работы с сублиторальными объектами, когда прямо охарактеризовать гидродинамическую обстановку в точке взятия пробы зачастую оказывается технически невозможным, делают такую косвенную информацию достаточно ценной.

Наиболее популярным объектом исследования механизмов ориентации стали усоногие ракообразные (Cirripedia), в основном принадлежащие к сем. Balanidae. Изучались как экспериментальные, так и естественные их поселения (Auling, 1976; Barnes и др., 1951; Crisp, Stubbings, 1957; Crisp, 1955; Crisp, 1953; Moore, 1933; Otway, Underwood, 1987). В большинстве случаев авторы пытались объяснить следующий факт: и в экспериментальных, и в природных поселениях баянусы обычно оказываются четко

ориентированы карино-ростральной осью вдоль наклона поверхности субстрата к горизонтальной плоскости, причем rostrum при этом направлен вниз (рис.1). Наиболее общепринятое из предлагаемых объяснений этого феномена касается особенностей поведения циприсовидных личинок усоногих в процессе оседания. Экспериментальные исследования, выполненные на *Balanus amphitrite*, *B. improvisus*, *B. eburneus*, *B. crenatus*, *Semibalanus balanoides*, *Elminius modestus* и *Chtalamus fragilis* показали, что в присутствии



**Рисунок 1.** Ориентация *Semibalanus balanoides* на наклонных поверхностях.

источника света личинка закрепляется, направив передний конец в противоположную ему сторону, и таким образом каринальная табличка взрослой особи оказывается впоследствии ориентированной на источник света (Visscher, 1928; Hiro, 1939; McDougall, 1943 - цит. по Barnes и др., 1951; Barnes и др., 1951). МакДагл (McDougall, 1943) для *Balanus improvisus*, *B. eburneus* и *Chtalamus fragilis* кроме того обнаружил, что в природных популяциях распределение по направлению карино-ростральных осей для экземпляров, осевших в течение ночи, в отличие от полученного для осевших днем, не согласуется с вышеописанной закономерностью. Такого рода отрицательный фототропизм (реакции ориентации, также как и ростовые, принято именовать тропизмами) считается реликтовой чертой в поведении личинки, не имеющей непосредственной приспособительной ценности (Barnes и др., 1951).

Еще более сильное влияние по сравнению с расположением источника света оказывает на оседающих личинок рельеф поверхности субстрата. Здесь проявляется так называемый *руготропизм*, представляющий собой способность ориентироваться вдоль борозд или трещин (Crisp, Barnes, 1954) на валунах или скалах. Данная реакция личинки доминирует над всеми остальными при наличии достаточно неровной поверхности (Crisp, Stubbings, 1957). Существует предположение, что ориентацию вдоль наиболее крупных трещин можно объяснить распределением в них освещенности и действием фототропизма (Barnes и др., 1951). Руготропизм у личинок сочетается с положительным тигмотаксисом, который, по-видимому, обеспечивает молодым баянусам защиту от различных абразивных воздействий (Crisp, Barnes, 1954).

Вышеописанные закономерности ориентации взрослых усоногих объясняются реакциями их личинок во время оседания. Что же касается связи направления карино-ростральной оси животного с направлением доминирующих течений, то здесь роль личиночных тропизмов, скорее всего, гораздо меньше. Для взрослых *S. balanoides*, *B. crenatus* и *E. modestus* в отсутствие влияния рельефа и освещенности (то есть либо на ровных горизонтальных поверхностях, либо на неосвещенных участках) в нескольких работах показана ориентация каринальной табличкой вниз по течению (Crisp, Stubbings, 1957; Crisp, 1953; Otway, Underwood, 1987). При этом, как полагают, фильтрующий аппарат животного постоянно направлен перпендикулярно водному потоку, что обеспечивает

наиболее выгодный режим питания (Crisp, Stubbings, 1957).

Были поставлены эксперименты с целью выяснить, как относятся оседающие циприсовидные личинки к постоянному течению, которые, с одной стороны, показали, что само наличие движения воды при оседании является предпочтительным, а с другой стороны выявили лишь слабую тенденцию к ориентации передним концом вниз по течению (Crisp, 1955). Напомним, что взрослые рачки демонстрируют предпочтение противоположного направления. Последующие эксперименты на *S. balanoides*, *B. crenatus* и *E. modestus* показали, что направление течения вообще не оказывает заметного влияния на ориентацию личинок усоногих (Crisp, Stubbings, 1957), хотя некоторые исследователи и пытались впоследствии объяснить полученные ими распределения на основе результатов первых экспериментов Криспа (Otway, Underwood, 1987).

Реальный механизм, приводящий к ориентации взрослых животных каринальной табличкой вниз по течению, представляет собой, по-видимому, разворот карино-ростральной оси тела за счет неравномерного роста на ранних этапах онтогенеза. Эта идея, впервые высказанная Муром (Moore, 1933) при изучении *S. balanoides* получила позже четкое количественное подтверждение для *S. balanoides*, *B. crenatus* и *E. modestus* (Crisp, Stubbings, 1957). Роль дифференциальной смертности в процессе формирования характера распределений животных по углам ориентации по крайней мере для одного вида (*Tessaropora rosea*) оказалась пренебрежимо малой (Otway, Underwood, 1987). Авторы продемонстрировали, что искусственный разворот животного на 90° или 180° относительно естественного положения приводит лишь к уменьшению веса мягких тканей, но не влияет достоверно на выживание и скорость роста раковины. Правда, следует отметить, что эта работа выполнялась на прибойном океаническом побережье и исследователи исходили из того, что усоногие были способны нормально питаться лишь при возвратном течении воды во время прибоя, так как скорость течения при накате слишком велика и побуждает рачков втягивать ловчие аппараты. Если, например, в спокойную погоду животные все-таки могли питаться и в фазе наката, то ожидать уменьшения скорости роста животного после разворота его на 180° едва ли стоило бы.

Практически во всех упомянутых исследованиях, кроме последнего (Otway, Underwood, 1987), речь шла исключительно об ориентации усоногих в однонаправленных

течениях (при этом в последнем, фактически, ситуация сводилась к тому же случаю). С методической точки зрения это достаточно удобно, но результаты оказываются зачастую неприменимы к большинству случаев, встречающихся в природе. В самом деле, неподвижные объекты на дне моря или на литорали чаще всего подвергаются возвратно-поступательным течениям приливов и отливов или прибоя. На горизонтальных поверхностях в литоральной зоне и на достаточной глубине в сублиторали, где ориентирующее действие света на личинку оказывается пренебрежимо малым, двунаправленное движение воды может стать основным фактором, определяющим ориентацию рачков. Как именно в таких условиях будут направлены тела этих животных нам и хотелось бы показать в следующем примере. При этом, так как на литорали охарактеризовать структуру течений технически проще, чем в сублиторали, объектом данной части настоящего исследования был выбран именно литоральный вид - повсеместно распространенный на Белом море *Semibalanus balanoides*. В роли создателя двунаправленных потоков в данном случае выступает накат, так как по сравнению с ним величины приливно-отливных течений на литорали исследуемых акваторий представляются пренебрежимо малыми.

Так как выбор животным определенного положения в потоке связывают с различиями в эффективности питания в зависимости от соотношения направления движения жидкости и направления карино-ростральной оси усоногого, необходимо было уделить внимание наблюдениям за особенностями пищевого поведения *S. balanoides* на беломорской литорали. При этом детальное исследование характера фильтрации у данных усоногих не ставилось автором в качестве основной задачи, так как в целом этот вопрос достаточно подробно разработан (Anderson, Buckle, 1983; Crisp, Southward, 1961; Pullen, La Barbera, 1991; Southward, 1957; Southward, 1955; Trager и др., 1990; Trager и др., 1994). Нас интересовали только те особенности питания, которые делают различные варианты расположения рачка относительно течения в разной степени “выгодными” для него. Все вышесказанное определило постановку следующих задач:

- Определить, как ориентированы рачки *S. balanoides* на горизонтальных поверхностях субстрата.
- Выяснить, чем по характеру ориентации отличаются поселения усоногих с

предположительно разным характером прибойных течений.

- Установить, как изменяется ориентация животных с изменением размера.
- Исследовать пищевое поведение *S. balanoides* на беломорской литорали.
- Попытаться выявить факторы, обуславливающие наблюдаемые закономерности ориентации рачков.

#### 2.4 Анализ многовидовой системы

Насколько закономерна пространственная структура складывающихся сообществ многовидовых комплексов? Насколько возможно ее количественное описание? Опыт изучения эпибиозов, связанных водными макрофитами, показывает, что подробное описание экосистемы позволяет выявить закономерности в размещении многих массовых видов (например, O'Connor и др., 1979).

Комплексы, в которых преобладают усоногие *Balanus balanus* и *Balanus crenatus*, представляют собой достаточно распространенное явление в донных экосистемах Белого моря. Эти рачки поселяются практически на любых жестких типах субстрата и затем, по-видимому, благодаря сравнительно большой продолжительности жизни (Кузнецов, 1964), зачастую занимают доминирующее положение на субстрате (Наумов, Федяков, 1985б; Гришанков, 1995а). Благодаря упомянутым выше особенностям биологии эти животные способны образовывать многоэтажные конструкции, большая площадь поверхности которых привлекает другие виды эпибионтов. Было показано, что в Белом море для консорций, связанных с видами рода *Balanus* в качестве детерминантов, характерно своеобразное население, сходное с населением сростков асцидий (Гришанков, 1995а; 1995б). Есть основания ожидать, что эдифицирующая роль баянусов не сводится лишь к предоставлению поверхности домика потенциальным обрастателям. В качестве фильтраторов, способных питаться как активно, создавая собственный ток жидкости, так и пассивно, улавливая пищевые частицы из внешнего потока (например, Anderson, Southward, 1994; Crisp, Southward, 1961), эти усоногие могут создавать специфические условия для питания, оседания и роста окружающих прикрепленных организмов. Именно



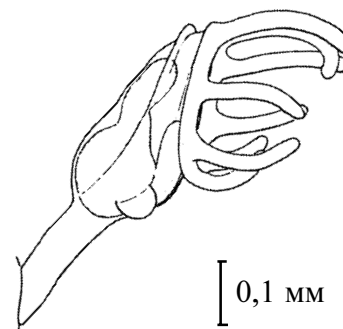
поэтому на примере образованных с их участием комплексов мы попытались опробовать методику количественного описания морфологии достаточно сложной многовидовой системы. Для выявления закономерностей в ее строении нами были поставлены следующие задачи:

- Сравнить население домиков усоногих с населением иных субстратов в пределах друз.
- Сравнить население домиков живых и погибших рачков.
- Выяснить, существуют ли закономерности распределения эпибионтов по центрам различного порядка.
- Сравнить состав прикрепленных организмов, заселяющих домики *Balanus* разного размера.
- Установить характер распределения разных видов эпибионтов по различным участкам поверхности домиков балянусов.
- Попытаться установить природу наблюдаемых закономерностей пространственной организации друз.

### 3. Краткое описание исследованных систем

В силу того, что некоторые из исследуемых нами систем не представляют собой традиционных объектов изучения в морской экологии, мы сочли нужным предварить описание методов кратким очерком состава и строения обсуждаемых в работе комплексов.

Одиночные камптозои *Loxosomella nordgardi* (рис.2) представляют собой организмы, лишенные твердого внешнего скелета. С помощью секрета прикрепительной железы, находящейся в основании стебелька, эти животные удерживаются на субстрате. После оседания планктонной личинки и метаморфоза взрослый организм уже не способен покинуть точку, где он закрепился. Фильтрационный аппарат *L. nordgardi* представлен венчиком из 8



**Рисунок 2.** Внешний вид *Loxosomella nordgardi* (по Ryland, 1961)

щупалец, снабженных крупными ресничками. Ниже венчика у животного закладываются почки, которые по мере созревания отрываются и некоторое время сохраняют подвижность. Морфологически они напоминают взрослых камптозоев. Затем почки закрепляются на поверхности выбранного субстрата.

Колония *Dendrobeatia murrayana* (рис.3) представляет собой систему обызвествленных ригидных дихотомически ветвящихся пластин, каждая из которых состоит из одного слоя зооидов, ориентированных отверстиями на одну из сторон колонии, называемую *фронтальной*. Противоположная сторона, соответственно, обозначается как *базальная*. Проксимально каждая пластина либо сливается с другой, либо достигает субстрата, а дистально заканчивается рядом краевых зооидов, представляющих собой самое молодое поколение в пределах данной пластины. Эти зооиды могут давать дистальные и латеральные почки, благодаря чему и осуществляется краевой рост колонии в целом. Дистальный край пластины мы будем называть *растущим*, если краевые зооиды в его пределах действительно несут развивающиеся почки. Средняя высота зоария составляет около 5 см.

Большая часть зооидов колонии, по видимому, выполняет чисто механическую функцию по поддержанию формы зоария, так как в нижней его части встречаются главным образом кенозооиды, лишенные отверстий. Кроме того, обе стороны колонии большей частью оказываются покрыты мелкими детритными частицами, задерживающимися на бактериальной пленке, покрывающей ее поверхность, а также накапливаемыми различными элементами рельефа зоария: межзооидальными швами, шипами и т.п. При этом “чистыми” обычно оказываются лишь проксимальные участки ветвей, заканчивающихся растущими краями. Кроме аутозооидов и кенозооидов в состав колонии

фото 125\*80


**Рисунок 3.** Внешний вид колонии *Dendrobeatia murrayana*

*Dendrobeatia* входят крупные адвентивные авикулярии типа “птичья голова” (Клюге, 1962), у данного вида расположенные на фронтальной поверхности колонии и встречающиеся на всех зооидах кроме краевых.

Колонии *Dendrobeatia* не является специфическим субстратом для *Circeis armoricana*. Чаще всего эти спирорбиды поселяются на бентосных макрофитах: фукоидах, ламинарии, багрянках (Яковис, 1997). В большинстве случаев их известковые трубки представляют собой плоский завиток, но иногда, скорее всего при недостатке доступной площади, они оказываются “раскрученными” (Яковис, 1997). В этом случае один или несколько оборотов спирали приподнимаются над субстратом.

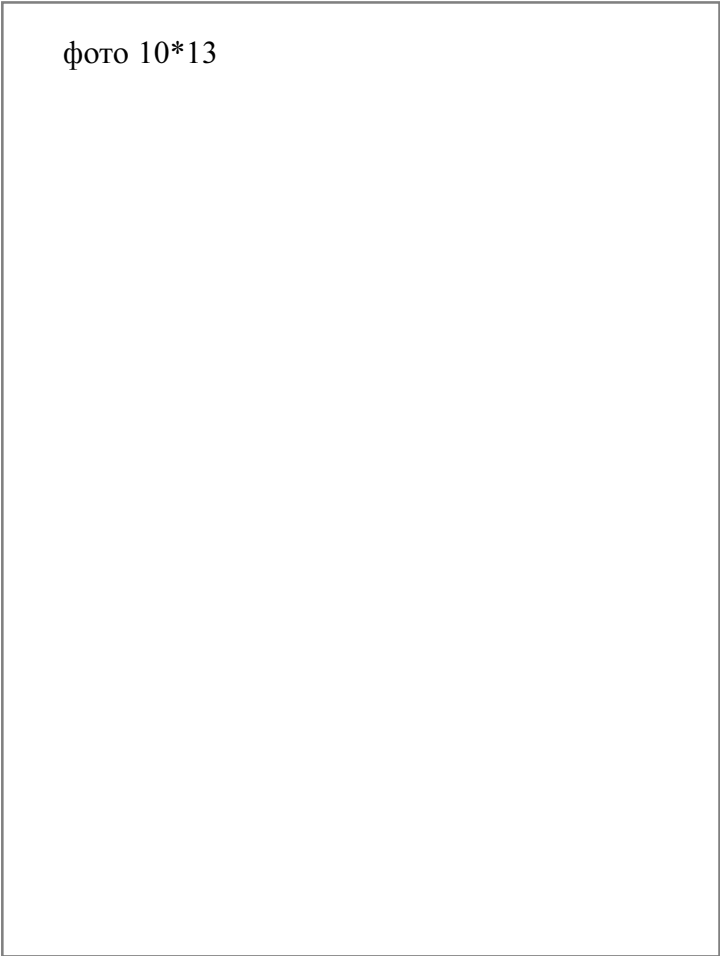
Основой для агрегаций баянусов в Онежском заливе Белого моря, которую мы далее будем называть *первичным субстратом*, могут служить камни, гравий, раковины погибших двустворчатых моллюсков и живые Lamellibranchia: *Chlamys islandicus*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*, а также *Neptunea despecta*

фото 10\*15



**Рисунок 4.** Друза *Balanus crenatus* на раковине *Neptunea despecta*

фото 10\*13



**Рисунок 5.** Эпибионты на домиках *Balanus crenatus*

(Gastropoda). На поверхности первичного субстрата обитало от нескольких экземпляров до нескольких сотен рачков *Balanus balanus* или *B. crenatus*, причем в массе чаще встречались представители последнего вида (рис.4). Кроме этих усоногих, на раковине или камне можно было встретить и других эпибионтов, главным образом мшанок и проростки красных водорослей. Балянусы, как правило, занимали не более половины площади поверхности первичного субстрата.

На поверхности домиков *Balanus* также обитало множество прикрепленных организмов (рис.5). Кроме мшанок и багрянок здесь обычно можно было встретить губок, асцидий и усоногих рачков *Verruca stroemi*. Часто на домиках балянусов селились и сами балянусы. Образующиеся в результате живые конструкции насчитывали до шести “этажей”-концентров.

В некоторых друзах можно было обнаружить растущие на домиках рачков или на первичном субстрате крупные талломы багрянок *Phycodris rubens*, *Phyllophora interrupta* или *Ptilota plumosa*. На поверхности этих растений, в свою очередь, обитали различные эпибионты. Иногда в пределах агрегаций *Balanus* встречались сростки крупных асцидий *Styela rustica* и *Bolthenia echinata*, насчитывавшие более десятка экземпляров.

Максимальные линейные размеры обнаруженных нами друз составляли от 5 до 15 см, в зависимости от размера первичного субстрата.

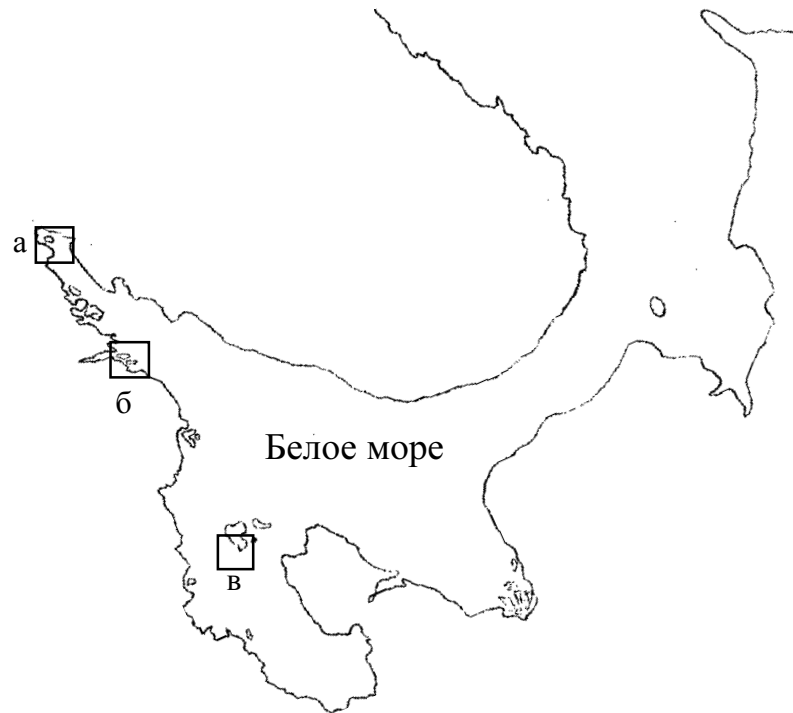
## 4. Материал и методика

### 4.1 Описание районов исследований

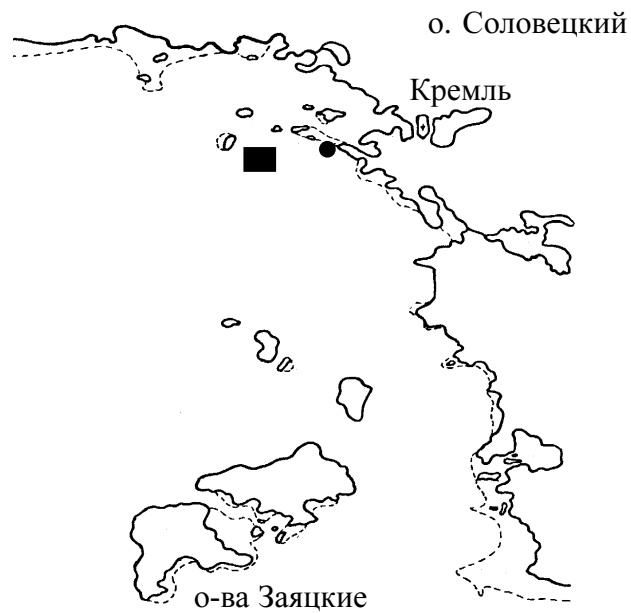
Сборы материала и наблюдения производились в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря. В Онежском заливе сборы осуществляли к юго-западу от Соловецких островов, в пределах акватории Соловецкого залива (рис.6; рис. 7). Благодаря господствующим здесь сильным течениям, на дне доминируют грунты твердого типа, на которых развиваются сообщества, богатые видами животных-фильтраторов, ведущих прикрепленный образ жизни (Гришанков, 1995а; Гришанков и др., в печати). На глубине от 0 до 12 м вблизи берегов зачастую присутствуют илы и заиленные пески. Крупные раковины живых и погибших моллюсков, гравий и камни, часто встречающиеся в такого рода заиленных биотопах, тоже часто бывают заселены различными организмами обрастателями, в особенности усоногими рачками *Balanus crenatus* и различными видами асцидий. Работы по сбору материала здесь производились силами участников Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса СПбГДТЮ.

Ряд сборов и наблюдений был выполнен мной в составе Беломорских экспедиций ЛЭМБ в кутовой части Кандалакшского залива, на литорали острова Ряшков (Северный архипелаг), входящего в состав Кандалакшского Государственного заповедника (рис.6; рис.8). Достаточно типичное для Белого моря население приливно-отливной зоны этого острова и условия его существования достаточно подробно описано в литературе (например, Соколова, 1963; Свешников, 1963).

Часть работ осуществляли в районе губы Чупа (рис.6; рис.9). Литоральные и сублиторальные сборы и съемки здесь выполнялись в окрестностях Морской Биологической станции Санкт-Петербургского Государственного Университета (о. Средний) и Беломорской Биологической станции Зоологического института РАН (мыс Картеш). Система островов со скалистыми или каменистыми берегами образует ряд узких проливов, для которых характерны сильные приливно-отливные течения. Зона фитали здесь богата эпифауной, обрастающей в основном скалы, камни и талломы красных водорослей.



**Рисунок 6.** Расположение районов сбора материала. **а** - о.Ряжков и окрестности; **б** - о.Средний и окрестности; **в** - Соловецкий залив



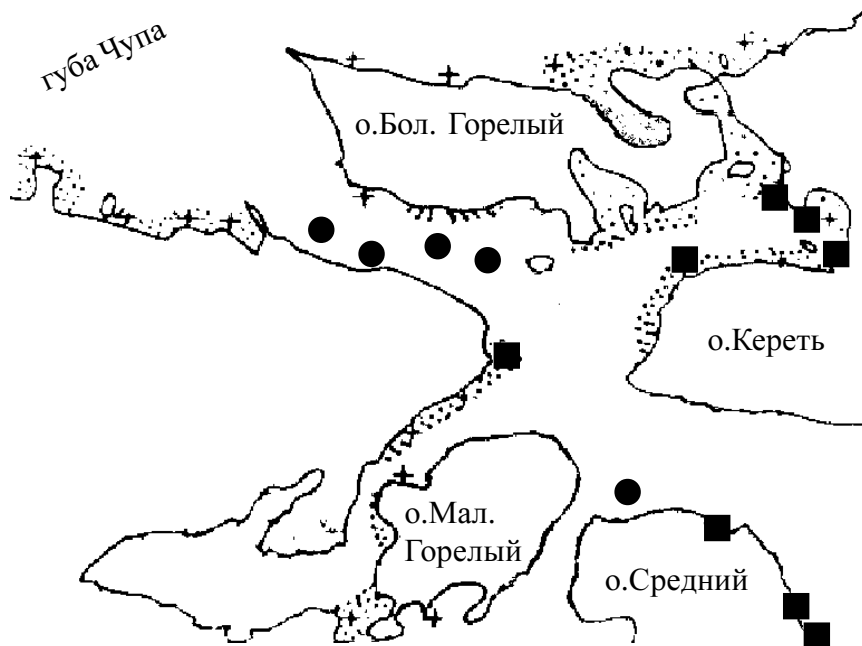
- - район скопления друз *Balanus crenatus*
- - точка сбора колоний *Dendrobeatia murrayana*

**Рисунок 7.** Соловецкий залив



■ - участки, где расположены площадки для учета *Semibalanus balanoides*

**Рисунок 8.** Остров Ряшков



■ - участки, где расположены площадки для учета *Semibalanus balanoides*

● - точки сборов *Loxosomella nordgardi*

**Рисунок 9.** Окрестности о.Средний



#### 4.2 Методика исследования взаимоотношений одиночных *Kamptozoa* и мшанок

Летом 1994-1997 года в сублиторали окрестностей о-ва Средний и мыса Картеш (рис.9) с борта весельной лодки кошкой или с применением легководолазной техники собирали талломы водорослей, главным образом багрянок, примерно одинакового размера. Глубина в местах сборов колебалась от 3 до 15 метров. Вся поверхность таллома каждого встреченного макрофита просматривалась под бинокулярным микроскопом и результаты регистрировалась как разборка отдельной пробы. Для всех встреченных колоний мшанок подсчитывали количество зооидов в колонии и количество прикрепленных к ее поверхности экземпляров *Loxosomella nordgardi*. Кроме того, подсчитывалось и количество *L. nordgardi*, населяющих собственно поверхность таллома водоросли (на иных субстратах, в том числе на теле эпибионтов, принадлежащих к другим таксономическим группам, мы представителей этого вида *Kamptozoa* не встречали). Суммарное проективное покрытие всех видов мшанок оценивалось визуально или с помощью окуляра-сетки с точностью до 10%. Всего было просмотрено 1776 колоний мшанок, обитавших на 50 талломах водорослей из 14 сборов.

Наблюдения за живыми объектами проводились летом 1995-1997 года на МБС СПбГУ (о. Средний). Характер расположения особей *L. nordgardi* на поверхности колоний разных видов Bryozoa, а также особенности движения воды, возникающие в системе питающихся фильтраторов “мшанка-камптозой”, зарисовывали и записывали с помощью бинокулярного микроскопа и портативной бытовой видеокамеры. Для визуализации пищевых токов использовалась суспензия мелких (0.1-0.2 мм размером) частиц древесного угля, которую добавляли в посуду, где содержались живые мшанки.

#### 4.3 Методика изучения структуры поселения *Circeis armoricana* на *Dendrobeatia murrayana*

Колонии *Dendrobeatia murrayana* с обитающими на них червями *Circeis armoricana* были собраны в одной точке Соловецкого залива (Белое море) на выходе из гавани

Благополучия на глубине 7 м (рис.7). Использованный материал представляет собой полную выборку с крупного камня, поднятого кошкой с борта весельной лодки 10.07.93 г. Судя по содержимому сбора, в этом месте на указанной глубине находятся плотные заросли *Laminaria saccharina*.

Колонии мшанки были отделены от субстрата и зафиксированы 4% формалином. В ходе дальнейшей обработки в лаборатории для всех встреченных экземпляров *Circeis armoricana* производилось измерение следующих параметров: числа зооидов до ближайшего дистального края колонии и диаметра завитка (с точностью до 0.1 мм). Если для какого-либо экземпляра *Circeis* первый из этих параметров равен нулю, то это означает, что червь прикреплен к краевому зооиду колонии. Подсчет количества зооидов, отделяющих данную особь от анцеструлы, не был осуществлен, так как этот показатель, будучи использованным в качестве относительной оценки времени, прошедшего с момента оседания, не позволяет привязать результаты к моменту сбора материала. Что касается диаметра завитка, то такая размерная характеристика в популяционных исследованиях спирорбид уже успела стать в какой-то мере традиционной (Ржавский, Бритаев, 1988; Stebbing, 1971б).



**Рисунок 10.** Схема измерения диаметра завитка *Circeis armoricana*

Диаметр завитка измерялся как показано на рисунке 10, с соблюдением показанной на рисунке ориентации устья. Самых молодых червей, трубки которых еще не сформировали первый оборот завитка, условно причисляли к размерному классу 0.2 мм. Для каждой особи *Circeis* отмечалось, раскручена ее трубка или нет (в первом случае экземпляр исключался из количественного анализа), а также имеются ли развивающиеся почки на ближайшем дистальном краю колонии мшанки, т.е. является ли этот край растущим. Дело в том, что оценивать время, прошедшее с момента оседания, можно лишь в последнем случае; ведь если край не растет в момент сбора, то неизвестно, когда именно он прекратил рост. Поэтому экземпляры, оказавшиеся вблизи дистального края колонии, не несущего развивающихся почек, не учитывались в анализе расположения

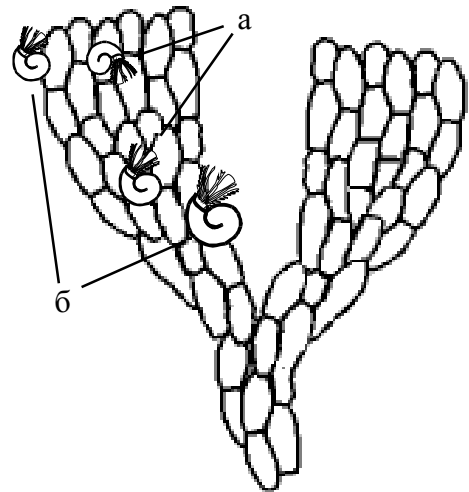
червей вдоль направления роста зоария. Пустые трубки, оставшиеся от недавно погибших червей, описывались точно таким же образом, как и живые особи. Раздельно учитывали экземпляры, занимающие “центральное” положение (прикрепленные к зооидам, латерально граничащим с парой соседей; рис.11а) и “краевое” (соответствующие зоиды имеют только одного латерального соседа; рис.11б). Так как все обследованное поселение *Dendrobeatia* представляет собой, скорее всего, клон, состоящий из “кустиков”, соединенных трубчатыми кенозооидами (что напоминает куртину у некоторых цветковых растений), то разделить индивидуальные колонии не удалось, и весь материал был обработан как одна выборка.

Всего промерено 257 экземпляров *Circeis armoricana*.

Для случайно отобранной части ветвей зоария была измерена протяженность (в зооидах) дистального краевого участка, свободного от налета детрита; измерялась, кроме того, ширина растущего края (тоже в зооидах). Эти данные были необходимы для оценки соотношения площадей, предоставляемых для эпибионтов совокупностями центральных и краевых зооидов.

Летом 1996 года при содержании колоний *Dendrobeatia* в лаборатории на МБС СПбГУ был установлен разброс значений диаметра венчика щупалец и высоты расправленного лофофора для зооидов этой мшанки. Совокупность этих данных позволяет, хотя и достаточно грубо, сравнить размеры пищеуловительных аппаратов мшанок и спирорбид. Данные о приблизительном диаметре венчика щупалец у последних и его высоте в расправленном состоянии были получены из лабораторных наблюдений за *Circeis armoricana* на ББС ЗИН РАН в ноябре 1994 года и на МБС СББГУ летом 1995 года. Там же удалось пронаблюдать пищевое поведение червей, используя для визуализации перемещения воды и пищевых частиц суспензию мелкодисперсного угля (см. также 4.2).

Все наблюдения и измерения производились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1, МБС-9 или МБС-10 и окуляра-микрометра.



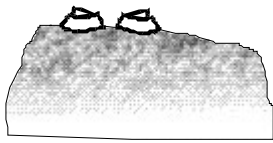
**Рисунок 11.** Расположение *Circeis armoricana* на колонии *Dendrobeatia murrayana*: **а** - “центральное”; **б** - “краевое”

#### 4.4 Методика изучения ориентации *Semibalanus balanoides*

Сбор материала производился в августе-сентябре 1994 года на литорали острова Ряшков (рис.8), островов Керетского архипелага (рис.9) и мыса Картеш (Кандалакшский залив Белого моря). Животные учитывались на площадках, заложенных на верхней горизонтальной поверхности валунов и скал в местах скопления рачков (рис.12). По возможности мы старались избежать наличия борозд или иных неровностей. Размеры площадки подбирались по критерию обеспечения достаточного объема выборки, который в среднем составлял 245 экземпляров на пробу. Всего было обработано 83 таких пробы. Кроме того, мы проанализировали еще 9 выборок, удовлетворяющих следующим специфическим условиям: соответствующие учетные площадки располагались на плоском горизонтальном дне неглубоких трещин на поверхности скал (рис.13). Пробы первого типа мы будем впоследствии называть “открытыми”, а второго - “закрытыми” площадками.

У каждого экземпляра *S. balanoides* измерялась длина апертуры в карино-ростральном направлении. Это традиционная размерная характеристика, часто используемая при исследовании усоногих и наиболее правдоподобно отражающая возраст животных (Barnes, Powell, 1950; Otway, Underwood, 1987). Измерение производилось с точностью до одного миллиметра. Кроме того, измерялся с учетом знака угол между лучом *rostrum-carina* и заранее выбранным для всей пробы нулевым направлением с точностью до  $10^\circ$ . Нулевое направление выбиралось следующим образом: для открытых площадок оно соответствовало визуально определяемому лучу море-суша, а для закрытых было направлено от моря строго вдоль трещины (рис.13). В этом случае оно, на наш взгляд, должно было отражать преимущественное направление движения воды при накате. Измерение углов производилось при помощи кольцевого транспортира с прозрачной шкалой. В результате каждая площадка была охарактеризована серией круговых (циклических) распределений, построенных для каждого размерного класса. Визуально такие распределения мы будем в дальнейшем изображать в виде круговых графов (подобных розам ветров, например см. рис.14) (Batschelet, 1981). Так как распределения имели преимущественно аксиальный характер (то есть были бимодальными с расстоянием между пиками около  $180^\circ$ ) то перед оценкой разброса распределения осуществлялась

фото 10\*15



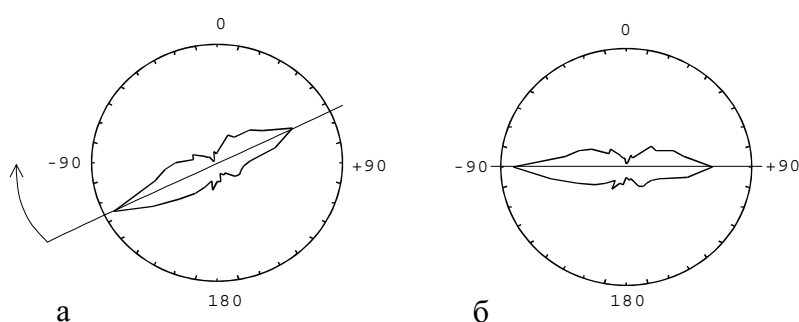
**Рисунок 12.** Пример "открытой" площадки для учета *Semibalanus balanoides*. Рачки расположены на верхней плоской горизонтальной поверхности камня.

фото 10\*15



**Рисунок 13.** Пример "закрытой" площадки для учета *Semibalanus balanoides*. Рачки расположены на плоском горизонтальном дне трещины в скале.

операция удвоения углов, что приводило его к унимодальному (Batschelet, 1981). Эта процедура сводится к суммированию частот для направлений, отличающихся друг от друга на  $180^\circ$ . Перед суммированием данных для нескольких площадок осуществлялось вращение нулевого направления каждой из них. Поворот выполнялся таким образом, чтобы ось, для которой сумма соответствующей ей пары противоположных классов максимальна, приняла положение  $-90^\circ/+90^\circ$  (рис.14). Эта операция уменьшила искажения суммарного распределения, связанные с визуальным определением нулевого направления для исходных площадок.



**Рисунок 14.** Коррекция распределений углов ориентации перед их суммированием: **а** -исходное распределение; **б** - результат коррекции.

Прижизненные наблюдения за питанием животных производились в природе в июле-сентябре 1994 года на Соловецких островах и на ББС СПбГУ (о. Средний, Кандалакшский залив). В аквариуме животные наблюдались на ББС ЗИН РАН (м. Картеш, Кандалакшский залив). Для имитации действия внешних течений в лабораторных условиях использовалась подача жидкости в через стеклянную трубку диаметром около 4 мм, причем скорость течения можно было грубо (с точностью до 0,5 см/с) определять по продвижению через трубку пузырьков воздуха, скорость которых примерно соответствует таковой для течения, возникающего вблизи сопла. Направление же можно было регулировать, ориентируя трубку по транспорту.

#### 4.5 Методы изучения структуры эпибиоза, связанного с друзами сублиторальных усоногих

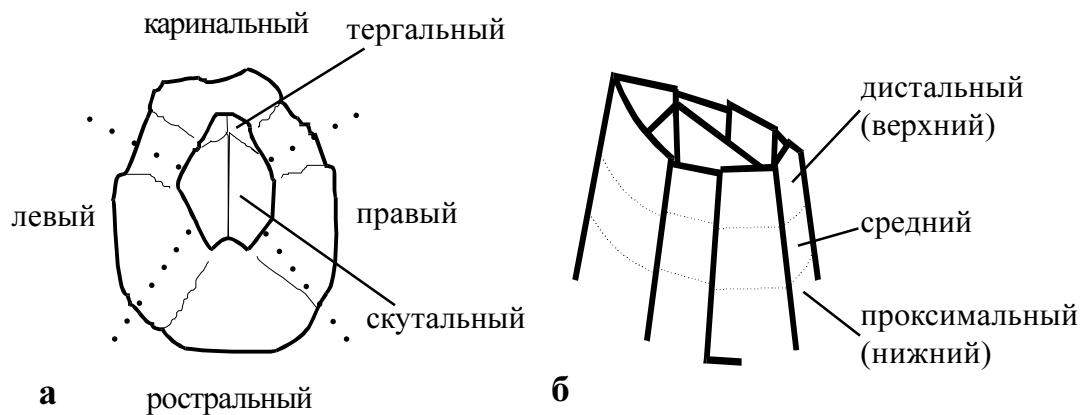
Структура сообщества, связанного с друзами сублиторальных усоногих, анализировалась на материале 40 дражных станций. В 1994-95 г.г. драгирование осуществляли по всей территории Соловецкого залива, а в 1996-97 г.г. на специально выбранном участке, где друзы оказались наиболее обильны (рис.7). Сборы производили на глубине от 11 до 40 м на промытых и заиленных грунтах.

Из 20 станций извлекали и исследовали отдельные агрегации *Balanus*, регистрируя для каждой тип первичного субстрата. Каждая такая друза рассматривалась как одна проба, при разборке которой учитывали всех эпибионтов, принадлежащих к макробентосу. Из каждой дражной станции выбирали и разбирали все встреченные в ней друзы, на которых не было обнаружено механических повреждений (таковых было большинство, так как большая часть агрегаций *Balanus crenatus* встретились в станциях с илистым или илисто-песчаным грунтом). Из 99 собранных друз 79 представляли собой агрегации *Balanus crenatus*, в связи с чем мы и остановились на анализе последних. Объем выборки друз *B. balanus* мы сочли недостаточным для подробного исследования их пространственной организации.

Для каждого экземпляра или колонии обрастателя указывали ряд параметров. Если эпибионт был прикреплен к первичному субстрату, то отмечался его вид, а также, в случае если основой друзы являлась створка раковины погибшего моллюска, та ее сторона, к которой обрастатель был прикреплен - верхняя или нижняя. Из двух сторон верхней при этом считалась та, на которой была сосредоточена большая часть усоногих рачков *Balanus crenatus*.. Этот признак, по видимому, можно считать достаточно надежным (см., например, Наумов, Федяков, 1985). Отдельно учитывали живых представителей эпифауны и остатки погибших (известковые скелеты колоний мшанок, не содержащие мягких тканей животных домики усоногих и трубки червей).

В случае если эпибионт обитал на поверхности домика *Balanus*, то для такого экземпляра или колонии регистрировали значительно больше параметров. Во-первых, указывали положение обрастателя в виде *сектора* и *пояса*. Первый показатель отражает

расположение эпибионта относительно карино-ростральной оси *Balanus*. Различали *каринальный*, *ростральный*, *левый* и *правый* сектора, а также сектора, соответствующие *тергуму* и *скутуму* (рис.15а). Первые четыре сектора, на которые условно делилась при разборке внешняя поверхность домика рачка, выбирались в соответствии с требованием равенства площадей. В силу этого их границы, как правило, не соответствовали швам, разделяющим таблички, из которых построен домик. В случае, если обрастатель занимал положение, соответствующее границе секторов, то регистрировалась S экземпляра в первом и S экземпляра во втором секторе. В качестве точки на прикрепительной поверхности эпибионта, относительно которой делалось заключение о его расположении, визуально выбирался центр его тела или колонии. Последнее справедливо и для второй использованной “координаты” - *пояса*. На три пояса домик *Balanus* делился по вертикали, т.е. в направлении перпендикуляра, восстановленного к поверхности субстрата. По ходу удаления от края апертуры различали *верхний* (дистальный), *средний* и *нижний* (проксимальный) пояса приблизительно (визуально) равной площади (рис.15б).



**Рисунок 15.** Схема деления поверхности домика *Balanus* на сектора (а) и пояса (б).

Во-вторых, отмечали, представлен ли эпибионт живым или погибшим экземпляром.

В-третьих, регистрировался ряд характеристик *базибии*, то есть того усюного рачка, на чьей поверхности обитал описываемый обрастатель, в том числе *длина апертуры* и *порядок центра*. Смысл первого показателя в качестве оценки возраста Cirripedia уже обсуждался в главе 4.4. Эпибионт, прикрепленный к первичному субстрату, представляет собой *детерминант* консорции, его эпибионты составляют центр I порядка, их эпибионты принадлежат к центру II порядка и так далее (рис.16; см.

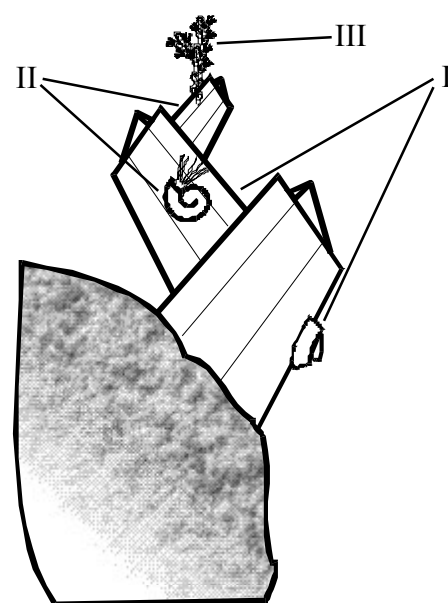


Работнов, 1992).

Если описываемый экземпляр был представлен рачком *Balanus crenatus* или *Balanus balanus*, то для него, кроме того, регистрировалась длина его собственной апертуры.

Из 20 станций отдельные друзы не извлекались. При их разборке производился учет всех обрастателей, встреченных на домиках *Balanus*. Для каждого экземпляра отмечали положение на поверхности домика (сектор и пояс), длину апертуры, вид и концентр хозяина, а также его состояние (живой рачок или пустой домик). У баянусов, помимо вышеперечисленного, измеряли длину его собственной апертуры. Для каждой станции было зарегистрировано количество экземпляров обрастателей каждого вида, встреченных на ракуше, гравии и камнях. Этот материал был использован как дополнительный при анализе распределения обрастателей по поверхности домика рачков, а также при сравнении обитателей поверхности живых и погибших усонюгих.

Мы не учитывали эпибионтов, обитавших не на поверхности домиков баянусов и не на первичном субстрате. В наших сборах альтернативным субстратом для прикрепленных организмов часто служили талломы красных водорослей, однако исследование структуры связанного с ними эпибиоза не входило в наши задачи.



**Рисунок 16.** Эпибионты, входящие в состав концентров первого (I), второго (II) и третьего (III) порядка.

Представители ряда систематических групп (а именно губки, некоторые гидроидные полипы и мшанки) в силу того, что установка их видовой принадлежности связана с рядом методических сложностей, к моменту написания работы оказались не определены или определены лишь частично. Не всегда удавалось установить систематическую принадлежность поврежденных и ювенильных колоний мшанок. В силу этого, ряд результатов приводится для таксонов ранга рода и старше.

Все наблюдения и измерения производились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1, МБС-9 или МБС-10.

#### 4.6 *Использованные статистические методы*

Для вычисленных частот, где необходимо, рассчитывали ошибки по формуле

$$Sp = \sqrt{p(1-p)/N},$$

где  $p$  - частота, а  $N$  - объем выборки (Животовский, 1991). В случае анализа многовидовых систем учитывали только те виды, встречаемость которых втрое или более раз превосходила свою ошибку (Животовский, 1991). Исключенные виды далее мы будем называть *редкими*. Такая редукция зачастую используется при исследовании бентосных сообществ (Гришанков, 1995а; Lie, Kelley, 1970; Нинбург, 1985). Для нормализации распределения частот перед применением параметрических методов или парным сравнением использовали арксинус-преобразование

$$\varphi = 2 \arcsin \sqrt{(n+3/8)(N+3/4)},$$

где  $n$  - количество встреч вида,  $N$  - объем выборки (Животовский, 1991). Парное сравнение  $\varphi$ -преобразованных частот производили с помощью F-критерия Фишера

$$F_{\varphi_1 - \varphi_2} = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \cdot \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2},$$

где  $\varphi_1, \varphi_2$  - преобразованные частоты, а  $N_1$  и  $N_2$  - объемы соответствующих выборок (Лакин, 1973).

При сравнении частотных распределений, в том числе распределений эпибионтов по секторам домика *Balanus*, был использован критерий  $\chi^2$  (например, Терентьев, Ростова, 1977).

Коэффициенты корреляции рассчитывали по формуле Браве-Пирсона. Для сравнения средних значений, а также для оценки значимости коэффициентов корреляции, мы пользовались t-критерием Стьюдента (Терентьев, Ростова, 1977). Для принятия решения о достоверности различий в качестве критического принимали уровень значимости  $p=0,05$ , а в некоторых, специально оговоренных в тексте случаях -  $p=0,1$ .

В качестве меры разброса углов ориентации была использована специально разработанная для круговых распределений величина угловой дисперсии (angular variance, Batschelet, 1981). Проверку гипотезы о равномерности распределения углов осуществляли с помощью теста Рейли (Rayleigh test, Batschelet, 1981).

## 5. Благодарности и поддержка

Мне хотелось бы выразить свою искреннюю признательность всем тем, кто помогал мне в сборе материала, в том числе И.Антипенко и Н.Свежовой (СПбГУ). В сборе материала, использованного в данной работе, в разной степени принимали участие многие школьники - участники XXIX-XXXIII Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса СПбГДТЮ, которым я также глубоко признателен. Особенно мне хотелось бы поблагодарить А.Афонькину, А.Николаеву и Д.Николаеву за их помощь при разборке проб.

За постоянную поддержку, предоставленные собственные материалы и множество ценных советов я чрезвычайно благодарен С.Багрову и Н.Шунатовой (СПбГУ).

Работа экспедиций, в ходе которых была собрана большая часть материала для данной работы, была бы немыслима без всестороннего содействия администрации и сотрудников Кандалакшского Государственного заповедника и Соловецкого историко-архитектурного музея-заповедника, на территории которых мы проводим полевые исследования. Организацией нашей полевой работы на заповедных территориях мы более всего обязаны В.В.Бианки, Н.С.Бойко (КГЗ), Е.А. и Н.В.Черенковым (МБС МГУ) и Ю.А.Гендлину. Мне хотелось бы также поблагодарить А.Д.Наумова и В.В.Федякова (ББС ЗИН РАН), обеспечивших для меня возможность работы на Беломорской биологической станции ЗИН РАН.

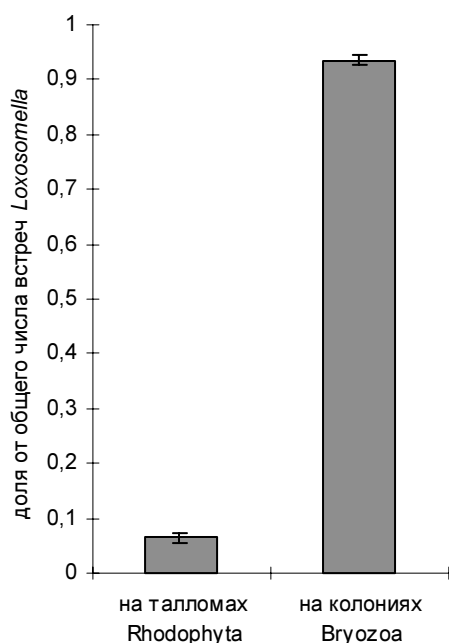
Я особенно глубоко благодарен за многолетнюю помощь, ценные советы и замечания моим учителям и руководителям - Е.А.Нинбургу (СПбГДТЮ), А.В.Гришанкову и Д.А.Добровольскому (СПбГУ). Отдельно я хотел бы выразить признательность своим коллегам А.Артемяевой, А.Полоскину, В.Хайтову и М.Фокину (СПбГУ) за вольное и невольное соучастие во всех моих начинаниях.

Данное исследование поддержано рядом грантов, в том числе: грантами фонда Дж.Сороса и института "Открытое общество" по программе "Соросовский студент" s96-837 (1996) и s97-1711 (1997); именной стипендией Санкт-Петербургского Общества естествоиспытателей (1996) и грантами Фонда поддержки молодых ученых при мэрии Санкт-Петербурга (1996 и 1997).

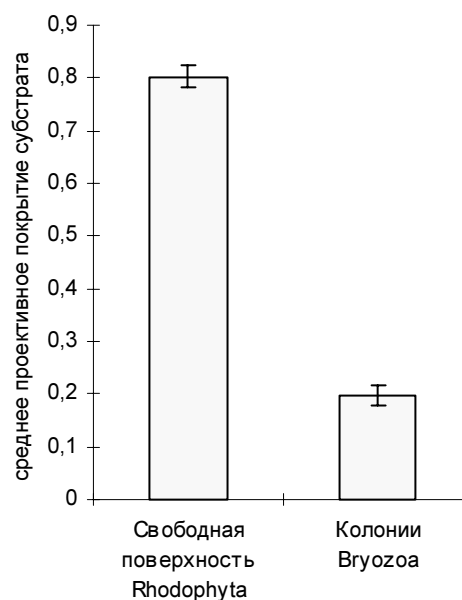
## 6. Структура поселения *Loxosomella nordgardi* на колониях мшанок

### 6.1 Результаты

На обследованных субстратах было обнаружено 1145 экземпляров одиночных Камптозоа. Нам удалось установить, что доля особей *L. nordgardi*, встреченных на поверхности обследованных колоний мшанок ( $93,5 \pm 0,70\%$ ) достоверно выше доли камптозой, найденных на талломах водорослей ( $6,5 \pm 0,70\%$ ). Если учесть разницу площадей просмотренной поверхности мшанок и макрофитов, то можно заключить, что на единицу площади субстрата приходится в 60 раз больше *Loxosomella* для Bryozoa, нежели для багрянок (рис.17). Такое соотношение получается, если разделить долю животных, встреченных на данном типе субстрата, на среднее проективное покрытие поверхности последнего, составившее  $19,7 \pm 2,16\%$  для мшанок и, соответственно,  $80,3 \pm 2,16\%$  для свободной от них поверхности багрянок (рис.18). Особи *L. nordgardi*, встреченные нами непосредственно на талломах водорослей, никогда не были крупными и не имели почек на поздних стадиях развития.



**Рисунок 17.** Распределение *Loxosomella nordgardi* по типу субстрата.



**Рисунок 18.** Соотношение проективных покрытий субстратов, заселяемых *Loxosomella nordgardi*.

Всего один экземпляр *L. nordgardi* был найден на погибшей колонии; во всех остальных случаях эти животные были обнаружены в той части живых колоний мшанок, где присутствовали питающиеся аутозоиды. Неудивительно, что доля встреч, приходящихся на живые зоарии (99,9%) достоверно превышает таковую для погибших (0,1%). В случае заселения камптозоями тех представителей Bryozoa, которые обладают однослойными кустистыми колониями, особи *Loxosomella* занимают только фронтальную поверхность, на которую обращены отверстия зооидов и полипиды мшанки. Из более чем двухсот экземпляров *L. nordgardi*, встреченных на таких колониях, ни один не был обнаружен на противоположной, базальной стороне.

Из 19 видов Bryozoa, встреченных нами достаточно часто, некоторые демонстрируют

**Таблица 1.**

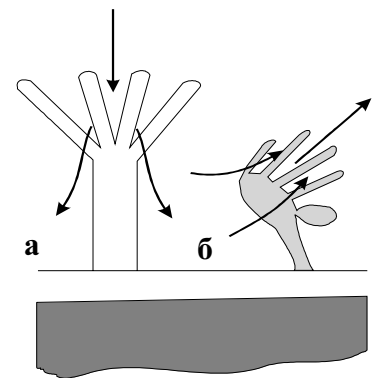
Экстенсивность и интенсивность заселения колоний разных видов Bryozoa камптозоями

| Название вида                          | Встречаемость | Количество колоний | Доля колоний, где встречена <i>L. nordgardi</i> | Всего зооидов | Всего <i>L. nordgardi</i> | Кол-во <i>L. nordgardi</i> на одну колонию | Средний диаметр венчика (мм) | Средний размер колонии (кол. зооидов) |
|--|---------------|--------------------|---|---------------|---------------------------|--|------------------------------|---------------------------------------|
| <b>Buskia nitiens</b>                  | 0,14 ± 0,049  | 26                 | 0,00 ± 0,034                                    | 706           | 0                         |  | 0,35                         | 27,2                                  |
| <b>Lichenopora verrucaria</b>          | 0,46 ± 0,070  | 215                | 0,00 ± 0,005                                    | 2501          | 0                         |  | 0,4                          | 11,6                                  |
| <b>Tubulipora sp.</b>                  | 0,46 ± 0,070  | 152                | 0,00 ± 0,006                                    | 317           | 0                         |  | 0,4                          | 2,1                                   |
| <b>Celleporella hyalina</b>            | 0,06 ± 0,034  | 149                | 0,01 ± 0,007                                    | 2827          | 1                         | 1,0  | 0,37                         | 19,0                                  |
| <b>Cribrilina annulata</b>             | 0,66 ± 0,067  | 270                | 0,01 ± 0,006                                    | 4106          | 5                         | 1,7  | 0,67                         | 15,2                                  |
| <b>Crisiella producta</b>              | 0,76 ± 0,060  | 269                | 0,01 ± 0,006                                    | 769           | 9                         | 3,0  | 0,35                         | 2,9                                   |
| <b>Crisia sp.</b>                      | 0,42 ± 0,070  | 154                | 0,02 ± 0,011                                    | 1835          | 3                         | 1,0  | 0,35                         | 11,9                                  |
| <b>Calloporidae juv. sp.</b>           | 0,12 ± 0,046  | 19                 | 0,11 ± 0,070                                    | 120           | 5                         | 2,5  |                              | 6,3                                   |
| <b>Hippoporina reticulato-punctata</b> | 0,28 ± 0,063  | 23                 | 0,13 ± 0,070                                    | 716           | 6                         | 2,0  | 0,67                         | 31,1                                  |
| <b>Electra pilosa</b>                  | 0,24 ± 0,060  | 22                 | 0,14 ± 0,073                                    | 1910          | 3                         | 1,0  | 0,5                          | 86,8                                  |
| <b>Callopora craticula</b>             | 0,56 ± 0,070  | 175                | 0,17 ± 0,028                                    | 5685          | 82                        | 2,8  | 0,4                          | 32,5                                  |
| <b>Rhaphostomella ovata</b>            | 0,42 ± 0,070  | 39                 | 0,21 ± 0,065                                    | 5380          | 11                        | 1,4  | 0,6                          | 137,9                                 |
| <b>Callopora aurita</b>                | 0,08 ± 0,038  | 14                 | 0,21 ± 0,110                                    | 583           | 29                        | 9,7  | 0,5                          | 41,6                                  |
| <b>Scrupocellaria arctica</b>          | 0,22 ± 0,059  | 15                 | 0,27 ± 0,114                                    | 609           | >500                      |  | 0,8                          | 40,6                                  |
| <b>Rhaphostomella radiatula</b>        | 0,18 ± 0,054  | 14                 | 0,29 ± 0,121                                    | 545           | 12                        | 3,0  |                              | 38,9                                  |
| <b>Rhaphostomella bilaminata</b>       | 0,22 ± 0,059  | 28                 | 0,32 ± 0,088                                    | 1296          | 16                        | 1,8  | 0,6                          | 46,3                                  |
| <b>Hippoporina propinqua</b>           | 0,20 ± 0,057  | 12                 | 0,33 ± 0,136                                    | 516           | 75                        | 18,8                                       | 0,7                          | 43,0                                  |
| <b>Tegella armifera</b>                | 0,24 ± 0,060  | 17                 | 0,35 ± 0,116                                    | 1462          | 152                       | 25,3                                       | 0,65                         | 86,0                                  |
| <b>Arctonula arctica</b>               | 0,58 ± 0,070  | 92                 | 0,41 ± 0,051                                    | 6562          | 510                       | 13,4                                       | 0,8                          | 71,3                                  |
| Dendrobeatia fruticosa                 | 0,02 ± 0,020  | 1                  | 1,00 ± 0,236                                    | 450           | 207                       | 207,0                                      |                              | 450,0                                 |
| Tricellaria gracilis                   | 0,02 ± 0,020  | 1                  | 1,00 ± 0,236                                    |               | >500                      |  |                              |                                       |

**Жирным шрифтом** выделены названия видов, встречаемость которых превышает свою ошибку более чем в три раза

относительно высокую частоту заселения их колоний представителями одиночных Kamptozoa: *Rhaphostomella ovata*, *Rh. radiatula*, *Rh. bilaminata*, *Hippoporina propinqua*, *Arctonula arctica*, *Callopora aurita*, *C. craticula*, *Tegella armifera* и *Scrupocellaria arctica* (Cheilostomata). *Tricellaria gracilis* и *Dendrobeatia fruticosa* (Cheilostomata) встречены лишь однократно, но количество экземпляров *Loxosomella*, приходящихся на один зооид мшанки в их колониях оказалось весьма значительным (табл.1). Существует также несколько обычных для исследованной акватории видов Bryozoa, которые, по-видимому, практически не привлекают камптозоев: *Lichenopora verrucaria*, *Tubulipora sp.*, *Crisiella producta*, *Crisia sp.* (Cyclostomata), *Buskia nitiens* (Stenostomata), *Cribrilina annulata* и *Celleporella hyalina* (Cheilostomata). Некоторые другие распространенные виды, такие как *Electra pilosa* и *Hippoporina reticulato-punctata* (Cheilostomata) заселяются представителями *Loxosomella* лишь изредка (табл.1).

*Loxosomella*, как и другие Kamptozoa (Atkins, 1932), с точки зрения гидродинамического режима питания существенно отличается от зооида Bryozoa. Биение ресничек на щупальцах полипида мшанок организовано таким образом, что вода сначала попадает из облавливаемого объема внутрь венчика, а потом покидает его, стекая между щупалец по направлению к субстрату или к поверхности колонии (рис.19а). Особь Kamptozoa демонстрирует противоположный характер пищевых



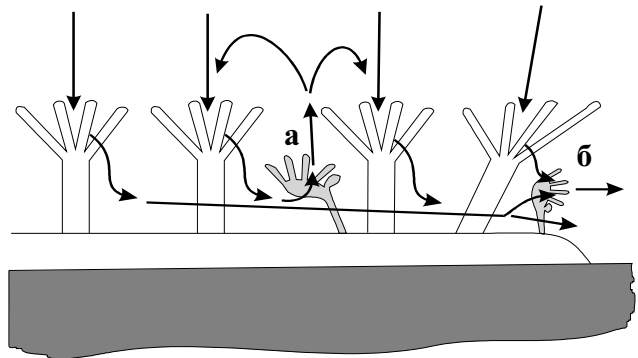
**Рисунок 19.** Токи воды, создаваемые при питании полипидом мшанки (а) и одиночным камптозоем (б)

токов. Здесь вода попадает внутрь венчика, собираясь со всех сторон и проходя между щупальцами, а затем покидает его в виде единого отводящего потока (рис.19б). Изложенные представления об организации питания в этих группах животных необходимы для понимания дальнейших результатов.

По нашим наблюдениям, взрослые *L. nordgardi* в высоту не превышают S расправленного полипида тех видов мшанок, на которых они встречаются в массе (например, *Arctonula arctica*). Вследствие этого, в корковой колонии мшанки-хозяина *Loxosomella* занимает нижний относительно поверхности зоария “ярус”, тогда как щупальца мшанки оказываются в верхнем (рис.20). Биение ресничек на щупальцах

мшанки создает приводящий ток воды, которая поступает из пространства над колонией и проходит сквозь венчики в пространство под ними. Здесь поток частично достигает границы колонии, формируя колониальный сток, а частично (вблизи особи Камптозоа) проходит между щупалец *Loxosomella* и, дважды профильтрованный, возвращается в пространство над колонией (рис.20а).

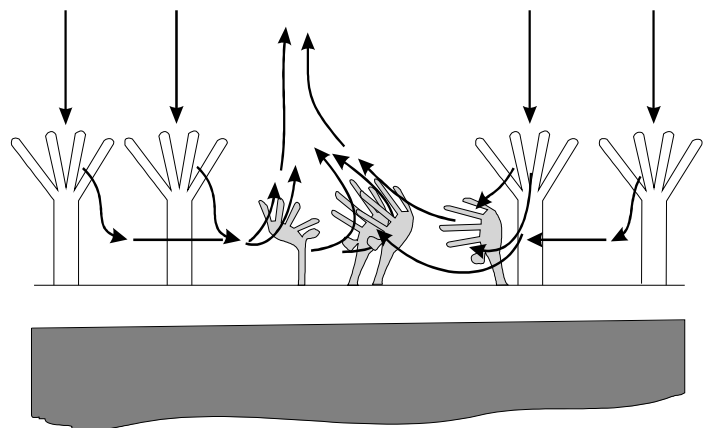
Молодые экземпляры *L. nordgardi*, по нашим наблюдениям, обычно прикрепляются в районе растущего края колонии на поверхности формирующихся в процессе почкования зооидов мшанки, где наблюдается наиболее сильный ток жидкости. Их венчики щупалец оказываются направлены вдоль



**Рисунок 20.** Схема размещения и питания *Loxosomella nordgardi* на поверхности колонии мшанки: а - в центральной части; б - на периферии

субстрата, при этом кончики последних обращены от центра колонии. Таким образом, животные получают возможность фильтровать покидающую зоарий воду (рис.20б). На небольших участках в центральной части некоторых корковых колоний (таких как *Tegella armifera*, *Callopora aurita* и *Rhaphostomella bilaminata*), лишенных питающихся полипидов, были обнаружены скопления, насчитывающие от 3 до 10 экземпляров *L. nordgardi*. Здесь камптозои располагаются так, что формируют достаточно интенсивный локальный восходящий ток воды (рис.21).

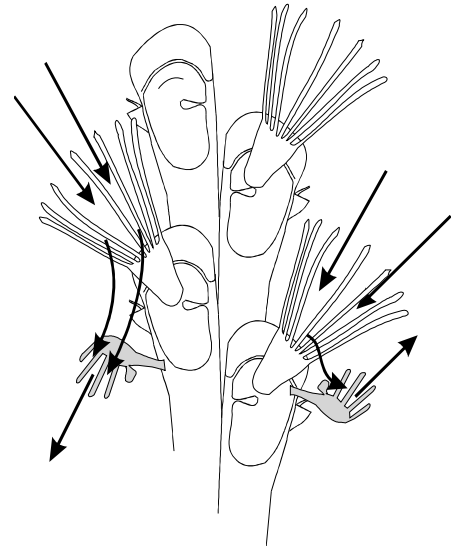
Что касается обитателей кустистых колоний мшанок, то эти особи *L. nordgardi* обычно занимают различные участки на латеральных и фронтальных стенках зооидов вокруг питающихся полипидов, разворачивая свои венчики



**Рисунок 21.** Организация питания в скоплениях *Loxosomella nordgardi*, занимающих свободные от питающихся полипидов участки колоний Bryozoa.

щупалец таким образом, чтобы захватывать жидкость, стекающую между щупалец мшанки (рис.22).

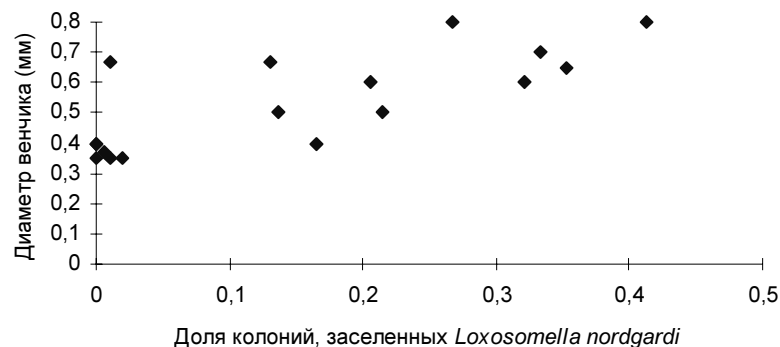
Нам удалось наблюдать, что при почковании *Loxosomella* отделившиеся от родительского организма почки ползают по поверхности субстрата, зачастую прикрепляясь к той же колонии, на которой обитает отпочковавшая их особь, или к соседней.



**Рисунок 22.** Схема размещения и питания *Loxosomella nordgardi* на колонии кустистой мшанки *Scrupocellaria arctica*

## 6.2 Обсуждение

Особенности топического распределения *L. nordgardi* можно попытаться объяснить, сравнивая экстенсивность заселения (долю заселенных колоний) для разных видов хозяев и размеры полипидов для этих видов мшанок (рис.23). Виды с большим средним диаметром лофофора, например *Arctonula arctica* или *Scrupocellaria arctica*, обычно привлекают камптозой, в то время как мшанки с мелкими полипидами и короткими щупальцами, такие как круглоотверстные (*Cyclostomata*) и некоторые другие (*Buskia nitiens* - *Stenostomata*, *Celleporella hyalina* - *Cheilostomata*). Между средним диаметром венчика щупалец и экстенсивностью заселения *Loxosomella* для разных видов мшанок обнаружена положительная корреляция ( $r=0,76\pm 0,098$ ), достоверно отличающаяся от нуля. Нужно



**Рисунок 23.** Зависимость доли колоний, заселенных *Loxosomella nordgardi*, от среднего диаметра венчика щупалец для разных видов Bryozoa.



отметить, что доля заселенных камптозоями колоний положительно коррелирует и со средним количеством зооидов в колонии данного вида Bryozoa ( $r=0,60\pm 0,152$ ). Это значение также достоверно отличается от нуля. На самом деле, группа видов мшанок, практически не привлекающих симбионтов, включает в себя представителей разных таксономических групп (Cyclostomata, Stenostomata и Cheilostomata). Единственная общая их черта, отличающая этих мшанок от остальных, относительно привлекательных для *L. nordgardi* форм, - это маленький размер полипидов. Единственным исключением из этого правила является *Cribrilina annulata*. Несмотря на наличие сравнительно крупного полипида, представители данного вида несут симбионтов чрезвычайно редко. Из рассмотренных параметров от остальных Cheilostomata *Cribrilina annulata* отличается как раз средним размером колонии. Обычно зоарии этой мшанки чрезвычайно мелки.

Локализация *Loxosomella* в пределах колоний Bryozoa и обнаруженная схема циркуляции воды в данной системе “обрастатель-субстрат” указывают на тесную зависимость Камптозоа от пищевых токов их хозяев. Вероятно, эти организмы не способны самостоятельно приводить воду в движение со скоростью, достаточной для их успешного питания. Оба фактора, скоррелированных с экстенсивностью заселения колоний камптозоями (средний диаметр лофофора и средний размер колонии), так или иначе отражают гидродинамическую обстановку на поверхности зоария. Чем крупнее полипиды и чем больше зооидов в колонии, тем больший объем жидкости она перекачивает в единицу времени. Вся эта жидкость поступает в колонию с площади, пропорциональной количеству зооидов в ней, а покидает зоарий по краям, длина которых пропорциональна корню квадратному из площади колонии. Таким образом, пассивный фильтратор, роль которого играет *Loxosomella*, находящийся, например, на периферии зоария и фильтрующий его сток (рис.20б), выигрывает в скорости обтекающего его потока, поселяясь в более крупной колонии.

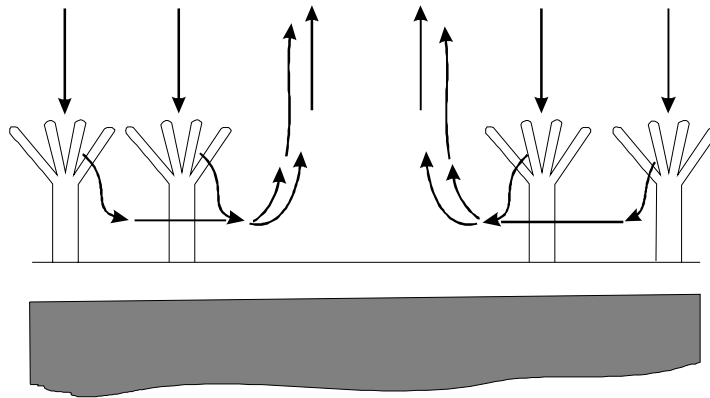
Механизм, обеспечивающий избирательное заселение потенциальных субстратов одиночными Камптозоа, остается неизвестным. Здесь может играть роль как избирательное оседание личинок, так и дифференциальная репродукция. Трудно представить, хотя подобное явление и возможно, что личинка химически различает разные виды мшанок, оказывая предпочтение лишь тем, на колониях которых потенциально

лучшие условия питания для взрослых животных. На наш взгляд, скорее всего, в сочетании со способностью отличать представителей Bryozoa от других субстратов, личинка обладает *реофилией*, позволяющей ей выбрать наиболее интенсивно фильтрующие колонии. Основная масса *L. nordgardi*, по-видимому, появляется на свет в результате почкования. Неспособность прокормиться в степени, достаточной для его успешного завершения, может существенно ограничивать интенсивность заселения слабо пригодных для обитания участков. Нужно отметить, что те мшанки, колонии которых достаточно часто заселяются камптозоями, демонстрируют и относительно высокую интенсивность заселения (количество экземпляров *Loxosomella*, приходящееся на один зооид заселенной колонии).

Обратим теперь внимание на особенность условий, в которых оказывается особь *L. nordgardi*, обитающая на поверхности колонии мшанки. Вся вода, которая поступает на ее фильтрационный аппарат, к этому времени уже один раз профильтрована каким-либо полипидом хозяина. То, что исследуемые животные оказываются способны при этом успешно питаться, указывает на непереносимое наличие хотя бы одного из двух обстоятельств. Либо пищевые частицы, пригодные для обоих фильтраторов, находятся в облавливаемом мшанкой пространстве в избытке, либо Камптозоа и Bryozoa употребляют в пищу достаточно различные фракции сестона. В пользу последнего утверждения говорят данные о морфологических отличиях ресничного аппарата в этих группах животных. Известно, что реснички на щупальцах Камптозоа значительно длиннее, чем у мшанок (Nielsen, 1976). Такие различия могут говорить о возможной пищевой сегрегации представителей двух указанных таксонов при совместном поселении, например по размеру потребляемых частиц.

Известно, что наличие свободных от питающихся полипидов зон в пределах колонии представляет собой характерную черту многих видов корковых Bryozoa. Было показано, что такие зоны несут существенную функциональную нагрузку в организации питания мшанок. Благодаря отсутствию на данных участках зоария входящих токов воды, которые создаются биением ресничек на щупальцах полипидов, жидкость здесь двигается в восходящем направлении, удаляясь от поверхности колонии (рис.24). Такие структуры, обычно встречающиеся в крупных корковых колониях мшанок, получили название *дымоходов* (chimneys, Cook, 1977; Cook, Chimonides, 1980). Дело в том, что при достижении

определенных размеров колония Bryozoa уже не может обеспечить удаление всей профильтрованной жидкости с помощью периферического стока. Дымоходы создают дополнительный сток, выравнивая водный баланс питающейся мшанки. Обнаруженные нами скопления *Loxosomella* на лишенных питающихся полипидов участках колоний представляют собой полный функциональный аналог дымоходов, деятельность которых “усилена” фильтрационной активностью камптозой. Данное явление, на наш взгляд, свидетельствует о глубокой интеграции изучаемых эпибионтов в сложно организованный процесс питания колоний Bryozoa.



**Рисунок 24.** Схема функционирования “дымохода” в корковой колонии Bryozoa (по Cook, Chimonides, 1980, с изменениями).

Приведенные факты свидетельствуют, что структура системы, которую образует *Loxosomella nordgardi* и часто заселяемые ею виды мшанок, закономерно повторяется в силу облигатного характера взаимодействий между этими фильтраторами. Их связывают не только топические, но и, по-видимому, трофические отношения, причем характер последних указывает на достаточно узкую специализацию симбионтов. Все это можно рассматривать как демонстрацию ряда механизмов, представляющих собой природу субстратных связей.

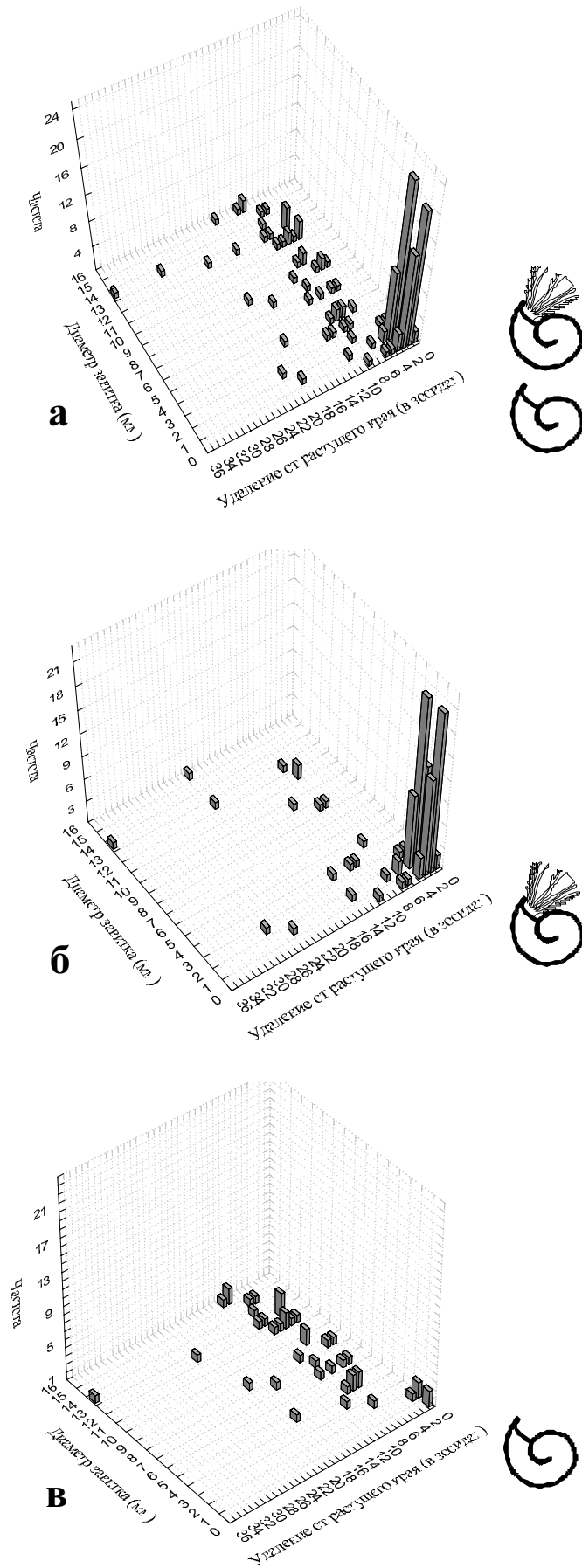
## 7. Структура поселения *Circeis armoricana* на колониях *Dendrobeatia murrayana*

### 7.1 Результаты

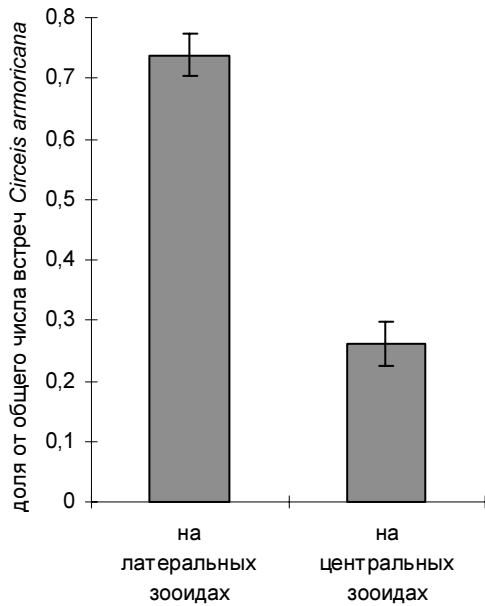
Полученное частотное распределение *Circeis armoricana* по расстоянию до растущего края колонии и диаметру завитка графически представлено на рис.25. Наиболее заметная особенность распределения заключается в том, что подавляющее большинство представителей двух первых размерных классов (0.2-0.3 мм) сосредоточено вблизи растущего края колонии, а именно на зооидах четырех - шести последних генераций. Здесь практически отсутствуют трубки, оставшиеся от погибших червей (рис.25в). Доля живых цирцеисов, сосредоточенных на зооидах четырех последних генераций, составляет  $0,82 \pm 0,037$  от общего их числа (рис.26). Средний диаметр завитка живых червей, встреченных на этом участке, равен  $0,26 \pm 0,006$  мм.

Кроме того, следует отметить достаточно четко выраженную группу экземпляров разного размера, сосредоточенную на удалении пять - одиннадцать зооидов от кончиков веточек. Части веточек, удаленные от растущих кончиков на расстояние одиннадцать - пятнадцать зооидов, полностью свободны от червей, а далее присутствует несколько крупных живых и мелких погибших животных, занимающих с шестнадцатого по двадцать первый зооид, если считать от растущего края.

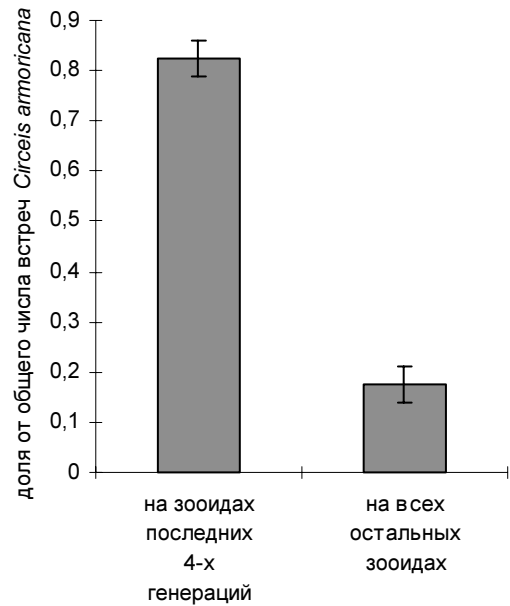
Обратимся теперь к другому аспекту пространственной структуры поселения. Все обнаруженные черви были отмечены на базальной и латеральных поверхностях ветвей колонии, ни один из них не был обнаружен на фронтальной стороне, где располагаются отверстия зооидов. Было выяснено, что на зооидах, занимающих латеральное положение, то есть вблизи боковых поверхностей веточки и собственно на них, сосредоточено  $0,74 \pm 0,036$  от числа всех цирцеисов, в то время как на базальной стороне всех остальных зооидов (будем называть их далее *центральными*) обитают лишь оставшиеся  $0,26 \pm 0,036$  (рис.27). Доли общего количества червей, заселяющих данные участки, достоверно отличаются друг от друга. Как уже было замечено, большая часть цирцесов, в особенности молодых, обитает на поверхности зооидов последних четырех-шести генераций. Площади, предоставляемые эпибионтам латеральными и центральными зооидами в этой части



**Рисунок 25.** Распределение *Circeis armoricana* по диаметру завитка и расстоянию от кончиков веточек *Dendrobeatia murrayana*. **а** - живые черви и пустые трубки; **б** - только живые черви; **в** - только пустые трубки.



**Рисунок 26.** Сравнение латеральных и центральных зооидов в колонии *Dendrobeatia murrayana* по числу встреченных *Circeis armoricana*.



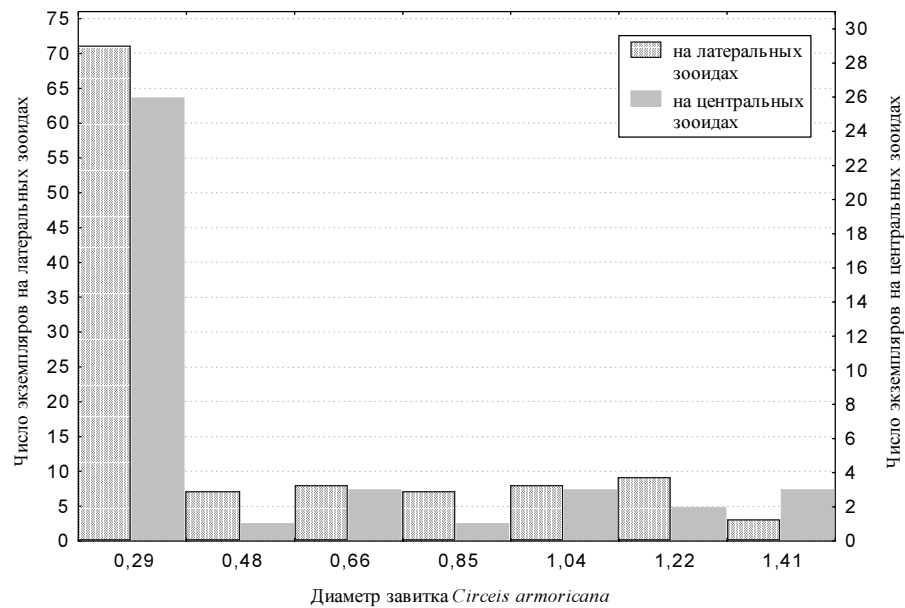
**Рисунок 27.** Сравнение кончиков веточек *Dendrobeatia murrayana* с остальной частью колонии по числу встреченных *Circeis armoricana*.

колонии можно оценить как приблизительно равные. Действительно, по нашим данным, на 10 зооидов, расположенных латерально, здесь приходится в среднем  $19 \pm 1,6$  зооидов, расположенных центрально. Но у первых одна из латеральных стенок доступна для оседающих личинок червей, тогда как вторые предоставляют только базальную. Таким образом, *Circeis armoricana* преимущественно селятся на базальной и латеральных сторонах зооидов по краям веточек, избегая центральной части базальной поверхности.

Размерные структуры *C. armoricana* на боковых и центральных участках колонии (рис.28) не демонстрируют статистически значимых отличий (критерий  $\chi^2$ ). Доля погибших червей также не отличается для этих двух локализаций (она составляет  $0,29 \pm 0,043$  для латерально расположенных и  $0,30 \pm 0,072$  для центрально расположенных цирцеисов).

## 7.2 Обсуждение результатов

Наиболее характерной чертой обнаруженного нами распределения червей по длине веточек представляется концентрация молодежи на их кончиках, на поверхности зооидов



**Рисунок 28.** Сравнение размерной структуры *Circeis armoricana*, встреченных на латеральных и центральных зооидах колонии *Dendrobeatia murrayana*.

последних четырех-шести генераций (рис.25; рис.26). По литературным данным оседающие нектохеты *Circeis armoricana* имеют длину около 250 мкм (Свешников, 1978) и сразу после оседания продуцируют “Г”-образную трубку (Оксов, Ошурков, Шилин, 1987). Именно эту стадию мы относим к размерному классу 0.2 мм. Следовательно, в поисках объяснения такому характеру распределения *Circeis* следует, прежде всего, обратить внимание на поведение личинки этого вида при оседании.

Нужно сказать, что для данного вида вообще характерно оседание на молодые части тех способных к росту живых организмов, которые его представители используют в качестве субстрата. Дирнбергер (Dirnberger, 1990) обнаружил данный эффект при изучении характера оседания *Circeis armoricana* (в данной работе автор использует синоним *Spirorbis spirillum*) на листья литорального цветкового растения *Thalassia testudinum*. Личинки явно предпочитали оседать вблизи зоны роста, у основания листьев. Автор объясняет данный феномен отрицательным фототаксисом личинок непосредственно перед попаданием на субстрат, а также вероятным гидродинамическим эффектом, связанным с особенностями распределения водных масс, обтекающих пластину листа. Ни одно из этих объяснений в нашем случае, по-видимому, не применимо. Что касается первого, то линейные размеры зоария *Dendrobeatia* на порядок меньше таковых для *Thalassia*, и, на наш взгляд, в

особенности при учете вероятного присутствия затеняющих пластин ламинарии, влиянием фототаксиса здесь, скорее всего, можно пренебречь. Если же и допустить воздействие этого фактора, то тогда придется признать, что кончики веточек колонии мшанки, расположенные выше ее основания, оказались освещены слабее, нежели основание колонии. Никаких оснований считать, что это так, у нас нет. По поводу второго объяснения следует заметить, что, несмотря на то, что и лист растения, и отдельная ветвь мшанки имеют пластинчатую форму и, следовательно, должны достаточно сходным образом организовывать гидродинамический режим, в нашем случае цирцеисы оседают на свободный конец этого пластинчатого образования, а не на прикрепленный, как отмечено у Дирнбергера.

Пытаясь объяснить сходное поведение личинок мшанок и некоторых многощетинковых червей из семейства Spirorbidae, проявляющееся при оседании на талломы *Laminaria digitata*, Стеббинг (Stebbing, 1972) указывал на то, что, по-видимому, определяющую роль здесь играет характер поверхности потенциального субстрата. Мы же предполагаем, что в данном случае наиболее важной оказывается степень развития на поверхности микрообрастания и степень ее загрязнения детритными частицами. Действительно, в обсуждаемом нами случае черви по ходу оседания заселяют как раз ту зону колонии, в которой микрообрастание развито слабо и зооиды меньше покрыты детритом. Средняя длина дистальных участков зоария, которые по указанному признаку визуально отличаются от остальной его части, составляет 3-4 зооида. Именно там и сосредоточен максимум молодежи спирорбид. На дистальных участках, где отсутствуют развивающиеся почки, молодые черви практически не отмечены - кончики этих веток всегда обрастают и накапливают детрит. Такая особенность оседания *Circeis armoricana* может быть связана с неспособностью нектохеты закрепиться на "загрязненной" поверхности. Предложенный механизм принципиально применим к заселению обрастателями любого постоянно растущего субстрата. Ведь чем старше участок, тем больше времени он подвергается загрязнению оседающими детритными частицами, и тем больше элементов микрообрастания, плотность которых также пропорциональна возрасту субстрата, способствует их задержанию и накоплению.

Существует еще одно свойство кончиков ветвей колонии, отличающее эти участки



зоария от других. Именно в этих местах сосредоточены питающиеся полипиды, которые мшанка высовывает, приступая к фильтрации. Такой характер размещения питающихся полипидов показан и для другого вида кустистой мшанки, *Bugula stolonifera* (Okamura, 1984). Во-первых, фильтрационная активность *Dendrobeatia* в этой зоне может в некоторой степени препятствовать загрязнению базальной поверхности колонии частицами детрита благодаря свойственной мшанкам способности к самоочистке (McKinney, Jackson, 1991). Во-вторых, личинки *Circeis* могут и непосредственно выбирать участок, где присутствуют микротечения. Вообще говоря, известен пример активного поиска личинкой бентосного беспозвоночного участков для оседания с повышенной гидродинамической напряженностью. Речь идет о циприсовидных личинках усоногих рачков. Для них подобный эффект был экспериментально продемонстрирован Крипом (Crisp, 1955). Однако для спирорбид подобная реофильность не показана. Кроме того, данное предположение не объясняет особенностей оседания *C. armoricana* на поверхность других растущих живых организмов. Вероятно, гипотеза, предполагающая выбор личинками участков субстрата, наиболее свободных от частиц детрита и задерживающего их микрообрастания, меньше всего противоречит наблюдаемым и описанным в литературе фактам.

Для того, чтобы объяснить наличие других групп особей *Circeis*, которые можно выделить, анализируя распределение, иллюстрируемое рисунком 25, мы предлагаем учесть особенности жизненного цикла этих животных. Мы исходили из естественного, на наш взгляд, предположения, что, вне зависимости от механизма, ее обеспечивающего, тенденция к оседанию личинок на растущий край колонии постоянно присуща *Circeis armoricana*. Тогда, при условии что разные ветви зоария растут с приблизительно одинаковой скоростью, становится справедливым следующее утверждение: чем старше червь, тем больше его удаление от растущего края и наоборот. Сроки оседания цирцеисов изучались в Кандалакшском заливе Белого моря Оксовым и соавторами (1987). По их данным, основанным на трехлетних наблюдениях, первые личинки появляются в планктоне 23-28 июня, заселяют доступные субстраты и дают генерацию червей, у которых эмбрионы в трубках созревают к осени. В конце августа - начале сентября наблюдался массовый выход личинок этого второго летнего поколения, оседание которых продолжался

до середины октября. Сведения о двух пиках оседания, характерных для данного вида кольцецов, существуют, кроме того, для Карибского моря (Dirnberger, 1990), где черви в основном оседают с марта по середину июля и с сентября по ноябрь. Таким образом, данная особенность достаточно характерна для *Circeis armoricana*.

Руководствуясь этими сведениями, попытаемся проанализировать картину распределения, представленного на рис.25. Молодь, занимающая зону, приуроченную к последним 4-6 генерациям зооидов, скорее всего является продуктом первого летнего пика оседания. Сроки сбора материала (10 июля) не противоречат этому утверждению. Судя по всему, пики оседания *Circeis* в Соловках несколько смещены на более поздний срок по отношению к таковым в Кандалакшском заливе. Это легко объяснить относительно медленным прогреванием водных масс на открытой акватории, каковую представляет собой Соловецкий залив.

Достаточно четко оформленную группу особей, приуроченную к зоне, занимающей с пятого по одиннадцатый зооиды, если считать от края, в соответствии с вышеперечисленными особенностями жизненного цикла *C. armoricana*, следует трактовать как представителей осеннего поколения 1992 года (предыдущего по отношению к году, когда собирался материал). Но такая трактовка оставляет необъясненными ряд фактов. Нетрудно заметить, что, несмотря на наличие четких границ, данная группа, во-первых, характеризуется широчайшим спектром варьирования особей по размеру и, во-вторых, занимает при этом весьма компактную зону по длине веточек. Такое сочетание можно объяснить предположив, с одной стороны, что осенний пик оседания на самом деле достаточно сильно растянут, а с другой - что колония мшанки сильно замедляет скорость роста на зимне-весенний период. Затем, в начале лета, она возобновляет почкование, предоставляя личинкам *Circeis* дополнительную площадь для оседания, и появляется скопление молоди, сконцентрированное на растущем краю. Если считать приведенное рассуждение справедливым, то приходится признать, что цирцеисы сохраняют способность к росту (очень крупные живые экземпляры встречаются уже на уровне пятого зооида от растущего края) в зимние и весенние месяцы. Конечно, не исключено, что требования к среде у *Circeis* и *Dendrobeania* отличаются настолько, что первые способны расти весной, а вторые нет. Джи (Gee, 1967), например, указывает на уменьшение скорости

роста у *Spirorbis rupestris* в январе-марте в 3 раза по отношению к летней. С другой стороны, рост зоария мшанки в это время может вообще останавливаться. Стеббинг (Stebbing, 1971a) отмечает наличие колец нарастания у многолетних экземпляров *Flustra foliacea*, что свидетельствует о значительных сезонных изменениях скорости роста. Кузнецов (1941) также указывает на зимнюю остановку роста, характерную для некоторых видов мшанок.

В то же время можно предложить наблюдаемым фактам и другое объяснение. Предположим, что прирост колонии мшанки происходит следующим образом: в течение какого-то промежутка времени у каждой веточки чередуются периоды роста и покоя. Например, зимой и весной растет только часть веточек. В этом случае суммарный эффект, регистрируемый при анализе колонии или всего поселения в целом, должен будет соответствовать наблюдаемой картине распределения червей. Располагая только единовременно собранным материалом, нельзя отдать предпочтение ни одной из этих гипотез. Возможно, в дальнейшем удастся найти убедительные доказательства справедливости одной из них.

Следующую немногочисленную группу особей *C. armoricana*, занимающую зону, удаленную от края веточек на 16-21 зооид, можно рассматривать как продукт первого пика оседания 1992 года, то есть как поколение с возрастом примерно в один год. При этом в пользу такой трактовки говорит принадлежность к данной группе самых крупных живых экземпляров *Circeis*. По поводу экземпляров с диаметром завитка 0.3-0.4 мм, оказавшимися в той же зоне, остается лишь предположить, что это те немногие экземпляры, личинки которых когда-то “ошиблись” при поиске места оседания, или, согласно предложенной выше гипотезе, каким-то образом сумели закрепиться в “загрязненной” зоне (не исключено, что там могли встретиться относительно свободные от частиц детрита участки). Что касается разброса по размеру нескольких пустых трубок, встреченных в этой зоне, то здесь, по-видимому, нет никакого противоречия: мы не знаем, в течение какого времени сохраняются эти известковые образования, и, следовательно, у нас нет оснований сомневаться в том, что наиболее мелкие обнаруженные здесь трубки принадлежат червям, погибшим достаточно давно. На самом деле, небольшой объем обсуждаемой группы не дает нам оснований для чрезмерно подробного обсуждения ее природы.

Попытка сделать заключение о возрасте цирцеисов, встреченных на еще более удаленных от растущего края зооидах, автору кажется по меньшей мере неосторожным. На данный момент можно лишь с достаточной степенью уверенности утверждать, что в поселении реально имеются живые особи, достигающие возраста 1+.

По данным о предположительной возрастной структуре *Circeis* становится возможной попытка оценить возраст колонии мшанки. Если считать годовой прирост постоянным, то, приняв во внимание, что колония в среднем насчитывает около 45 генераций зооидов, мы можем предположить, что возраст составляет около трех лет (годовой прирост взят как количество зооидов, разделяющее зоны веточек, предположительно заселенные червями, осевшими во время начала первых пиков оседания 1992-го и 1993-его годов, то есть, приблизительно, расстояние между двадцатым и пятым зооидами, если считать от растущего края ветви). Учитывая, что, по представлениям Стеббинга (Stebbing, 1971a), колонии *Flustra foliacea* в Северной Атлантике могут развиваться в течение 10 лет, полученное значение возраста вполне может соответствовать действительности.

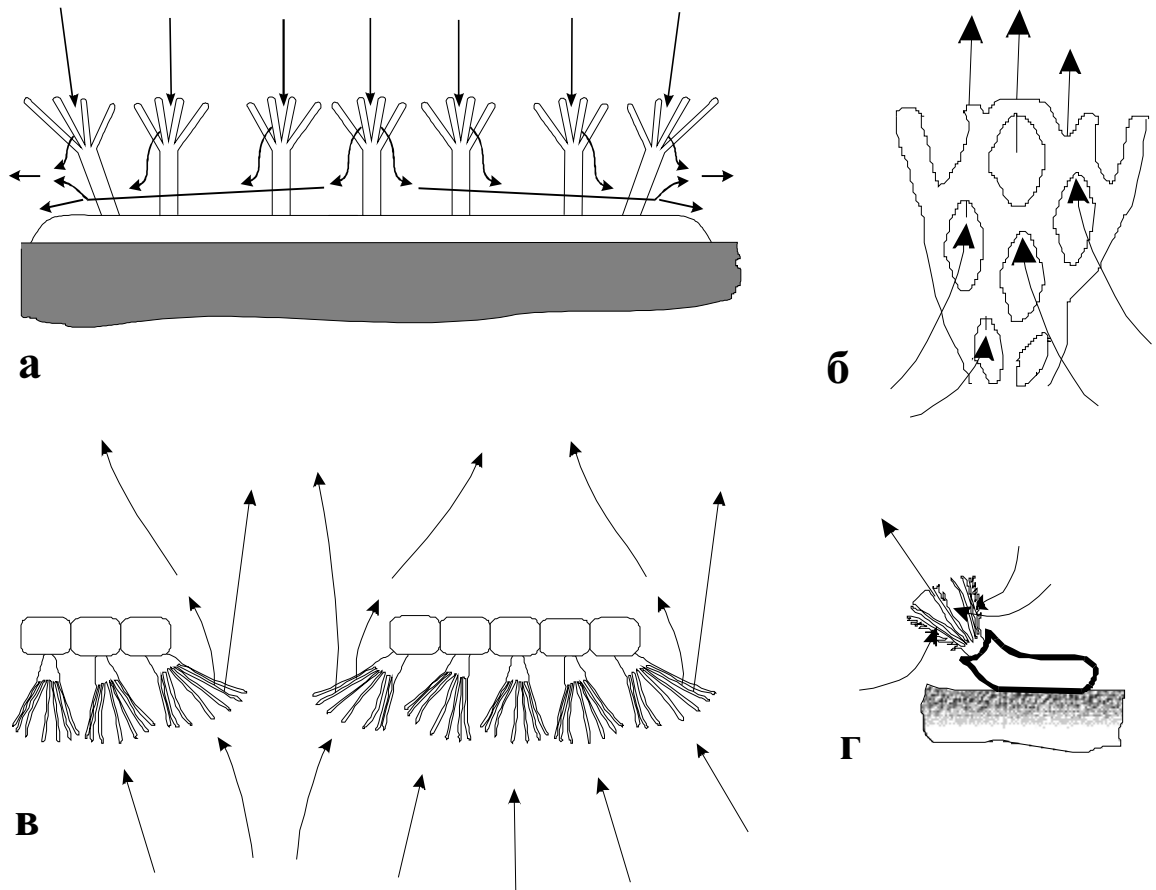
Обсудим теперь возможные причины, вызывающие преимущественное поселение цирцеисов на латеральных зооидах колонии *Dendrobeatia*. В чем вообще заключаются особенности первого микроместообитания по отношению ко второму? Во-первых края веточек могут быть освещены иначе, нежели их базальная поверхность. Так как последняя в природе обращена вниз, к субстрату, то больше света должно попадать на латеральные участки. Вместе с тем, как уже выяснено, личинка *C. armoricana* демонстрирует перед оседанием отрицательный фототаксис (Dirnberger, 1990). Результатом такой избирательности могло бы быть распределение червей, противоположное наблюдаемому. Следовательно, необходимо отыскать иное объяснение.

Наблюдаемое явление может быть обусловлено взаимодействием колец и мшанки в ходе их питания, которое организовано по типу фильтрации. Для того, чтобы обсуждать возможный характер и последствия такой интерференции, следует познакомиться с тем, как именно организовано питание у этих эпибионтов. Рассмотрим вначале способ питания мшанок.

Когда отдельный зооид фильтрует, то синхронизированное биение ресничек его лофофора заставляет воду внутри венчика двигаться вниз, к ротовому отверстию, а затем

через щели между щупальцами отбрасывает ее наружу (см. главу 6) Организация пищевых токов колоний мшанок определяется характером расположения в них зооидов, то есть, в сущности, формой роста данного вида. Наиболее подробно вопрос о режиме питания различных Bryozoa разработан Кук с соавторами (Cook, 1977; Cook, Chimonides, 1980). В небольших корковых колониях вода устремляется вниз перпендикулярно поверхности зоария, проходит между щупальцами полипидов и дальше движется вдоль этой поверхности до края колонии, где и выбрасывается параллельно субстрату (рис.29а). У более крупных колоний формируются специальные участки, в пределах которых организуются восходящие токи, разгружающие край зоария, уже неспособный справиться со “сбросом” жидкости (Cook, 1977). В той же работе обсуждается гидродинамический режим, характерный для кустистой однослойной пластинчатой мшанки *Sertella sp.*, которая, по-видимому, достаточно сильно напоминает *Dendrobeatia*, но имеет сетчатую бокаловидную форму колонии (рис.29б). Фронтальная сторона у нее находится снаружи. Отмечен следующий факт: щупальца полипидов краевых зооидов при питании отгибаются параллельно плоскости ветви в пространство между ветвями. Этот же эффект наблюдал МакКинни (McKinney, 1989) на двухслойной пластинчатой мшанке *Schizotheca serratimargo*. В результате, в случае с *Sertella* формируются мощные микропотоки, направленные в промежутки между ветвями перпендикулярно последним, причем таким образом, что фронтальная сторона колонии ориентирована в направлении, противоположном направлению потока (рис.29в). Кук отмечает, что его скорость составляет около 1 мм/с. Колония, подобная *Dendrobeatia*, вероятно, должна демонстрировать сходный характер пищевых микротечений.

Цетлин (1992) указывает, что процесс питания в трех родственных семействах сидячих многощетинковых червей Sabellidae, Serpulidae и Spirorbidae организован одинаково. Из работ, посвященных изучению пищевого поведения сабеллид, можно заключить, что эти черви, как и описанные в предыдущей главе камптозои, по организации пищевых токов жидкости напоминают зооид мшанки с точностью до наоборот. Распростертые в стороны перистые щупальца с помощью ресничных желобков организуют входящие токи, направленные снаружи вовнутрь венчика (Johansson, 1927; Riisgard, Ivarsson, 1990). При этом пищевые частицы задерживаются и транспортируются к ротовому отверстию червя,



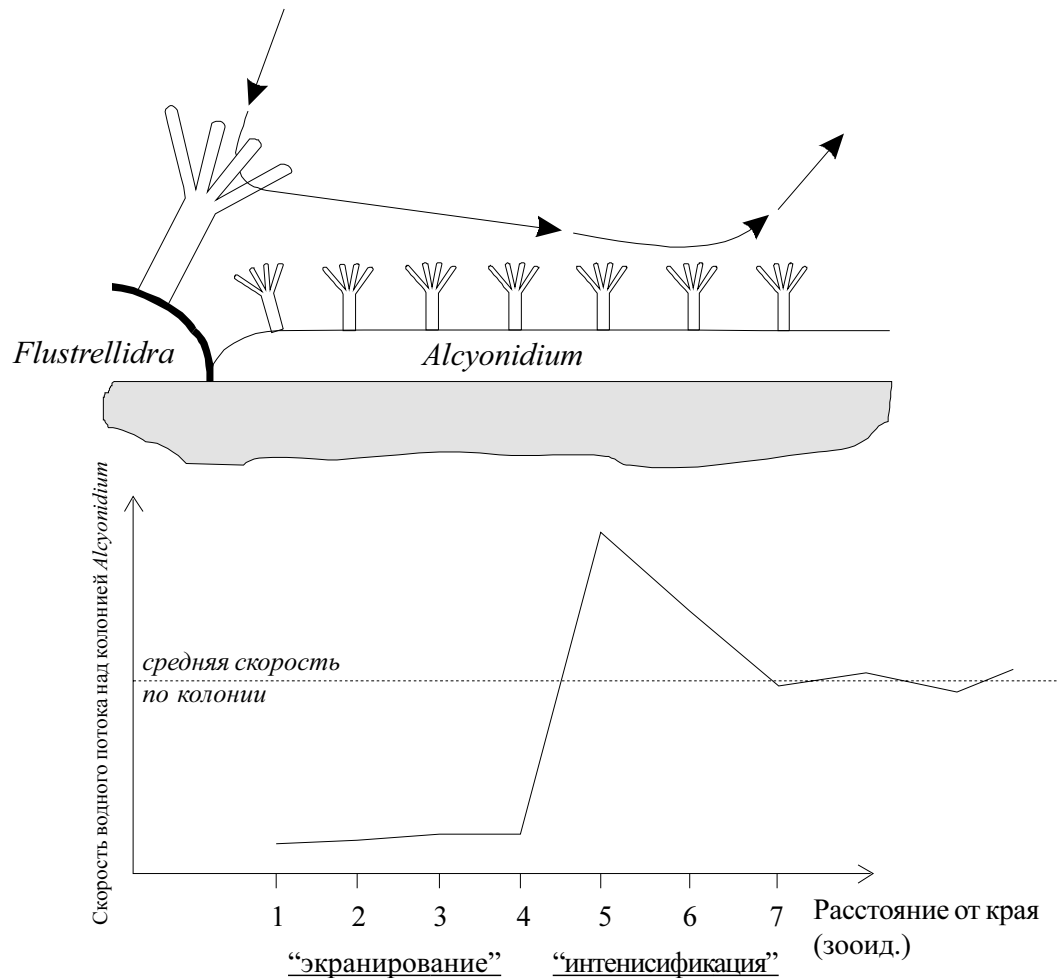
**Рисунок 29.** Токи воды, создаваемые при фильтрации различными эпибионтами. **а** - корковая колония Bryozoa; **б** - *Sertella* sp. (колония целиком); **в** - *Sertella* sp. (участок колонии); **г** - *Circeis armoricana* (**а**, **б** и **в** по Cook, 1977, с изменениями).

а “использованная” водная масса устремляется вертикально вверх (рис.29г). Наши собственные наблюдения также показали, что у питающегося *Circeis armoricana* существует вертикальный восходящий ток, направленный изнутри жаберного венчика. Таким образом, есть достаточно серьезные основания полагать, что схема пищевых токов у цирцеисов, как и у других спирорбид, соответствует изображенной на рисунке 29г.

Особенность утилизации червями субстрата, связанная с преобладанием таковых на поверхности латерально расположенных зоидов, может объясняться двумя не исключаящими друг друга причинами. Одна из них - это дифференцированная смертность вскоре после оседания (до перехода в следующую размерно-возрастную группу, так как доля погибших цирцеисов на боковых и центральных зооидах одинакова), а другая связана с избирательным оседанием. Обе они, на наш взгляд, могут быть непосредственно обусловлены характером микротечений, создаваемых колонией *Dendrobeatia* при фильтрации. Начнем с обсуждения первой из перечисленных причин.

По-видимому, многие процессы, ранее объединявшиеся под общим названием “топическая конкуренция”, на самом деле могут быть обусловлены конкуренцией за пищевые ресурсы (Buss, 1979). В частности, пищевые взаимодействия близко расположенных эпибионтов-фильтраторов были достаточно подробно исследованы на примере пищевых взаимодействий корковых мшанок *Flustrellidra hispida* и *Alcyonidium hirsutum* (Best, Thorpe, 1986). Авторы рассматривали отношения на границе колоний, принадлежащих к двум разным видам. Они обнаружили, что водные токи, создаваемые более крупными полипидами *Flustrellidra*, как бы нависающими над зоарием *Alcyonidium*, оказывают непосредственное влияние на эффективность питания различных зооидов последнего. Если мысленно двигаться от границы колоний вглубь зоария альционидиума, то первые четыре зооида окажутся “в проигрыше” по отношению к среднему потребляемому количеству пищевых частиц, следующие два в явном “выигрыше”, а далее устанавливается некоторый средний уровень (рис.30). На краю колонии, свободном от контактов с соседними фильтраторами, такого эффекта не наблюдается. Авторы объясняют неэффективность питания ближайших к границе колоний зооидов их экранированием выходными потоками краевых полипидов *Flustrellidra*. При этом форма данных потоков такова, что на определенном участке они входят в соприкосновение с поверхностью колонии, где и расположены зооиды, пищевой успех которых оказывается выше среднего. Это может происходить, по мнению авторов, из-за интенсификации пищевой активности достаточно быстрым внешним течением. При этом полагают, что выходной поток *Flustrellidra* все еще в достаточной мере богат пищевыми частицами, доступными для *Alcyonidium*.

Вернемся теперь вновь к нашему случаю. Судя по имеющимся собственным данным, диаметр лофофора *Dendrobeatia* составляет около 0.6-0.7 мм, а у только что осевшего цирцеиса размер венчика не превышает 0.3 мм. Такое соотношение размеров оказывается сходным с наблюдавшимся Бест и Торп (Best, Thorpe, 1986). Если рассмотреть поперечное сечение ветви *Dendrobeatia* в области, где сосредоточены питающиеся зооиды, то можно предположить, как будут расположены особи *Circeis*, осевшие на разном расстоянии от бокового края колонии, относительно выходного потока мшанки (рис.31). Если предложенная схема верна, то среди червей должно появиться деление на “обогащенных”



**Рисунок 30.** Схема взаимодействия между колониями мшанок *Flustrellidra hispida* и *Alcyonidium hirsutum* (по Best, Thorpe, 1986)

и “изолированных”, причем первые будут сосредоточены как раз на краю. Так как многощетинковые черви, в отличие от мшанок, не способны перераспределять пищу между несколькими особями, такая изоляция для них вполне может в результате привести к дифференцированной смертности.

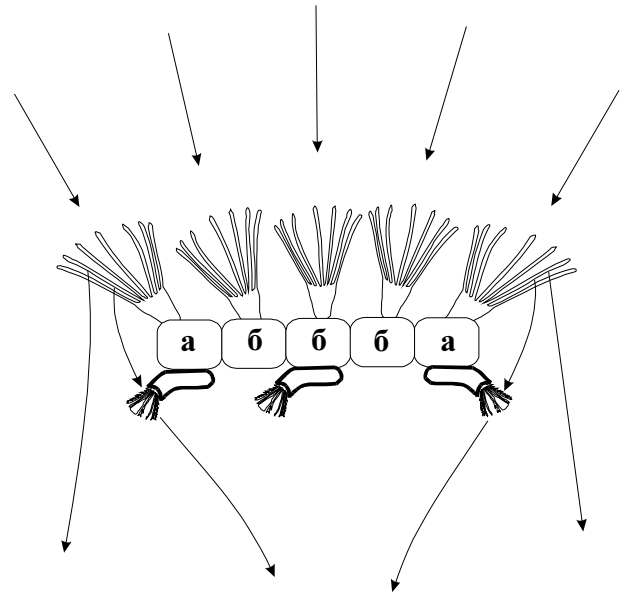
Теперь сосредоточимся на втором предлагаемом объяснении. Сначала обсудим возможность существования здесь избирательного оседания в прямом смысле этого словосочетания, то есть активного выбора личинкой латеральных зооидов колонии в качестве субстрата. Благодаря активности питающихся зооидов средняя скорость движения жидкости здесь может оказываться несколько выше, чем в центральной части базальной стороны, которая, вероятно, находится в области гидродинамической “тени”. Но, как уже было замечено выше, избирательное реофильное оседание для спирорбид на настоящий момент не показано.



Не исключено, что в данном случае играет роль эффект, широко известный в экологии микроорганизмов, называемый *краевым эффектом*. Его суть заключается в том, что для экспериментальной пластины, которую в поперечном направлении обтекает водный поток, характерно оседание пассивно распространяющихся с током воды частиц, например спор диатомовых водорослей, в краевую зону, обусловленное чисто физическими закономерностями (Раилкин и др., 1988). Заметим, что обсуждаемая нами часть колонии мшанки достаточно

сильно напоминает такую пластину. Создаваемый колонией выходной поток, вероятно, обтекает ветвь также, как это происходило бы при наличии внешнего течения. Но личинка многощетинкового червя представляет собой активно передвигающийся объект, а не пассивную частицу. Показано, что после первого соприкосновения с субстратом она некоторое время подробно его исследует, передвигаясь по спирали и таким образом сканируя достаточно большую территорию (Оксов и др., 1987). Однако происходит это вовсе не всегда, а лишь когда нектохета имеет в запасе достаточно времени до срока оседания. Нужно сказать, что, по данным тех же авторов, все время ее существования в планктоне до момента оседания ограничено десятком часов. Когда же физиологически обусловленный момент оседания приближается, личинка коренным образом изменяет свое поведение: она прекращает поиски и оседает на ближайшее достаточно ригидное тело, включая пленку поверхностного натяжения воды, как было показано в аквариумных экспериментах Оксовым и соавторами (1987). В этом случае нектохета ведет себя именно как пассивная частица, обладающая способностью к адгезии.

Следует также, на наш взгляд, обратить внимание на то, что *Dendrobeatia* не есть специфический субстрат для *Circeis armoricana*. В частности, существует множество



**Рисунок 31.** Гипотетическая схема организации питания *Circeis armoricana* на краевых и центральных зооидах колонии *Dendrobeatia murrayana*. а - краевые зооиды; б - центральные зооиды.

упоминаний о том, что эти спирорбиды предпочитают селиться на растительных субстратах, например на талломах ламинарии (P.Knight-Jones, E.W.Knight-Jones, 1977). Если учесть, что использованный в работе материал собран в зарослях ламинарии, то можно допустить, что те из личинок, которые все же осели на поверхность колонии *Dendrobeatia*, перед этим в течение достаточно длительного срока находились в процессе поиска более подходящего субстрата и, в силу этого, оказались к моменту оседания практически пассивными. В этом случае на них вполне мог сказаться краевой эффект, что привело бы к повышенной плотности спирорбид на боковых зооидах колонии.

Наиболее правдоподобным, в силу относительной подтвержденности косвенными экспериментальными данными, нам представляется объяснение, предполагающее наличие дифференциальной смертности *Circeis armoricana* в результате пищевой интерференции с колонией *Dendrobeatia*. Впрочем, при отсутствии данных прямых наблюдений за оседанием, здесь можно лишь склоняться в пользу одной из гипотез, не имея возможности окончательно отвергнуть другую.

Все же некоторые выводы из проделанной работы представляются почти несомненными. Исследованная эпибиотическая система демонстрирует характерную и, по-видимому, неслучайную пространственную организацию. Особенности жизненного цикла и роста организмов находят свое отражение в их взаимном расположении. Некоторые особенности пространственной структуры удалось объяснить только на основании предположений о существовании пищевых взаимодействий между сосуществующими эпибионтами.

## 8. Ориентация *Semibalanus balanoides* по отношению к направлению течения

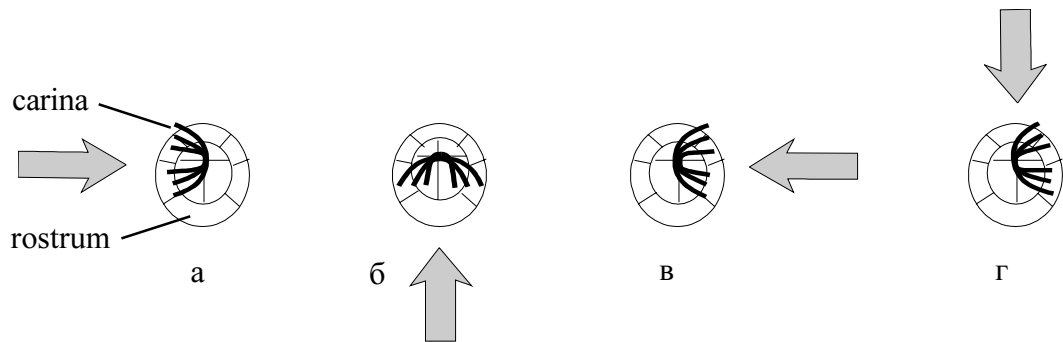
### 8.1 Результаты

#### 8.1.1 Прижизненные наблюдения

Все наблюдения за *S. balanoides* в природных условиях показали, что основной тип питания для этих животных представляет собой *пассивную* фильтрацию. Этот термин, введенный Йоргенсенем (Jorgensen, 1966) обозначает способность сестонофага использовать при питании внешние течения, в противоположность *активной* фильтрации, характерной для животных, создающих собственные токи воды (например для асцидий).

Образованный конечностями фильтр *S. balanoides* способен к вращению в параллельной субстрату плоскости, и в каждый момент времени рачок ориентирует его перпендикулярно направлению существующего течения. На литорали в условиях наката рачки разворачивают свое “сито” преимущественно в связи с периодическим изменением направления прибойного движения воды. Примерно один раз за прибойный цикл *S. balanoides* складывает конечности и, вероятно, очищает фильтр от скопившихся на нем частиц.

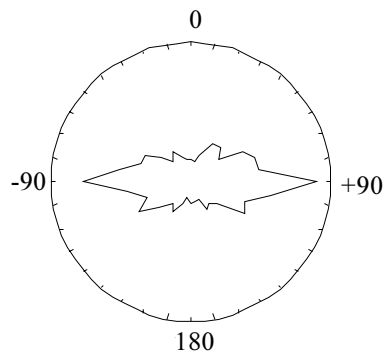
Аквариумные наблюдения показали, что животные переходят от активной фильтрации, при которой движение “сита” относительно воды достигается за счет частых периодических взмахов конечностей, к пассивной при достижении скоростью внешнего течения величины около 3 см/с. По-видимому, на литорали Белого моря даже в достаточно затишных участках подвижность воды за счет наката достаточно велика, чтобы позволить усоногим питаться пассивно, по крайней мере автору не удалось в природе пронаблюдать массовые случаи активной фильтрации. Аквариумные наблюдения, кроме того, показали, что, во-первых, возможность разворачивать фильтр у рачков морфологически ограничена пределами, примерно составляющими  $\pm 100^\circ$  от карино-ростральной оси тела, а, во-вторых, несмотря на это ограничение, животное пытается ориентировать “сито” перпендикулярно направлению течения даже тогда, когда угол, под которым оно направлено, не попадает в вышеуказанные пределы (рис.32). В результате, в описанных ситуациях фильтр рачка оказывается ориентированным к течению под углом.



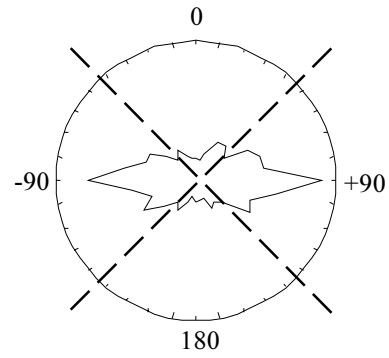
**Рисунок 32.** Схема организации питания *Semibalanus balanoides* при различных направлениях внешнего течения (показаны стрелками): **а, б, в** - фильтр животного ориентирован перпендикулярно потоку; **г** - рачок не способен ориентировать фильтр перпендикулярно течению (см. пояснения в тексте).

### 8.1.2. Ориентация

Распределения углов ориентации *S. balanoides* демонстрируют достоверные отличия от равномерного на всех площадках, кроме четырех (тест Рейли,  $p \leq 0,05$ ). Эти четыре исключения приходятся на площадки, расположенные на открытых поверхностях. Большая часть этих распределений по характеру напоминает *аксиальные* (Batschelet, 1981). Этот термин обозначает, что наибольшие и при этом примерно равные частоты соответствуют паре углов, отстоящих друг от друга на  $180^\circ$ . Круговой граф в этом случае обладает в идеале двумя осями двусторонней симметрии. Судя по полученным нами данным, предпочтительным оказываются оба направления, примерно перпендикулярных нулевому, то есть гипотетической оси возвратно-поступательного движения воды во время прилива (рис.33). Если разделить рачков на четыре равных класса по углу ориентации ( $-40^\circ..40^\circ$ ;  $50^\circ..130^\circ$ ;  $140^\circ..140^\circ$  и  $-130^\circ..-40^\circ$ , см. рис.34), то можно охарактеризовать каждое распределение двумя показателями. Во-первых, доля усконогих, принадлежащих к классам  $50^\circ..130^\circ$  и  $-130^\circ..-40^\circ$  от общего числа *S. balanoides*, показывает, какая часть рачков “группируется” вокруг перпендикулярного наката направления. Во-вторых, соотношение количества представителей классов  $50^\circ..130^\circ$  и  $-130^\circ..-40^\circ$  грубо отражает степень симметричности распределения *Semibalanus* по ориентации относительно направления прилива. Распределение выборок, полученных с разных площадок по значениям двух



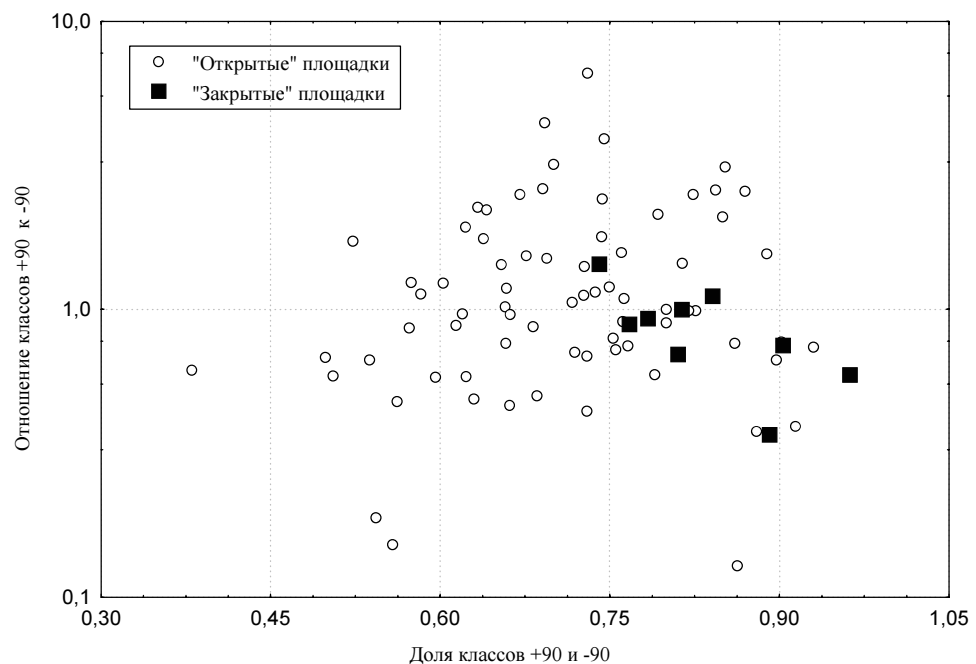
**Рисунок 33.** Суммарное распределение углов ориентации *Semibalanus balanoides* на всех площадках.



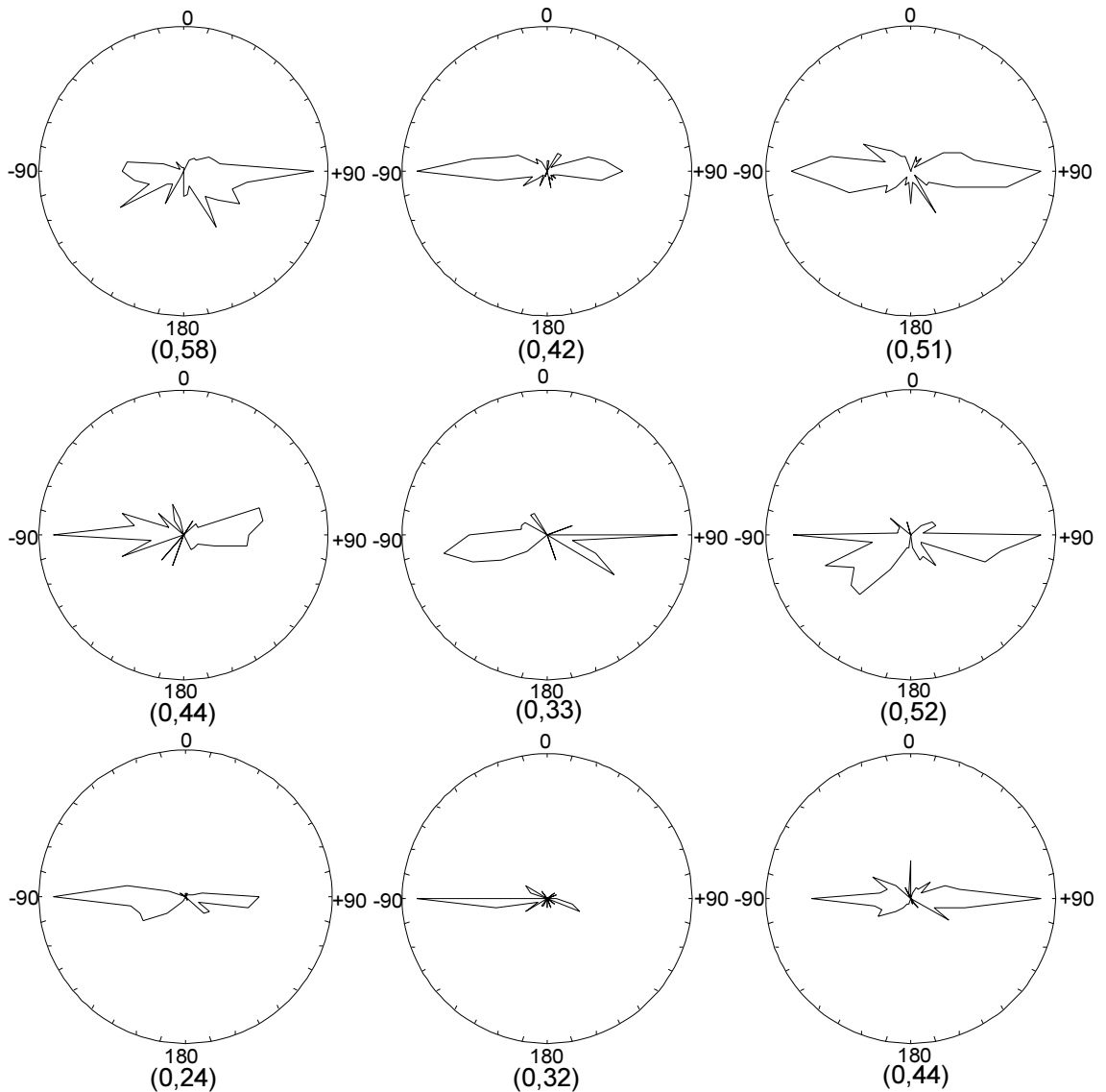
**Рисунок 34.** Схема разбиения углов ориентации на 4 класса.

указанных показателей показано на рис.35. Видно, что первый показатель для абсолютного большинства площадок превышает 0,5. По второму показателю выборки группируются вокруг значения, равного единице. Выборки рачков с площадок, расположенных на дне трещин, демонстрируют значительно превышающие  $S$  значения первого показателя и близкие к 1 значения второго. Круговые диаграммы, построенные для этих “закрытых” площадок, отражающие распределения усоногих по углу ориентации относительно направления прилива, показывают аксиальный характер данных распределений (рис.36).

Для одновременной оценки наличия двусторонней симметрии и степени варьирования



**Рисунок 35.** Характеристики распределений углов ориентации *Semibalanus balanoides* для различных площадок. Углы разбиты на 4 класса (см. пояснения в тексте).

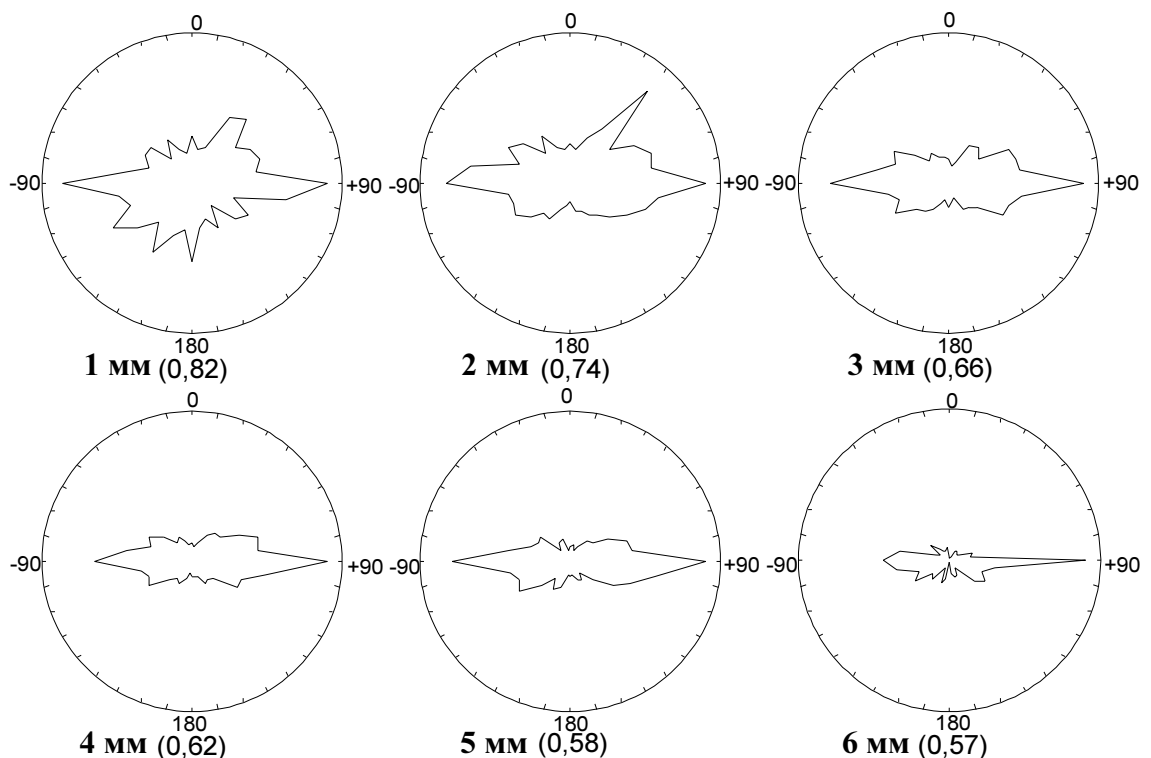


**Рисунок 36.** Распределения углов ориентации *Semibalanus balanoides* на закрытых площадках. Каждая диаграмма соответствует одной площадке. В скобках указаны значения угловой дисперсии соответствующих выборок.

распределения относительно модальных направлений была выполнена процедура удвоения углов, а затем рассчитаны средние углы и угловые дисперсии (см. главу “Материал и методика”). Средние углы для “открытых” площадок составили  $88 \pm 2,0^\circ$ , а для “закрытых” -  $90 \pm 3,8^\circ$ . Угловые дисперсии составили 0,7 и 0,45, соответственно. Анализ распределения выборочных значений угловых дисперсий для различных площадок показал, что эти оценки распределены приблизительно нормально ( $\chi^2=5,13 \leq \chi^2_{p=0,05}$ ). Это позволило нам при их дальнейшем сравнении пользоваться методами параметрической статистики. Среднее значение угловой дисперсии, рассчитанное для площадок, расположенных на открытых поверхностях, составило  $0,59 \pm 0,020$ , для закрытых же -  $0,42 \pm 0,036$ . Первый

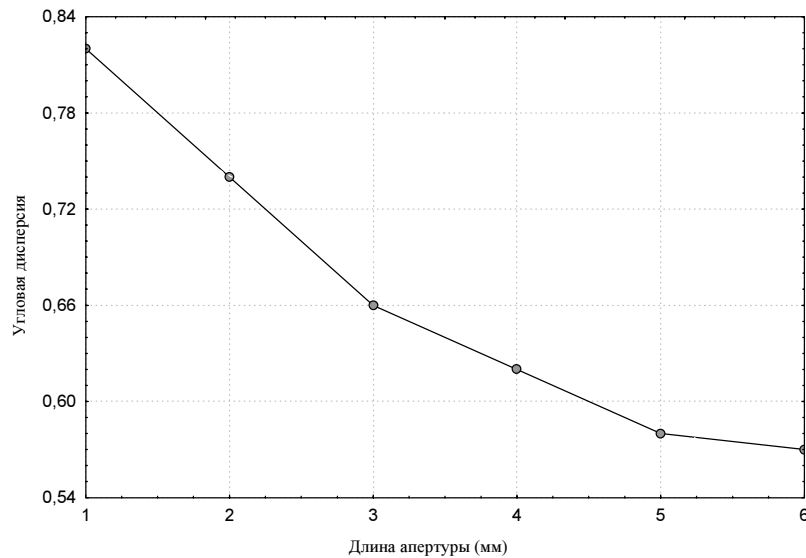
показатель статистически значимо превышает второй (t-критерий Стьюдента,  $p \leq 0,001$ ). Следовательно, *S. balanoides* на дне трещин, имеющих форму прямоугольных в сечении канавок, демонстрируют более сжатые, детерминированные распределения углов ориентации, нежели усоногие, обитающие на открытых горизонтальных поверхностях скал и валунов. При этом предпочтительными направлениями ориентации оказываются перпендикулярные оси возвратно-поступательного движения воды во время прибою.

Изменение распределения углов ориентации с возрастанием линейных размеров особи при анализе отдельных площадок не обнаруживает отчетливых статистически значимых закономерностей в связи с явно недостаточными объемами выборок, а зачастую и отсутствием в некоторых из них представителей определенных размерных классов. В силу этого, для того, чтобы проследить вышеописанные изменения, мы просуммировали распределения с разных площадок для каждого размерного класса и подсчитали соответствующие показатели варьирования (рис.37). Уже представители первой размерной категории (длина их апертуры составляет 0,5..1,5 мм) показывают достаточно небольшой разброс относительно оси  $\pm 90^\circ$  (угловая дисперсия составляет 0,82). При этом угловые



**Рисунок 37.** Распределения углов ориентации *Semibalanus balanoides* разного размера. Каждая диаграмма соответствует одному размерному классу объединенной выборки со всех площадок. **Жирным шрифтом** указана длина апертуры (мм). В скобках даны значения угловой дисперсии соответствующих выборок.

дисперсии монотонно убывают с увеличением размера рачков (рис.38). Коэффициент корреляции угловых дисперсий с размером составил  $-0.97 \pm 0.027$ , он достоверно отличается от 0 ( $p < 0.001$ ). При этом тот же показатель разброса не скоррелирован с объемом выборки для рачков соответствующего размера ( $R = -0,07 \pm 0,406$ ). Итак, чем крупнее рачки, тем в большей степени углы ориентации их карино-ростральных осей концентрируются вокруг направлений, перпендикулярных навету.



**Рисунок 38.** Зависимость угловой дисперсии распределения углов ориентации *Semibalanus balanoides* от размера рачков. Каждая точка соответствует одному размерному классу объединенной выборки со всех площадок.

## 8.2 Обсуждение

При питании под воздействием возвратно-поступательного движения воды *S. balanoides* вынужден постоянно изменять ориентацию своего фильтра с амплитудой в  $180^\circ$ . Этот факт подтверждают и выполненные ранее подробные лабораторные исследования механизма питания данного вида (Trager и др., 1990). Но морфологические ограничения, наличие которых также показано и для *Tessaropora rosea* (Anderson, Buckle, 1983), позволяют усоному рачку соблюдать указанную амплитуду только тогда, когда его карино-ростральная ось перпендикулярна направлению течения, под которое он подстраивается. В противном случае, в какую-то из двух фаз приобоя, животное будет вынуждено фильтровать “ситом”, расположенным под углом к оси движения воды. Если



вслед за Криспом и Стаббингсом (Crisp, Stubbings, 1957) предположить, что эффективность питания в таком положении падает, то можно прийти к выводу, что разные варианты ориентации *S. balanoides* относительно направления течения достаточно сильно разнятся по количеству пищи, которое животное может отфильтровать в единицу времени. При этом наиболее выгодным будет положение карино-ростральной оси, перпендикулярное возвратно-поступательному течению, а рачки, ориентированные параллельно последнему, окажутся в максимальном проигрыше. Сходные идеи были изложены у Мура (Moore, 1933), но из-за отсутствия подтверждающих их природных наблюдений поддержки они впоследствии не получили.

Данное рассуждение позволяет объяснить полученные нами распределения углов ориентации *S. balanoides*. В самом деле, если большинство животных занимает наиболее выгодные положения, то распределение должно быть именно аксиальным. Так как нулевое направление для исследуемых площадок выбиралось как предположительная ось возвратно-поступательного движения прибойных вод, то примерное расположение пиков распределений под углами  $\pm 90^\circ$  тоже удовлетворяет рассматриваемой гипотезе. Более сжатый характер распределений углов ориентации *Semibalanus* на закрытых площадках можно объяснить большей стабильностью направления возвратно-поступательного движения воды, канализируемой стенками трещин.

Следует отметить, что и на боковых поверхностях валунов, где большинство рачков направлено каринальной табличкой вверх благодаря отрицательному личиночному фототропизму, животные находятся в выгодном с точки зрения нашей гипотезы положении. Действительно, как показывают наблюдения за фильтрующими усоногими (а ориентация их ловчих аппаратов служит хорошим маркером направления течений), вода на литорали циркулирует преимущественно параллельно боковым наклонным поверхностям, и, таким образом, рачки и здесь оказываются ориентированными перпендикулярно возвратно-поступательному течению.

Более детерминированному характеру распределений, полученных для закрытых площадок, можно предложить и альтернативное объяснение. Рассмотрим усредненное распределение освещенности, создаваемой естественным светом на поперечном срезе трещины в скале. Благодаря затеняющему действию стенок центральная часть в течение

дня может освещаться сильнее, нежели краевые участки. Вышеописанная реакция личинок на свет заставит их ориентироваться кардинальными табличками к центру трещины, что в масштабах всего ее дна обеспечит аксиальное распределение усоногих по направлению. Специально выполненные наблюдения опровергли такое объяснение. Рачки, ориентированные на  $+90$  и  $-90$  встречаются вдоль обеих стенок трещины с примерно равной частотой.

Если считать основным фактором, влияющим на ориентацию, неравноценность различных положений с точки зрения эффективности питания, то перед нами встает вопрос о том, как же случается, что животные занимают в основном именно наиболее выгодные положения. Принимая во внимание, что на этапе оседания планктонной личинки рачка течение на ориентацию, по-видимому, не влияет (Crisp, Stubbings, 1957), можно предложить этому два объяснения, не исключаящих друг друга. Во-первых, рачки могут разворачиваться в направлении, перпендикулярном течению, в процессе роста, а во-вторых, в результате дифференциальной смертности могут выживать лишь определенным образом ориентированные экземпляры. И тот и другой процессы должны играть наиболее заметную роль на ранних стадиях онтогенеза, так как уже экземпляры *S. balanoides*, имеющие длину апертуры, равную 1 мм, демонстрируют достаточно выраженное аксиальное распределение. Что касается переориентации в процессе роста, то это явление показано именно для таких мелких животных (Crisp, Stubbings, 1957). Дифференциальная смертность же в описанной ситуации не обнаружена ни одним из исследователей, в том числе и в специальных экспериментах (Otway, Underwood, 1987). Более того, полагая, что понижение эффективности питания действует на организм вне зависимости от природы такого угнетения, можно обратиться к работе Соколовой (Соколова, 1963). В данном исследовании показано, что те *S. balanoides*, расположение которых на верхних горизонтах литорали создавало им относительно невыгодный режим питания за счет длительного действия осушки, не демонстрировали повышенной смертности, а лишь замедляли скорость роста. Под ростом здесь подразумевается изменение длины апертуры, то есть рост раковины.

Каким же образом можно объяснить уменьшение показателей варьирования суммарных распределений с увеличением размеров рачков от 1 до 6 мм? Для таких крупных

животных переориентация уже не может играть существенной роли, а наличие дифференциальной смертности нами признано весьма сомнительным. Можно предложить следующее объяснение. Предположим, что те *S. balanoides*, которые оказались в относительно невыгодных с точки зрения эффективности питания положениях к моменту окончания периода переориентации, начинают испытывать потерю темпов роста по сравнению с соседями, прикрепленными строго поперек течения. Тогда, учитывая ограниченность сроков жизни усоногих, существует вероятность, что “неудачники” просто не успеют достигнуть больших размеров до естественной гибели, что и приведет к формированию более детерминированных аксиальных распределений для последних размерных категорий. Если Андерсон и Бакл (Anderson, Buckle, 1983) отмечают лишь потерю темпов роста мягких тканей, то данные Соколовой (Соколова, 1963) показывают, что недостаточное питание может влиять и на рост раковины. Поэтому предложенная выше гипотеза представляется нам достаточно правдоподобной.

Резюмировать результаты данной части исследования можно следующим образом:

На плоских горизонтальных поверхностях валунов и скал и на дне трещин *S. balanoides* демонстрирует в основном бимодальные распределения углов ориентации с пиками на  $\pm 90^\circ$  по отношению к предположительному направлению перемещения воды с прибором. Положение, при котором карино-ростральная ось животного перпендикулярна возвратно-поступательному движению жидкости, представляется наиболее выгодным с точки зрения эффективности питания. Достижение такой позиции рассматривается как результат переориентации на ранних этапах онтогенеза.

Распределения, характерные для площадок на дне трещин показывают большую аксиальность, т.е. достоверно меньшие показатели варьирования. Это можно объяснить большей степенью канализации движения прибойных волн вдоль указанных трещин, нежели над открытой поверхностью скал и валунов.

Суммарные распределения, построенные для представителей разных размерных классов, демонстрируют убывание показателей варьирования с увеличением линейных размеров животного. Этот факт может объясняться различиями в скорости роста по-разному ориентированных рачков благодаря разной эффективности их питания.

## 9. Структура друз сублиторальных усоногих

### 9.1 Результаты

#### 9.1.1 Сравнение населения поверхности домиков *Balanus crenatus* и первичного субстрата

В целом в друзьях *Balanus crenatus*  $0,52 \pm 0,010$  всех встреч эпибионтов (кроме самих баянусов) приходится на первичный субстрат, а остальные 48% селятся на поверхности их домиков. Это соотношение достоверно отличается для тех агрегаций, которые были собраны в заиленных местообитаниях и тех, которые сформировались в биотопах, свободных от ила. В первых суммарная доля встреч на первичном субстрате составила лишь  $0,26 \pm 0,015$ , в то время как в последних -  $0,69 \pm 0,012$ . Из числа нередких в друзьях видов только три (двустворчатый моллюск *Heteranomia squamula*, а также мшанки *Stomachetosella cruenta* и *Schizomavella lineata*) демонстрируют сходные значения встречаемости на первичном субстрате в промытых пробах и пробах, где осадок присутствует. Все остальные эпибионты достоверно чаще встречаются там, где заиление отсутствует.

Результаты анализа приуроченности различных обитателей друз к тому или иному типу субстрата приведены в таблице 2. Из 22 видов эпибионтов, нередких в друзьях *Balanus crenatus*, у 19 встречаемость на первичном субстрате достоверно отличается от встречаемости на поверхности домиков *B. crenatus*. Нередкими здесь считались виды, частота нахождения которых в друзьях превысила свою ошибку более чем в три раза. Два вида корковых мшанок (*Electra crustulenta* и *Stomachetosella cruenta*) оказались приурочены к гравию, камням и раковинам живых и мертвых моллюсков, избегая поселяться на домиках баянусов. Такие же предпочтения демонстрирует и известковая корковая красная водоросль *Lithothamnion sp.* Напротив, губки, усоногие рачки *Verruca stroemi*, кустистые мшанки *Dendrobeatia fruticosa* и *Scrupocellaria arctica*, а также корковые *Escharella spp.*, *Porella smitti*, *Rhamphostomella ovata*, *Schizomavella lineata*, *Smittina majuscula* и *S. mucronata*, асцидии *Styela rustica* и *Styelidae gen. sp.*, а кроме того проростки багрянок и взрослые багрянки (*Phycodris rubens* и *Ptilota plumosa*) достоверно чаще заселяют

Таблица 2.

Сравнение населения поверхности домиков *Balanus crenatus* и первичного субстрата.

| Название вида   | Встречаемость на поверхности домиков <i>Balanus crenatus</i> | Встречаемость на поверхности первичного субстрата | F    | p            |
|---|--|---|------|--------------|
| <b>Виды, достоверно чаще встреченные на домиках <i>Balanus crenatus</i></b> |  |   |      |              |
| <b>Porifera</b>   | 0,26 ± 0,050   | 0,10 ± 0,035                                      | 6,3  | <b>0,013</b> |
| <b>Verruca stroemi</b>  | 0,45 ± 0,057   | 0,27 ± 0,051                                      | 5,5  | <b>0,021</b> |
| <b>Hiatella arctica</b>   | 0,21 ± 0,046   | 0,00 ± 0,012                                      | 25,5 | <b>0,000</b> |
| <b>Dendrobeatia fruticosa</b>   | 0,53 ± 0,057   | 0,09 ± 0,033                                      | 39,2 | <b>0,000</b> |
| <b>Scrupocellaria arctica</b>   | 0,16 ± 0,041   | 0,01 ± 0,013                                      | 11,8 | <b>0,001</b> |
| <b>Escharella spp.</b>  | 0,48 ± 0,057   | 0,30 ± 0,052                                      | 5,3  | <b>0,023</b> |
| <b>Porella smitti</b>   | 0,12 ± 0,037   | 0,00 ± 0,012                                      | 12,5 | <b>0,001</b> |
| Hippoporina propinqua   | 0,09 ± 0,033   | 0,01 ± 0,013                                      | 5,0  | <b>0,027</b> |
| Hippoporina ussowi  | 0,08 ± 0,031   | 0,00 ± 0,012                                      | 7,5  | <b>0,007</b> |
| <b>Smittina majuscula</b>   | 0,22 ± 0,047   | 0,05 ± 0,025                                      | 9,8  | <b>0,002</b> |
| <b>Smittina mucronata</b>   | 0,09 ± 0,033   | 0,00 ± 0,012                                      | 9,1  | <b>0,003</b> |
| <b>Schizomavella lineata</b>  | 0,55 ± 0,057   | 0,10 ± 0,035                                      | 37,9 | <b>0,000</b> |
| <b>Rhamphostomella ovata</b>  | 0,29 ± 0,051   | 0,05 ± 0,025                                      | 16,4 | <b>0,000</b> |
| <b>Styelidae gen.sp.</b>  | 0,16 ± 0,041   | 0,04 ± 0,022                                      | 6,2  | <b>0,014</b> |
| <b>Styela rustica</b>   | 0,14 ± 0,040   | 0,00 ± 0,012                                      | 16,1 | <b>0,000</b> |
| Bolthenia echinata  | 0,09 ± 0,033   | 0,00 ± 0,012                                      | 9,1  | <b>0,003</b> |
| <b>Lithothamnion sp.</b>  | 0,03 ± 0,018   | 0,17 ± 0,043                                      | 9,8  | <b>0,002</b> |
| <b>Phycodris rubens</b>   | 0,21 ± 0,046   | 0,01 ± 0,013                                      | 18,2 | <b>0,000</b> |
| <b>Ptilota plumosa</b>  | 0,12 ± 0,037   | 0,00 ± 0,012                                      | 12,5 | <b>0,001</b> |
| <b>Rhodophyta juv. (проростки)</b>  | 0,25 ± 0,049   | 0,06 ± 0,028                                      | 10,1 | <b>0,002</b> |
| <b>Виды, достоверно чаще встреченные на первичном субстрате</b>             |  |   |      |              |
| <b>Electra crustulenta</b>  | 0,03 ± 0,018   | 0,16 ± 0,041                                      | 8,5  | <b>0,004</b> |
| <b>Stomachetosella cruenta</b>  | 0,06 ± 0,028   | 0,17 ± 0,043                                      | 4,0  | <b>0,047</b> |
| Cribrilina annulata   | 0,01 ± 0,013   | 0,09 ± 0,033                                      | 5,0  | <b>0,027</b> |
| <b>Виды, не демонстрирующие статистически значимой приуроченности</b>       |  |   |      |              |
| <b>Bushiella quadriangularis</b>  | 0,14 ± 0,040   | 0,10 ± 0,035                                      | 0,5  | 0,472        |
| <b>Chitinopoma fabricii</b>   | 0,21 ± 0,046   | 0,10 ± 0,035                                      | 3,1  | 0,079        |
| <b>Heteranomia squamula</b>   | 0,21 ± 0,046   | 0,13 ± 0,038                                      | 1,6  | 0,204        |

**Жирным** шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых в друзах превышает свою ошибку более чем в три раза, а также значения уровня значимости (p), не превышающие 0,05

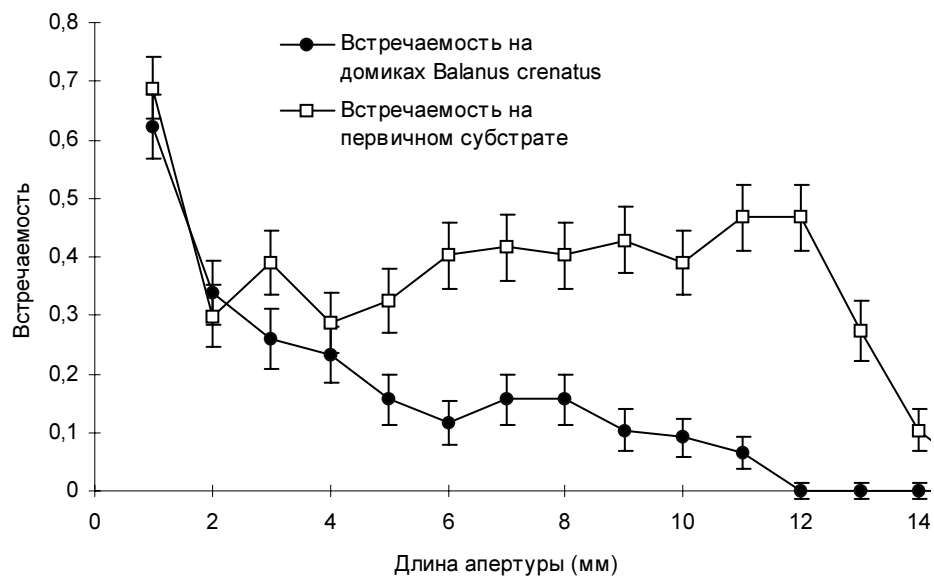
Редкие виды, не демонстрирующие статистически значимой приуроченности, из таблицы исключены.

поверхность, предоставляемую *Balanus crenatus*. Двустворчатый моллюск *Hiatella arctica* зарегистрирован исключительно между домиков живых баянусов и внутри домиков погибших.

В отличие от проростков ветвистых багрянок, которые иногда встречаются на первичном субстрате, все сравнительно крупные разветвленные Rhodophyta отмечены практически исключительно на *B. crenatus*. Только на домиках усонюгих встречается и асцидия *Styela rustica*. Мшанки *Porella smitti* и *Smittina mucronata* также вообще не отмечены на первичном субстрате.

Среди относительно редких для друз *Balanus crenatus* видов лишь несколько обнаруживают статистически достоверную специфическую приуроченность к одному из типов субстрата. Например, асцидия *Bolthenia echinata* встречена только на домиках баянусов, обнаруживая предпочтения, сходные с таковыми остальных асцидий. Кроме того, к поверхности домиков достоверно приурочены корковые мшанки *Hippoporina propinqua* и *H. ussovi*. Другой вид инкрустирующей мшанки, *Cribrilina annulata*, избегает селиться на *Balanus crenatus*.

Встречаемость самих *B. crenatus* на первичном субстрате растет относительно встречаемости на поверхности домиков представителей своего вида с увеличением размера рачков-эпибионтов (рис.39). Начиная с усонюгих, длина апертуры которых составляет 5 мм и заканчивая 14-миллиметровыми (более крупные представители *B. crenatus*



**Рисунок 39.** Встречаемость *Balanus crenatus* разного размера на домиках представителей своего вида и на первичном субстрате.

исключительно редки), наблюдаются достоверные различия между значениями указанных частот. При этом доля погибших рачков на первичном субстрате достоверно выше, нежели на домиках других баянусов (табл. 3). Тот же показатель, рассчитанный для разных размерных классов, обнаруживает достоверные отличия на разных субстратах для рачков с диаметром апертуры 1, 5 и 11мм. Во всех этих случаях доля погибших больше на первичном субстрате.

Некоторые из представителей населения друз баянусов были отмечены на нижней поверхности первичного субстрата (раковины или камня). Большинство таких видов, по-видимому, случайны для данного местообитания, однако три из них, а именно мшанки *Smittina mucronata*, *Stomachetosella cruenta* и *Escharella sp.* встречаются там с частотой, более чем в три раза превышающей свою ошибку (табл. 4).

**Таблица 3.**  
Доля погибших *Balanus crenatus* на разных субстратах.

| Длина апертуры <i>Balanus crenatus</i> (мм) | На домиках <i>Balanus crenatus</i>         |                                       | На первичном субстрате                     |                                       | F           | p            |
|---|--|---------------------------------------|--|---------------------------------------|-------------|--------------|
|   | Кол-во экземпляров <i>Balanus crenatus</i> | Доля погибших <i>Balanus crenatus</i> | Кол-во экземпляров <i>Balanus crenatus</i> | Доля погибших <i>Balanus crenatus</i> |             |              |
| 1   | 581  | 0,06 ± 0,010                          | 1860                                       | 0,14 ± 0,008                          | 32,6        | <b>0,000</b> |
| 2   | 69   | 0,16 ± 0,044                          | 140  | 0,25 ± 0,037                          | 2,2         | 0,138        |
| 3   | 38   | 0,16 ± 0,059                          | 128  | 0,16 ± 0,032                          | 0,0         | 0,927        |
| 4   | 29   | 0,17 ± 0,070                          | 101  | 0,15 ± 0,035                          | 0,1         | 0,706        |
| 5   | 21   | 0,05 ± 0,046                          | 135  | 0,24 ± 0,037                          | 5,1         | <b>0,025</b> |
| 6   | 20   | 0,10 ± 0,067                          | 93   | 0,16 ± 0,038                          | 0,3         | 0,561        |
| 7   | 21   | 0,14 ± 0,076                          | 108  | 0,17 ± 0,036                          | 0,0         | 0,876        |
| 8   | 15   | 0,07 ± 0,064                          | 93   | 0,18 ± 0,040                          | 1,1         | 0,299        |
| 9   | 15   | 0,07 ± 0,064                          | 73   | 0,15 ± 0,042                          | 0,5         | 0,467        |
| 10  | 11   | 0,18 ± 0,116                          | 62   | 0,16 ± 0,047                          | 0,1         | 0,772        |
| 11  | 10   | 0,00 ± 0,077                          | 81   | 0,25 ± 0,048                          | 4,0         | <b>0,049</b> |
| 12  | 0  |                                       | 101  | 0,12 ± 0,032                          |             |              |
| 13  | 0  |                                       | 47   | 0,19 ± 0,057                          |             |              |
| 14  | 0  |                                       | 12   | 0,08 ± 0,080                          |             |              |
| 15  | 0  |                                       | 4  | 0,00 ± 0,141                          |             |              |
| <b>Всего</b>                                | <b>830</b>                                 | <b>0,08 ± 0,009</b>                   | <b>3038</b>                                | <b>0,16 ± 0,007</b>                   | <b>37,1</b> | <b>0,000</b> |

**Жирным** шрифтом выделены значения уровня значимости (p), не превышающие 0,05

Таблица 4.

Встречаемость эпибионтов на нижней стороне первичного субстрата.

| Название вида                  | Встречаемость на нижней поверхности первичного субстрата |
|--------------------------------|--|
| Porifera                       | 0,02 ± 0,038   |
| Bushiella quadriangularis      | 0,12 ± 0,065   |
| Chitinopoma fabricii           | 0,03 ± 0,018   |
| Verruca stroemi                | 0,00 ± 0,002   |
| Heteranomia squamula           | 0,11 ± 0,070   |
| Hiatella arctica               | -  |
| Electra crustulenta            | 0,16 ± 0,056   |
| Dendrobeatia fruticosa         | 0,11 ± 0,074   |
| Scrupocellaria arctica         | ±  |
| <b>Escharella spp.</b>         | <b>0,19 ± 0,037</b>                                      |
| Porella smitti                 | -  |
| Smittina majuscula             | 0,06 ± 0,054   |
| <b>Smittina mucronata</b>      | <b>0,63 ± 0,171</b>                                      |
| Schizomavella lineata          | 0,18 ± 0,094   |
| <b>Stomachetosella cruenta</b> | <b>0,20 ± 0,055</b>                                      |
| Rhamphostomella ovata          | 0,20 ± 0,179   |
| Styelidae gen.sp.              | 0,18 ± 0,157   |
| Styela rustica                 | -  |
| Lithothamnion sp.              | 0,03 ± 0,020   |
| Phycodris rubens               | 0,00 ± 0,045   |
| Ptilota plumosa                | 0,00 ± 0,236   |
| Rhodophyta juv. (проростки)    | 0,00 ± 0,053   |

**Жирным** шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых на нижней поверхности субстрата превышает свою ошибку более чем в три раза. Редкие виды, встречаемость которых в друзьях превышает свою ошибку менее чем в три раза, из таблицы исключены. Не указаны значения встречаемости для видов, которые вообще не встречены на первичном субстрате.

#### 9.1.2 Сравнение населения домиков живых и погибших *B. crenatus*

Результаты сравнения встречаемости эпибионтов на домиках живых и погибших рачков приведены в таблице 5. Здесь редкими видами считали те, для которых доля домиков усоногих, на которых они были встречены, от общего числа рачков в друзьях *Balanus crenatus* составила меньше утроенной ошибки этой доли. Достоверные различия по встречаемости на домиках живых и погибших усоногих демонстрируют всего 4 вида. Два вида мшанок, кустистая *Tricellaria peachi* и корковая *Escharella spp.*, приурочены к



Таблица 5.

Встречаемость эпibiонтов на домиках живых и погибших *Balanus crenatus*.

| Название вида   | Встречаемость на домиках живых <i>Balanus crenatus</i> | Встречаемость на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i> | F    | p            |
|---|--|---|------|--------------|
| Виды, достоверно чаще встречающиеся на домиках живых <i>Balanus crenatus</i> , нежели на погибших           |  |   |      |              |
| <b>Dendrobeatia fruticosa</b>   | 0,129 ± 0,0113   | 0,067 ± 0,0188  | 6,2  | <b>0,013</b> |
| <b>Smittina majuscula</b>   | 0,034 ± 0,0061   | 0,006 ± 0,0056  | 5,8  | <b>0,016</b> |
| Виды, более чем в 1,5 раза чаще встречающиеся на домиках живых <i>Balanus crenatus</i> , нежели на погибших |  |   |      |              |
| <b>Porifera</b>   | 0,042 ± 0,0067   | 0,028 ± 0,0123  | 0,7  | 0,414        |
| <b>Scrupocellaria arctica</b>   | 0,015 ± 0,0041   | 0,006 ± 0,0056  | 0,8  | 0,386        |
| <b>Smittina mucronata</b>   | 0,011 ± 0,0036   | 0,000 ± 0,0055  | 2,3  | 0,126        |
| <b>Tegella armifera</b>   | 0,011 ± 0,0036   | 0,006 ± 0,0056  | 0,3  | 0,612        |
| <b>Styelidae gen.sp.</b>  | 0,021 ± 0,0048   | 0,011 ± 0,0079  | 0,6  | 0,446        |
| <b>Phycodris rubens</b>   | 0,037 ± 0,0064   | 0,011 ± 0,0079  | 3,8  | 0,051        |
| <b>Ptilota plumosa</b>  | 0,023 ± 0,0050   | 0,011 ± 0,0079  | 0,8  | 0,367        |
| <b>Rhodophyta (все ветвистые)</b>   | 0,132 ± 0,0114   | 0,070 ± 0,0192  | 6,0  | 0,014        |
| Виды, достоверно чаще встречающиеся на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i>                             |  |   |      |              |
| Tricellaria peachi  | 0,005 ± 0,0023   | 0,022 ± 0,0111  | 4,4  | <b>0,035</b> |
| <b>Escharella spp.</b>  | 0,070 ± 0,0086   | 0,208 ± 0,0304  | 25,4 | <b>0,000</b> |
| Виды, более чем в 1,5 раза чаще встречающиеся на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i> , нежели на живых |  |   |      |              |
| <b>Rhaphostomella bilaminata</b>  | 0,007 ± 0,0028   | 0,017 ± 0,0096  | 1,6  | 0,200        |
| <b>Styela rustica</b>   | 0,015 ± 0,0041   | 0,026 ± 0,0120  | 1,2  | 0,275        |
| Bolthenia echinata  | 0,006 ± 0,0025   | 0,011 ± 0,0079  | 0,8  | 0,363        |
| Виды, не демонстрирующие заметной приуроченности к домикам живых или погибших <i>Balanus crenatus</i>       |  |   |      |              |
| <b>Bushiella quadriangularis</b>  | 0,024 ± 0,0051   | 0,022 ± 0,0111  | 0,0  | 0,985        |
| <b>Chitinopoma fabricii</b>   | 0,048 ± 0,0072   | 0,070 ± 0,0192  | 1,5  | 0,218        |
| <b>Verruca stroemi</b>  | 0,246 ± 0,0145   | 0,180 ± 0,0288  | 3,8  | 0,052        |
| <b>Heteranomia squamula</b>   | 0,022 ± 0,0049   | 0,017 ± 0,0096  | 0,1  | 0,790        |
| <b>Hiatella arctica</b>   | 0,023 ± 0,0051   | 0,020 ± 0,0104  | 0,0  | 0,870        |
| <b>Hippodiplosia propinqua</b>  | 0,016 ± 0,0042   | 0,011 ± 0,0079  | 0,1  | 0,761        |
| <b>Porella smitti</b>   | 0,012 ± 0,0037   | 0,008 ± 0,0069  | 0,0  | 0,833        |
| <b>Schizomavella lineata</b>  | 0,099 ± 0,0100   | 0,110 ± 0,0234  | 0,2  | 0,625        |
| <b>Rhaphostomella ovata</b>   | 0,038 ± 0,0064   | 0,037 ± 0,0141  | 0,0  | 0,998        |
| <b>Rhodophyta juv. (проростки)</b>  | 0,062 ± 0,0081   | 0,042 ± 0,0151  | 1,0  | 0,323        |

**Жирным** шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых на поверхности домиков баянусов превышает свою ошибку более чем в три раза, а также значения уровня значимости (p), не превышающие 0,05

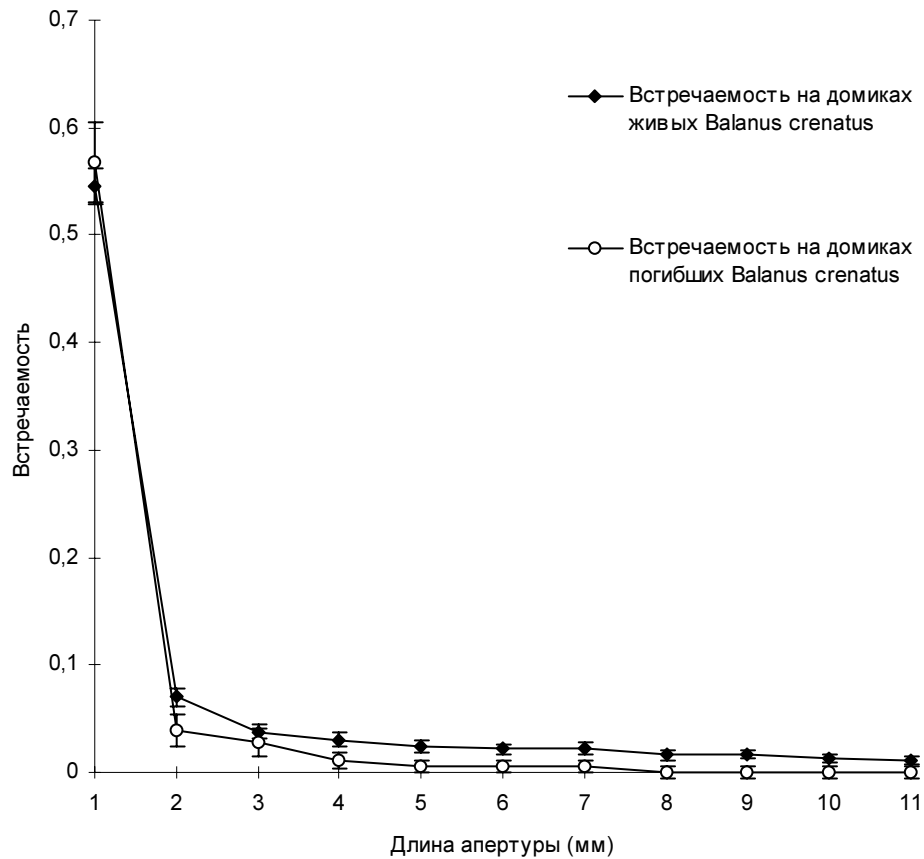
Редкие виды, не демонстрирующие заметной приуроченности, из таблицы исключены.

поверхности погибших *Balanus crenatus* (при этом *T. peachi* встречается на домиках рачков достаточно редко). Другие два представителя Bryozoa, *Dendrobeatia fruticosa* и *Smittina majuscula*, чаще встречаются на домиках живых рачков. Если рассматривать суммарную встречаемость всех ветвистых Rhodophyta (*Phycodris rubens*, *Phyllophora interrupta*, *Rhodophyllis dichotoma* и *Ptilota plumosa*) и их неопределимых проростков, то и эта группа оказывается достоверно приуроченной к живым баянусам. Впрочем, будучи рассмотренными по-отдельности, эти виды не обнаруживают достоверных различий во встречаемости.

Общее количество встреченных в друзьях домиков погибших рачков, длина апертуры которых превышала 3 мм, сравнительно невелико (178 экз. против 881 экз. живых). В силу этого достоверные различия частот продемонстрировали по большей части лишь массовые виды. На самом деле многие из часто обнаруживаемых в друзьях форм демонстрируют значительные, хотя и недостоверные, различия встречаемости на живых и мертвых баянусах. Например, губки, мшанки *Scrupocellaria arctica*, *Tegella armifera* и *Smittina mucronata*, а также асцидии *Styelidae gen.sp.* тяготеют к домикам живых *B. crenatus*. В то же время обычные в друзьях асцидии *Styela rustica*, как и редкие *Bolthenia echinata*, преимущественно отмечены на поверхности домиков погибших рачков. У всех вышеперечисленных эпибионтов обсуждаемые значения встречаемостей отличались более чем в 1,5 раза.

Для редкого вида *Tricellaria peachi* было проверено, отличается ли доля мертвых взрослых баянусов крупнее 3 мм в друзьях, где встречена эта мшанка, от значения, рассчитанного по друзьям, где она не встречена. Выяснилось, что отличия между первым ( $0,16 \pm 0,013$ ) и вторым ( $0,14 \pm 0,006$ ) показателем недостоверны. Аналогичные отношения, подсчитанные для тех из обсуждаемых видов, которые встречаются в массе, например *Escharella spp.*, практически равны друг другу.

Распределение самих *Balanus crenatus* по домикам живых и погибших представителей своего вида зависит от размера рачков. Самые молодые экземпляры (длина апертуры составляет 1 мм) встречаются на живых и погибших баянусах с примерно одинаковой частотой. Крупных животных несколько чаще можно встретить на поверхности домиков живых рачков (рис.40).



**Рисунок 40.** Встречаемость *Balanus crenatus* разного размера на домиках живых и погибших представителей своего вида.

### 9.1.3 Анализ приуроченности эпибионтов к центрам различного порядка

Для выяснения приуроченности населения баянусов к центрам различного порядка были привлечены данные, полученные при разборке как отдельных друз, так и дополнительных сборов (см. Материал и методика). Мы обсудим лишь результаты сравнения встречаемостей эпибионтов в центрах I и II порядков, так как обитатели более “высоких этажей” слишком малочисленны. Эти результаты сведены в таблицу 6. В ней перечислены те виды, которые демонстрируют по этим показателям статистически значимые различия. Собственно констатация принадлежности некоторого экземпляра к центру первого или второго порядка здесь обозначает, что он обитал на поверхности домика *B. crenatus*, прикрепленного, в свою очередь, либо к первичному субстрату, либо к другому баянусу, соответственно. Средняя длина апертуры у *B. crenatus*, обитавших непосредственно на первичном субстрате, составила  $4,1 \pm 0,24$  мм, что достоверно больше длины апертуры баянусов, обитающих на поверхности домиков представителей своего вида ( $2,6 \pm 0,25$  мм).

Таблица 6.

Эпибионты, приуроченные к концентру первого или второго порядка.

| Название вида  | Встречаемость в составе концентра I порядка | Встречаемость в составе концентра II порядка | F    | p            |
|--|---|--|------|--------------|
| <b>Виды, достоверно предпочитающие концентр I порядка</b>  |   |  |      |              |
| <b>Balanus crenatus (1мм)</b>                              | 0,601 ± 0,0171                              | 0,333 ± 0,0357                               | 42,0 | <b>0,000</b> |
| <b>Verruca stroemi</b>                                     | 0,303 ± 0,0161                              | 0,172 ± 0,0286                               | 13,4 | <b>0,000</b> |
| <b>Tricellaria peachi</b>                                  | 0,020 ± 0,0049                              | 0,003 ± 0,0041                               | 3,1  | 0,080        |
| <b>Dendrobeatia fruticosa</b>                              | 0,224 ± 0,0146                              | 0,107 ± 0,0234                               | 14,2 | <b>0,000</b> |
| <b>Escharella spp.</b>                                     | 0,159 ± 0,0128                              | 0,107 ± 0,0234                               | 3,2  | 0,073        |
| <b>Smittina majuscula</b>                                  | 0,065 ± 0,0086                              | 0,017 ± 0,0099                               | 8,1  | <b>0,005</b> |
| <b>Rhaphostomella ovata</b>                                | 0,079 ± 0,0094                              | 0,043 ± 0,0154                               | 2,9  | 0,088        |
| Rhaphostomella scabra                                      | 0,002 ± 0,0015                              | 0,014 ± 0,0090                               | 3,7  | 0,053        |
| <b>Phycodris rubens</b>                                    | 0,045 ± 0,0073                              | 0,017 ± 0,0099                               | 3,3  | 0,070        |
| <b>Ptilota plumosa</b>                                     | 0,037 ± 0,0066                              | 0,006 ± 0,0057                               | 6,3  | <b>0,012</b> |
| <b>Rhodophyta juv. (проростки)</b>                         | 0,119 ± 0,0113                              | 0,052 ± 0,0168                               | 8,1  | <b>0,004</b> |
| <b>Виды, достоверно предпочитающие концентр II порядка</b> |   |  |      |              |
| <b>Balanus crenatus (3мм)</b>                              | 0,062 ± 0,0084                              | 0,121 ± 0,0247                               | 6,2  | <b>0,013</b> |
| <b>Balanus crenatus (4мм)</b>                              | 0,046 ± 0,0074                              | 0,098 ± 0,0225                               | 6,1  | <b>0,014</b> |
| <b>Obelia loveni</b>                                       | 0,103 ± 0,0106                              | 0,221 ± 0,0315                               | 15,5 | <b>0,000</b> |
| <b>Porella smitti</b>                                      | 0,024 ± 0,0054                              | 0,052 ± 0,0168                               | 3,3  | 0,071        |

**Жирным** шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых на домиках *Balanus crenatus* превышает свою ошибку более чем в 3 раза, а также значения уровня значимости (p), не превышающие 0,05.

Виды, не демонстрирующие достоверной приуроченности, из таблицы исключены. Раздельно учтены *Balanus crenatus* с разной длиной апертуры (указана в скобках).

Было выяснено, что эпибионты в целом в 1,5 раза чаще представляют концентр I, нежели II порядка. При этом всего 6 видов обитателей друз (кроме *Balanus crenatus*) достоверно чаще принадлежат одному из концентров ( $p \leq 0,05$ ). Еще у 6 видов различия во встречаемости выражены несколько слабее (достоверны при  $p \leq 0,10$ ), но один из последних (*Rhaphostomella scabra*, Bryozoa) в друзах чрезвычайно редок, в силу чего его предпочтения ниже не обсуждаются. Большая часть указанных форм предпочитает концентр I порядка. Это мшанки *Tricellaria peachi* ( $p \leq 0,10$ ), *Dendrobeatia fruticosa* ( $p \leq 0,05$ ), *Escharella spp.* ( $p \leq 0,10$ ), *Rhaphostomella ovata* ( $p \leq 0,10$ ) и *Smittina majuscula* ( $p \leq 0,05$ ), а также усонogie *Verruca stroemi* ( $p \leq 0,05$ ) и ветвистые багрянки: проростки ( $p \leq 0,05$ ) и подростки *Ptilota plumosa* ( $p \leq 0,05$ ) и *Phycodris rubens* ( $p \leq 0,10$ ). В отличие от них, гидроидный полип *Obelia loveni* ( $p \leq 0,05$ ) и мшанка *Porella smitti* ( $p \leq 0,10$ ) преимущественно принадлежат концентру II порядка.

Самые молодые *Balanus crenatus* (1мм) достоверно чаще обнаруживаются на поверхности домиков представителей того же вида, прикрепленных к первичному субстрату (концентр I порядка). В то же время, чуть более крупные (3-4мм) достоверно чаще встречаются в составе концентра II порядка. Еще более крупные рачки не демонстрируют никакой статистически значимой приуроченности.

#### 9.1.4 Сравнение населения поверхности домиков *B. crenatus* разного размера

Для выяснения зависимости состава эпибионтов *B. crenatus* от размера последних анализировали результаты разборки и отдельных друз, и дополнительных сборов. Мы пренебрегли обитателями домиков рачков размером 15-16 мм вследствие малочисленности таких рачков. На рисунке 41 представлены зависимости встречаемости прикрепленных организмов от длины апертуры баянусов, на которых они встречены для одиннадцати наиболее массовых обитателей друз. Мы объединили данные для всех представителей асцидий и ветвистых багрянок, так как в пределах указанных групп эпибионты демонстрируют чрезвычайно сходный характер обсуждаемой зависимости.

Встречаемость большей части представителей населения друз положительно коррелирует с размером баянусов, на поверхности домиков которых они были встречены (табл. 7). Среди массовых видов кустистая мшанка *Dendrobeatia murrayana* и асцидии, главным образом *Styela rustica*, лидируют при заселении самых крупных *Balanus crenatus* (13-15мм). На всех остальных относительно крупных баянусах (4-12мм) самым частым поселенцем оказывается *Verruca stroemi*, при этом на баянусах размерного класса 10-12мм несколько реже встречаются *Schizomavella lineata* и *Dendrobeatia murrayana*, а также ветвистые багрянки. Иной состав эпибионтов характерен для самых мелких представителей *Balanus crenatus* с длиной апертуры меньше 3мм. В исследованных друзах их обрастают (впрочем, достаточно редко) практически только две формы прикрепленных организмов: гидроидный полип *Obelia loveni* и мшанки *Escharella spp.*

Два вида из числа массовых не показывают монотонного роста встречаемости с увеличением размера рачков: *Chitinopoma fabricii* (Polychaeta, Serpulidae) и *Verruca stroemi*

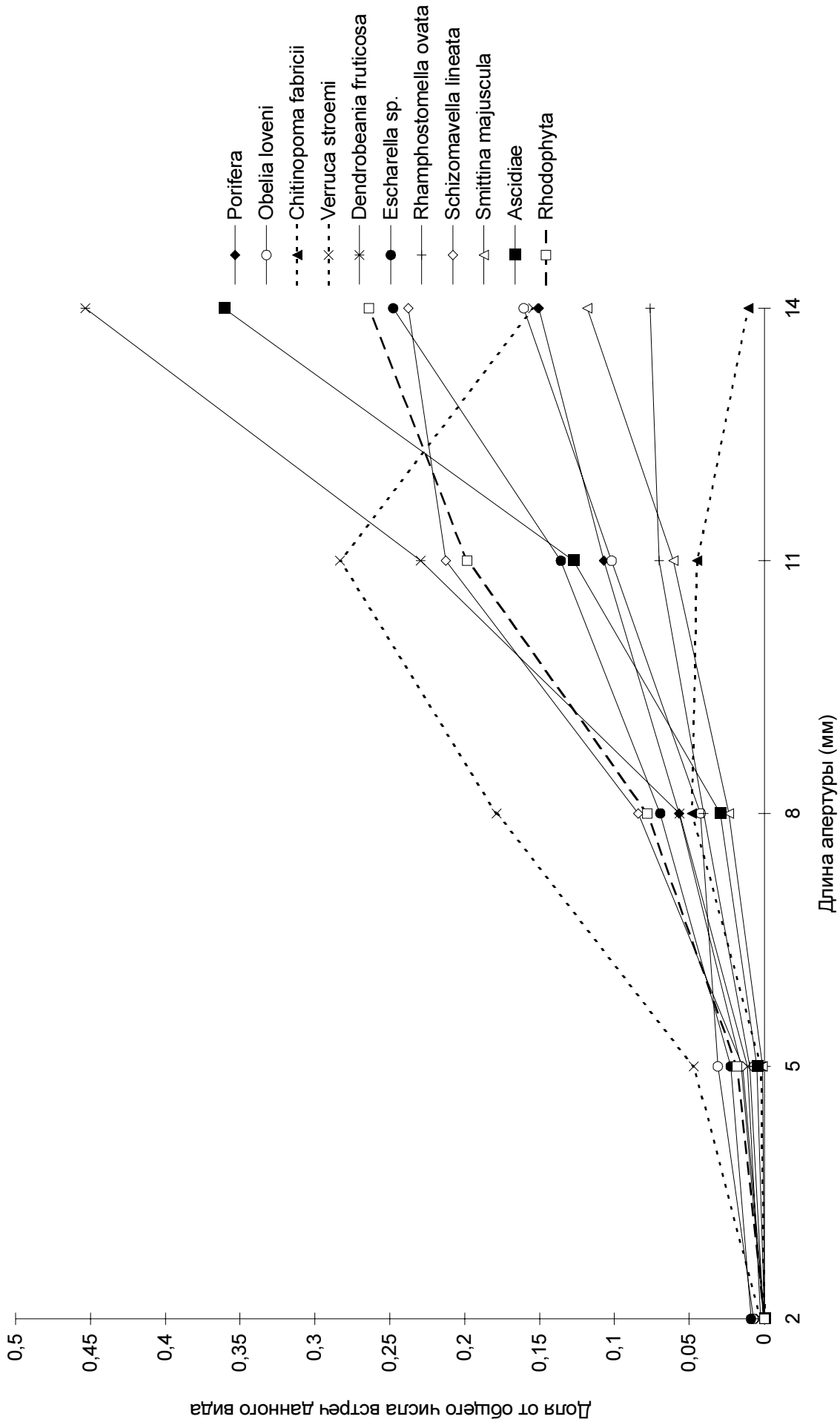


Рисунок 41. Распределение массовых видов и групп эпибионтов по домикам *Valatus crenatus* разного размера.

Таблица 7.

Зависимость между встречаемостью массовых форм эпибионтов и размером баянусов-базибионтов.

| Название вида или группы   | Коэффициент корреляции встречаемости вида с длиной апертуры баянусов-базибионтов |
|----------------------------|--|
| Porifera                   | <b>0,85 ± 0,074</b>  |
| Obelia sp.                 | <b>0,75 ± 0,114</b>  |
| Chitinopoma fabricii       | <b>0,31 ± 0,233</b>  |
| Verruca stroemi            | 0,67 ± 0,141   |
| Dendrobeania fruticosa     | <b>0,90 ± 0,050</b>  |
| Escharella spp.            | <b>0,82 ± 0,085</b>  |
| Rhamphostomella ovata      | <b>0,92 ± 0,039</b>  |
| Schizomavella lineata      | <b>0,69 ± 0,137</b>  |
| Smittina majuscula         | <b>0,88 ± 0,058</b>  |
| Ascidia (все)              | <b>0,85 ± 0,072</b>  |
| Rhodophyta (все ветвистые) | <b>0,89 ± 0,054</b>  |

**Жирным** шрифтом выделены коэффициенты корреляции, достоверно отличающиеся от нуля

(Crustacea, Cirripedia). Их частоты при переходе от размерного класса 10-12мм к размерному классу 13-15мм достоверно уменьшаются. Следует заметить, что при этом доля баянусов размером 13-15мм по отношению к общему их числу составляет  $0,006 \pm 0,0022$  для друз, в которых *Chitinopoma fabricii* отмечен и  $0,021 \pm 0,0028$  для друз, в которых этот вид отсутствует. Второе значение достоверно отличается от первого. Сравнение по данному параметру агрегаций *Balanus crenatus*, где присутствуют и отсутствуют рачки *Verruca stroemi*, дает доли  $0,014 \pm 0,0025$  и  $0,020 \pm 0,0035$ , соответственно. Первое значение, как и для предыдущего вида, превосходит второе, но здесь данное различие статистически незначимо.

#### 9.1.5 Распределение эпибионтов по секторам поверхности домика *B. crenatus*

В этом разделе мы обсудим лишь население поверхности живых баянусов. Дело в том, что, как уже было замечено выше, всего погибших рачков было встречено значительно меньше, чем живых. Кроме того, их домики обычно теряют тергум и скутум, и невозможно

учесть организмы, прикрепленные к этим табличкам. Были использованы данные разборки как отдельных друз, так и дополнительных сборов.

Каждый вид характеризовался частотой, с которой его представители были обнаружены в разных секторах поверхности домика *Balanus crenatus* (см. главу “Материал и методика”). Эмпирические распределения по первым четырем секторам (имеющим равную площадь) с помощью критерия  $\chi^2$  сравнивали с ожидаемым равномерным распределением при том же суммарном количестве встреч. Кроме того, для каждого вида оценивали достоверность различия частот его нахождения в парах секторов каринальный - ростральный и правый - левый. Дополнительно отмечали тех обитателей друз, у которых суммарная доля встреч на тергуме и скутуме от общего числа встреч превысила 20%. По нашим оценкам, площадь этих табличек у баянусов размером более 3мм не превышает 1/5 от общей площади внешней поверхности домика, а рачки размером меньше 3мм практически не обрастают. Распределения представителей разных видов по секторам и результаты перечисленных сравнений приведены в таблице 8. Здесь перечислены те виды, для которых доля заселенных ими домиков живых баянусов от общего числа живых рачков превышает свою ошибку более чем втрое.

В целом эпибионты предпочитают селиться вдоль карино-ростральной оси рачка, их обилие на боковых поверхностях существенно меньше. При этом доля организмов, обнаруженных в ростральном секторе превышает таковую для каринального (табл. 9). Баянусы в друзьях зачастую обитают вплотную друг к другу, в силу чего те или иные части их домика оказываются недоступными для поселения других прикрепленных организмов. Мы проанализировали частоту, с которой разные сектора оказываются *свободными*, т.е. не прилегают к поверхности соседних особей, на всех рачках, встреченных в друзьях. Полученное распределение оказалось практически равномерным (табл. 10). В силу этого можно предполагать, что изложенные здесь результаты скорее отражают топические предпочтения эпибионтов, нежели соотношение площадей доступных для них участков поверхности домиков.

Всего 4 вида демонстрируют распределения по секторам домика, достоверно отличающиеся от равномерных на уровне значимости  $p \leq 0,05$ , и еще 4 - на уровне  $p \leq 0,10$ . Кроме того, для пяти видов различия между долей их встреч в каринальном и ростральном



Таблица 8. Распределение эпибионтов по секторам поверхности домиков *Balanus crenatus*.

| Название вида  | Доля встреч в каринальном секторе | Доля встреч в ростральном секторе | Доля встреч в левом секторе | Доля встреч в терминальном секторе | Доля встреч в скутальном секторе | Доля на tergum и scutum | Уровень значимости (p) критерия хи-квадрат при сравнении распределения секторам с равномерным | Сравнение доли встреч в ростральном и каринальном секторах |       | Сравнение доли встреч в левом и терминальном секторах |       |
|--|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|------------------------------------|----------------------------------|-------------------------|---|--|-------|---|-------|
|  |                                   |                                   |                             |                                    |                                  |                         |   | F  | p     | F   | p     |
| <b>Виды, преимущественно приуроченные к ростральному сектору</b>   |                                   |                                   |                             |                                    |                                  |                         |   |  |       |   |       |
| <i>Bushnieldia quadrigangulata</i>   | 0,16 ± 0,064                      | 0,21 ± 0,072                      | 0,44 ± 0,088                | 0,00 ± 0,029                       | 0,00 ± 0,029                     | 0,00                    | 0,103   | 6,0  | 0,017 | 0,0   | 0,921 |
| <i>Chitonopoma fabricii</i>  | 0,11 ± 0,047                      | 0,26 ± 0,067                      | 0,38 ± 0,074                | 0,00 ± 0,022                       | 0,05 ± 0,032                     | 0,04                    | 0,095   | 8,8  | 0,004 | 0,0   | 0,936 |
| <i>Dendrobeta fruticosa</i>  | 0,26 ± 0,032                      | 0,24 ± 0,031                      | 0,32 ± 0,034                | 0,03 ± 0,012                       | 0,11 ± 0,023                     | 0,12                    | 0,093   | 1,7  | 0,199 | 1,2   | 0,270 |
| <i>Tegella armifera</i>  | 0,09 ± 0,068                      | 0,29 ± 0,110                      | 0,42 ± 0,120                | 0,00 ± 0,050                       | 0,00 ± 0,050                     | 0,00                    | 0,273   | 4,7  | 0,039 | 0,2   | 0,630 |
| <i>Escharella</i> spp.   | 0,16 ± 0,031                      | 0,20 ± 0,034                      | 0,40 ± 0,041                | 0,00 ± 0,007                       | 0,05 ± 0,018                     | 0,05                    | 0,000   | 19,6   | 0,000 | 0,3   | 0,563 |
| <i>Stomachetosella sruenta</i>   | 0,19 ± 0,067                      | 0,25 ± 0,074                      | 0,38 ± 0,083                | 0,03 ± 0,029                       | 0,00 ± 0,027                     | 0,03                    | 0,357   | 3,0  | 0,089 | 0,3   | 0,603 |
| <b>Виды, преимущественно приуроченные к каринальному сектору</b>   |                                   |                                   |                             |                                    |                                  |                         |   |  |       |   |       |
| <i>Porifera</i>  | 0,33 ± 0,041                      | 0,22 ± 0,035                      | 0,27 ± 0,038                | 0,01 ± 0,009                       | 0,21 ± 0,035                     | 0,18                    | 0,054   | 1,1  | 0,300 | 0,7   | 0,400 |
| <i>Verruca stroemi</i>   | 0,32 ± 0,027                      | 0,21 ± 0,024                      | 0,28 ± 0,026                | 0,00 ± 0,003                       | 0,02 ± 0,009                     | 0,03                    | 0,003   | 1,3  | 0,255 | 0,7   | 0,407 |
| <i>Styela rustica</i>  | 0,35 ± 0,064                      | 0,24 ± 0,057                      | 0,20 ± 0,054                | 0,00 ± 0,017                       | 0,25 ± 0,059                     | 0,20                    | 0,404   | 3,0  | 0,087 | 0,1   | 0,806 |
| <i>Phycodirus rubens</i>   | 0,54 ± 0,091                      | 0,18 ± 0,071                      | 0,23 ± 0,077                | 0,40 ± 0,089                       | 0,20 ± 0,073                     | 0,38                    | 0,001   | 5,8  | 0,019 | 2,8   | 0,102 |
| <i>Rhodophyta</i> juv.   | 0,46 ± 0,058                      | 0,18 ± 0,044                      | 0,19 ± 0,046                | 0,43 ± 0,057                       | 0,25 ± 0,050                     | 0,40                    | 0,001   | 12,2   | 0,001 | 0,0   | 0,958 |
| <b>Вид, демонстрирующий относительно низкую долю встреч в левом секторе</b>  |                                   |                                   |                             |                                    |                                  |                         |   |  |       |   |       |
| <i>Smittina majuscula</i>  | 0,25 ± 0,059                      | 0,33 ± 0,065                      | 0,31 ± 0,064                | 0,00 ± 0,018                       | 0,08 ± 0,036                     | 0,07                    | 0,090   | 0,5  | 0,476 | 7,8   | 0,006 |
| <b>Виды, не демонстрирующие неравномерности распределения по секторам или достоверной приуроченности к какому либо сектору</b> |                                   |                                   |                             |                                    |                                  |                         |   |  |       |   |       |
| <i>Obelia toveni</i>   | 0,26 ± 0,041                      | 0,22 ± 0,039                      | 0,29 ± 0,042                | 0,01 ± 0,010                       | 0,01 ± 0,009                     | 0,02                    | 0,706   | 0,2  | 0,691 | 0,0   | 0,888 |
| <i>Callopora lata</i>  | 0,25 ± 0,137                      | 0,23 ± 0,132                      | 0,27 ± 0,140                | 0,00 ± 0,077                       | 0,11 ± 0,097                     | 0,10                    | 0,998   | 0,0  | 0,952 | 0,0   | 0,902 |
| <i>Heteranomia squamula</i>  | 0,24 ± 0,073                      | 0,16 ± 0,064                      | 0,38 ± 0,083                | 0,00 ± 0,027                       | 0,03 ± 0,029                     | 0,03                    | 0,325   | 1,5  | 0,227 | 0,3   | 0,602 |
| <i>Tricellaria peachi</i>  | 0,20 ± 0,116                      | 0,19 ± 0,113                      | 0,48 ± 0,144                | 0,00 ± 0,066                       | 0,00 ± 0,066                     | 0,00                    | 0,343   | 1,6  | 0,214 | 0,1   | 0,743 |
| <i>Scrupocellaria arctica</i>  | 0,27 ± 0,089                      | 0,15 ± 0,072                      | 0,30 ± 0,092                | 0,00 ± 0,036                       | 0,16 ± 0,073                     | 0,14                    | 0,731   | 0,0  | 0,841 | 1,0   | 0,323 |
| <i>Porella smitti</i>  | 0,26 ± 0,089                      | 0,26 ± 0,089                      | 0,39 ± 0,100                | 0,00 ± 0,037                       | 0,34 ± 0,097                     | 0,25                    | 0,263   | 0,9  | 0,351 | 1,8   | 0,188 |
| <i>Schizomavella lineata</i>   | 0,26 ± 0,031                      | 0,23 ± 0,030                      | 0,32 ± 0,033                | 0,00 ± 0,005                       | 0,09 ± 0,021                     | 0,08                    | 0,124   | 1,5  | 0,227 | 0,4   | 0,532 |
| <i>Smittina mucronata</i>  | 0,45 ± 0,106                      | 0,15 ± 0,076                      | 0,24 ± 0,091                | 0,00 ± 0,040                       | 0,05 ± 0,044                     | 0,04                    | 0,171   | 2,1  | 0,159 | 0,0   | 0,928 |
| <i>Hippoporina propinqua</i>   | 0,15 ± 0,104                      | 0,24 ± 0,123                      | 0,36 ± 0,139                | 0,00 ± 0,066                       | 0,17 ± 0,108                     | 0,14                    | 0,788   | 1,2  | 0,285 | 0,0   | 0,942 |
| <i>Hippoporina ussowi</i>  | 0,22 ± 0,107                      | 0,21 ± 0,104                      | 0,36 ± 0,124                | 0,00 ± 0,055                       | 0,00 ± 0,055                     | 0,00                    | 0,802   | 0,6  | 0,434 | 0,0   | 0,972 |
| <i>Rhamphostomella ovata</i>   | 0,29 ± 0,053                      | 0,19 ± 0,045                      | 0,27 ± 0,052                | 0,00 ± 0,013                       | 0,10 ± 0,035                     | 0,09                    | 0,618   | 0,1  | 0,774 | 1,1   | 0,303 |
| <i>Boithenia echinata</i>  | 0,24 ± 0,071                      | 0,23 ± 0,070                      | 0,25 ± 0,073                | 0,00 ± 0,026                       | 0,08 ± 0,046                     | 0,08                    | 0,989   | 0,0  | 0,912 | 0,1   | 0,710 |
| <i>Styelidae</i> gen. sp.  | 0,27 ± 0,056                      | 0,29 ± 0,057                      | 0,24 ± 0,054                | 0,00 ± 0,015                       | 0,22 ± 0,052                     | 0,18                    | 0,800   | 0,1  | 0,751 | 1,2   | 0,285 |
| <i>Ptilota plumosa</i>   | 0,41 ± 0,148                      | 0,23 ± 0,126                      | 0,23 ± 0,126                | 0,82 ± 0,116                       | 0,91 ± 0,087                     | 0,63                    | 0,631   | 0,7  | 0,402 | 0,2   | 0,623 |

**Жирным подчеркнутым** шрифтом выделены значения уровня значимости, не превышающие 0,05; жирным - принадлежашие интервалу 0,05...0,10. Подчеркнуты значения общей доли встреч на тергуме и скутуме для тех видов, у которых они превосходят 0,20. Из таблицы исключены виды, встречаемость которых на домиках живых *Balanus crenatus* составляет меньше своей утроенной ошибки.

**Таблица 9.**

Суммарное распределение всех видов эпибионтов по секторам поверхности домиков *Balanus crenatus*.

|  |              |              |
|--|--------------|--------------|
| Доля встреч в каринальном секторе                          | 0,23 ± 0,008 |              |
| Доля встреч в правом секторе                               | 0,19 ± 0,007 |              |
| Доля встреч в ростральном секторе                          | 0,31 ± 0,008 |              |
| Доля встреч в левом секторе                                | 0,18 ± 0,007 |              |
| Доля встреч в тергальном секторе                           | 0,02 ± 0,003 |              |
| Доля встреч в скутальном секторе                           | 0,06 ± 0,004 |              |
| Сравнение доли встреч в ростральном и каринальном секторах | F            | 51,0         |
|  | p            | <b>0,000</b> |
| Сравнение доли встреч в правом и левом секторах            | F            | 1,9          |
|  | p            | 0,166        |

**Жирным** шрифтом обозначено значение уровня значимости, соответствующее достоверному различию

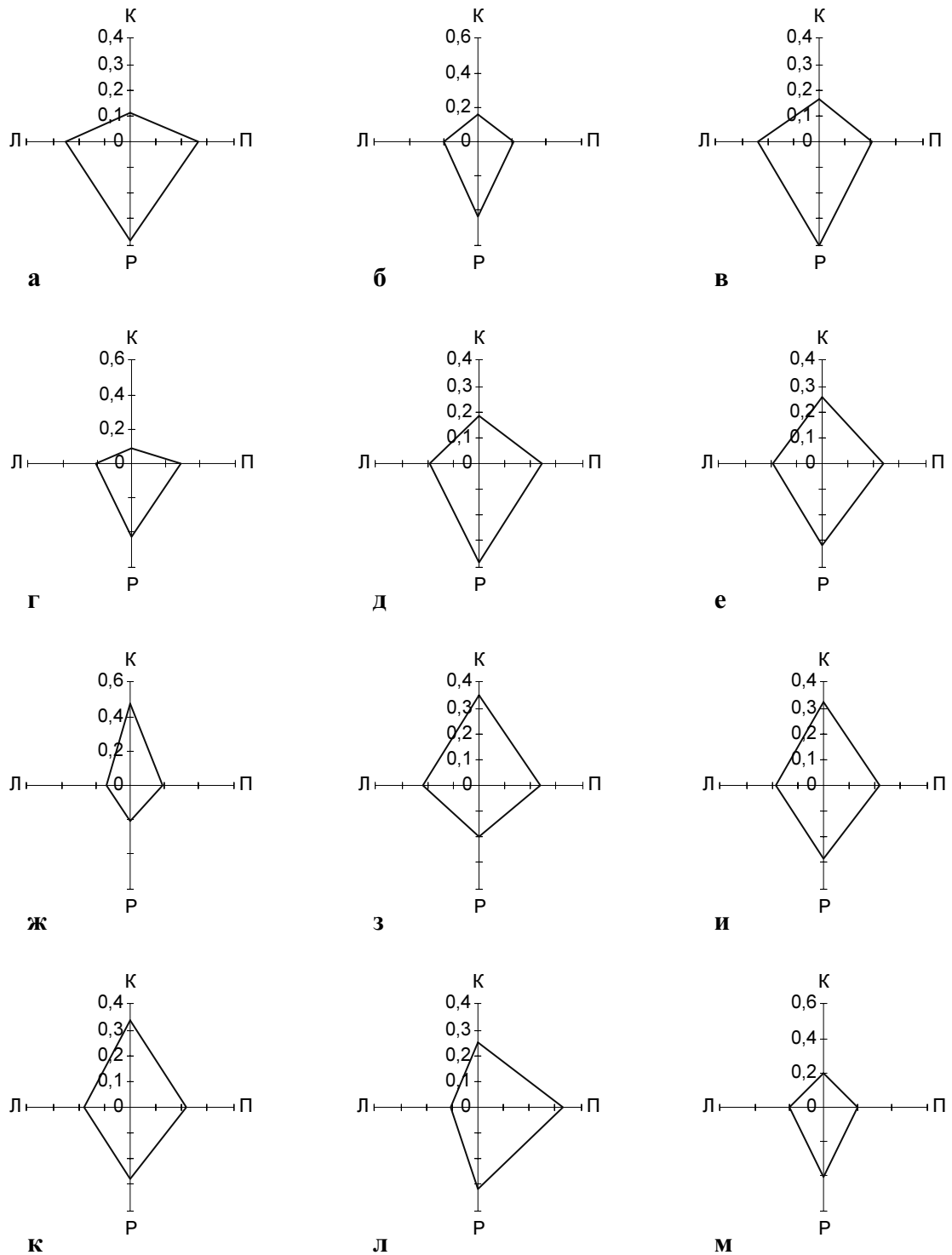
секторах оказались статистически значимы при  $p \leq 0,05$  и еще для двух - при  $p \leq 0,10$ . Частота нахождения в правом и левом секторах статистически достоверно отличается у одного вида. Ниже мы поочередно обсудим всех эпибионтов, демонстрирующих наиболее заметную приуроченность к определенным участкам поверхности домика.

Достоверно чаще встречаются *на роструме* ( $p \leq 0,05$ ) сидячие многощетинковые черви *Chitinopoma fabricii* (Serpulidae, рис.42а) и *Bushiella quadriangularis* (Spirorbidae, рис.42б). Распределение первого из названных видов по секторам поверхности домиков баянусов статистически значимо отличается от равномерного. Сходный характер локализации у корковых мшанок *Escharella spp.* (рис.42в), *Tegella armifera* (рис.42г) и *Stomachetosella cruenta* (рис.42д). Все три вида предпочитают селиться на роструме, однако различия между их частотами в ростральном и каринальном секторах достоверны для первых двух на уровне значимости  $p \leq 0,05$ , в то время как для третьего - при  $p \leq 0,10$ . Распределения *Escharella* и *Tegella* по поверхности субстрата при этом достоверно отличаются от равномерного ( $p \leq 0,05$ ). Значимо отличается от такового и аналогичное распределение

**Таблица 10.**

Распределение доступной для эпибионтов поверхности по секторам домиков *Balanus crenatus*.

|  |              |
|--|--------------|
| Доля доступных каринальных секторов  | 0,25 ± 0,014 |
| Доля доступных правых секторов   | 0,24 ± 0,014 |
| Доля доступных ростральных секторов  | 0,26 ± 0,014 |
| Доля доступных левых секторов  | 0,25 ± 0,014 |
| Уровень значимости (p) при сравнении распределения с равномерным с помощью критерия $\chi^2$ | 0,945        |



**Рисунок 42.** Распределение эпобионтов по боковым секторам поверхности домиков *Balanus crenatus*. **а** - *Chitinopoma fabricii*; **б** - *Bushiella quadriangularis*; **в** - *Escharella* spp.; **г** - *Tegella armifera*; **д** - *Stomachetosella cruenta*; **е** - *Dendrobeatia fruticosa*; **ж** - ветвистые красные водоросли *Phycodris rubens*, *Ptilota plumosa* и их проростки; **з** - Porifera; **м** - *Balanus crenatus*.

**Обозначения осей:** Л - доля встреч в левом секторе; К - доля встреч в каринальном секторе; П - доля встреч в правом секторе; Р - доля встреч в ростральном секторе.

кустистой мшанки *Dendrobeatia fruticosa* ( $p \leq 0,10$ ; рис.42е). Наиболее обилен этот вид также на роструме, однако и в каринальном секторе его представители встречаются чаще, чем на боковых поверхностях домиков. Отметим, что из числа массовых форм чрезвычайно сходным образом распределены представители *Schizomavella lineata*, хотя неравномерность их распределения на принятом уровне значимости статистически недостоверна.

Перечисление эпибионтов, приуроченных главным образом к каринальному сектору, следует, безусловно, начать с упоминания ветвистых красных водорослей (рис.42ж), из числа которых самый распространенный в друзах вид, *Phycodris rubens*, а также проростки, видовая принадлежность которых не установлена, достоверно предпочитают указанную локализацию противоположной ( $p \leq 0,05$ ). Неравномерность соответствующих распределений статистически значима ( $p \leq 0,05$ ). Асцидия *Styela rustica* тоже обнаруживает достоверную ( $p \leq 0,10$ ) приуроченность к каринальному сектору (рис.42з). Усоногие *Verruca stroemi* распределены по поверхности домика неравномерно ( $p \leq 0,05$ ). Чаще всего их можно встретить в каринальном секторе, несколько реже они встречаются в пределах рострального сектора и еще реже - на боковых поверхностях (рис.42и). Губки демонстрируют распределение по поверхности домиков бальянусов, достоверно отличное от равномерного ( $p \leq 0,10$ ), также характеризующееся преобладанием в каринальной части и низкой частотой на боковых участках (рис.42к).

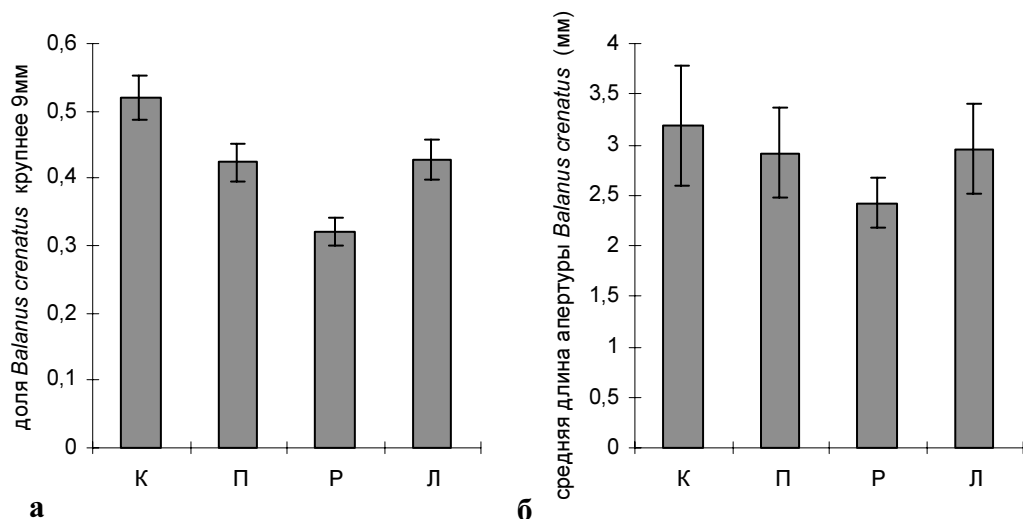
Нами отмечен один вид, который при статистически значимой ( $p \leq 0,10$ ) неравномерности распределения по поверхности домиков демонстрирует достоверные ( $p \leq 0,05$ ) различия в частоте поселения на правой и левой боковых сторонах бальянусов, а именно, мшанка *Smittina majuscula* (рис.42л). Представители данного вида, как оказалось, обнаруживаются в левом секторе почти в три раза реже, нежели в правом.

Вообще на тергуме и скутуме встречаются многие массовые виды из числа поселяющихся на *Balanus crenatus*. При этом представителей некоторых из них на этих табличках можно обнаружить особенно часто. Более 20% встреч приходится на указанное микроместообитание у мшанки *Porella smitti*, асцидии *Styela rustica*, а также у проростков ветвистых багрянок и у *Phycodris rubens*.

Что касается самих *Balanus crenatus*, то при поселении на поверхности домиков

представителей собственного вида эти эбибионты предпочитают ростральный сектор (рис.42м). Для размерных классов рачков 1-2мм и 4мм показана неравномерность соответствующих распределений ( $p \leq 0,05$ ) и достоверные различия долей встреч на каринальных и ростральных участках ( $p \leq 0,05$ ). Трех- и шестимиллиметровые баянусы также достоверно приурочены к карине (для размерного класса 3мм  $p \leq 0,05$ , а для 6мм -  $p \leq 0,10$ ). Нужно отметить, что, несмотря на чрезвычайно высокие показатели обилия, даже самые мелкие *B. crenatus* встречаются на тергуме и скутуме других рачков практически лишь в порядке исключения.

Особенности распределения рачков на поверхности домиков представителей своего вида не ограничиваются фактом предпочтения молодью рострального участка домика. В самом деле, обратим внимание на то, как изменяются по сторонам домика такие показатели, как средний размер живых и погибших рачков, а также доля живых баянусов крупнее 9мм (рис.43). Значения всех перечисленных величин максимальны *на карине*. Средний размер живых рачков, как и доля крупных экземпляров, монотонно убывает в направлении каринальный сектор - боковые сектора - ростральный сектор, причем доля крупных экземпляров уменьшается в три раза. Указанные изменения статистически значимы. Что касается среднего размера погибших рачков, то его значение в каринальном секторе примерно на треть больше, чем в каждом из остальных.



**Рисунок 43.** Размеры *Balanus crenatus* в разных секторах боковой поверхности домиков того же вида. **а** - доля крупных (длина апертуры более 9 мм); **б** - средняя длина апертуры.

**Обозначения:** Л - в левом секторе; К - в каринальном секторе; П - в правом секторе; Р - в ростральном секторе.

Таким образом, представляется, что, хотя молодь баянусов, осевших на взрослых представителей своего вида, и сосредоточена вблизи рострума, относительное преобладание крупных животных достигается на карине.

#### 9.1.6 Распределение обитателей друз по высоте домика *Balanus crenatus*

На домиках живых *B. crenatus* эпибионты существенно чаще занимают дистальную, удаленную от субстрата, треть боковой поверхности, нежели участки, находящиеся ближе к субстрату (табл. 11). Достоверно большая встречаемость в дистальном поясе показана для всех видов, кроме двух. Близкое к равномерному распределение продемонстрировали сидячие многощетинковые черви *Bushiella quadriangularis* и *Chitinopoma fabricii*, однако и они чаще всего встречаются в первом поясе.

Большинство обитателей друз поселяются в среднем и проксимальном, ближайшем к субстрату, поясах с приблизительно равной частотой. Мшанка *Smittina majuscula* представляет собой в этом отношении исключение. Доля ее встреч в среднем поясе достоверно ниже таковой для других поясов, в том числе и для проксимального.

Сами *Balanus crenatus*, встреченные на домиках представителей своего вида, как и большинство эпибионтов, достоверно чаще встречаются в дистальном поясе, чем в двух других. При этом самые мелкие рачки, у которых длина апертуры составляет 1 мм, достоверно реже заселяют средний сектор, нежели проксимальный (как и *Smittina majuscula*).

## 9.2 Обсуждение

Общей и, вероятно, наиболее важной чертой полученных результатов, представляется наличие связи между топическим распределением эпибионтов и различными характеристиками представителей *Balanus crenatus*. Для того, чтобы попытаться установить природу обнаруженных особенностей пространственной структуры друз,

Таблица 11.

Распределение эпибионтов по ветикальным поясам поверхности домиков *Balanus crenatus*.

| Название вида              | Доля встреч в дистальном поясе домика <i>Balanus crenatus</i> | Доля встреч в среднем поясе домика <i>Balanus crenatus</i> | Доля встреч в проксимальном поясе домика <i>Balanus crenatus</i> | Уровни значимости (p), полученные при попарном сравнении долей |              |              |
|----------------------------|---|--|--|--|--------------|--------------|
|                            |   |  |  | д-с  | д-п          | с-п          |
| Porifera                   | 0,89 ± 0,024  | 0,04 ± 0,016   | 0,06 ± 0,019   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,426        |
| Obelia loveni              | 0,99 ± 0,008  | 0,00 ± 0,008   | 0,01 ± 0,008   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,432        |
| Bushiella quadriangularis  | 0,47 ± 0,088  | 0,28 ± 0,079   | 0,25 ± 0,077   | 0,133  | 0,077        | 0,852        |
| Chitinopoma fabricii       | 0,44 ± 0,074  | 0,29 ± 0,068   | 0,27 ± 0,066   | 0,134  | 0,085        | 0,879        |
| Balanus crenatus (1 мм)    | 0,66 ± 0,021  | 0,11 ± 0,014   | 0,24 ± 0,019   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | <b>0,000</b> |
| Balanus crenatus (2 мм)    | 0,81 ± 0,045  | 0,08 ± 0,030   | 0,12 ± 0,036   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,475        |
| Balanus crenatus (3 мм)    | 0,81 ± 0,048  | 0,15 ± 0,044   | 0,04 ± 0,025   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,069        |
| Balanus crenatus (4 мм)    | 0,80 ± 0,051  | 0,13 ± 0,043   | 0,07 ± 0,032   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,289        |
| Balanus crenatus (5 мм)    | 0,81 ± 0,056  | 0,10 ± 0,044   | 0,08 ± 0,040   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,763        |
| Balanus crenatus (6 мм)    | 0,90 ± 0,055  | 0,07 ± 0,046   | 0,03 ± 0,033   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,617        |
| Balanus crenatus (7 мм)    | 0,90 ± 0,055  | 0,10 ± 0,055   | 0,00 ± 0,030   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,101        |
| Balanus crenatus (8 мм)    | 0,86 ± 0,073  | 0,09 ± 0,061   | 0,05 ± 0,044   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,622        |
| Balanus crenatus (9 мм)    | 0,86 ± 0,076  | 0,14 ± 0,076   | 0,00 ± 0,042   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,110        |
| Balanus crenatus (10 мм)   | 0,96 ± 0,043  | 0,04 ± 0,043   | 0,00 ± 0,038   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,442        |
| Balanus crenatus (11 мм)   | 1,00 ± 0,062  | 0,00 ± 0,062   | 0,00 ± 0,062   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 1,000        |
| Verruca stroemi            | 0,78 ± 0,024  | 0,13 ± 0,019   | 0,09 ± 0,016   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,145        |
| Heteranomia squamula       | 0,57 ± 0,084  | 0,26 ± 0,074   | 0,17 ± 0,064   | <b>0,010</b>   | <b>0,001</b> | 0,524        |
| Hiatella arctica           | 0,88 ± 0,066  | 0,12 ± 0,066   | 0,00 ± 0,036   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,110        |
| Callopora lata             | 0,81 ± 0,118  | 0,10 ± 0,089   | 0,10 ± 0,089   | <b>0,004</b>   | <b>0,004</b> | 1,000        |
| Tegella armifera           | 0,82 ± 0,093  | 0,06 ± 0,058   | 0,12 ± 0,079   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,634        |
| Dendrobeatia fruticosa     | 0,85 ± 0,024  | 0,10 ± 0,020   | 0,05 ± 0,015   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,064        |
| Scrupocellaria arctica     | 0,78 ± 0,077  | 0,17 ± 0,070   | 0,05 ± 0,041   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,221        |
| Tricellaria peachi         | 0,76 ± 0,118  | 0,08 ± 0,075   | 0,16 ± 0,102   | <b>0,002</b>   | <b>0,008</b> | 0,647        |
| Escharella spp.            | 0,76 ± 0,035  | 0,15 ± 0,030   | 0,09 ± 0,023   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,132        |
| Hippoporina propinqua      | 1,00 ± 0,059  | 0,00 ± 0,059   | 0,00 ± 0,059   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 1,000        |
| Hippoporina ussowi         | 0,88 ± 0,083  | 0,13 ± 0,083   | 0,00 ± 0,053   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,223        |
| Porella smitti             | 0,94 ± 0,043  | 0,06 ± 0,043   | 0,00 ± 0,029   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,209        |
| Porella sp.                | 0,89 ± 0,105  | 0,11 ± 0,105   | 0,00 ± 0,083   | <b>0,004</b>   | <b>0,001</b> | 0,465        |
| Schizomavella lineata      | 0,81 ± 0,027  | 0,08 ± 0,019   | 0,11 ± 0,021   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,441        |
| Smittina majuscula         | 0,74 ± 0,058  | 0,05 ± 0,030   | 0,21 ± 0,054   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | <b>0,033</b> |
| Smittina mucronata         | 0,83 ± 0,079  | 0,09 ± 0,059   | 0,09 ± 0,059   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 1,000        |
| Stomachetosella cruenta    | 0,74 ± 0,074  | 0,20 ± 0,068   | 0,06 ± 0,039   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,135        |
| Rhamphostomella ovata      | 0,79 ± 0,045  | 0,09 ± 0,031   | 0,12 ± 0,037   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,506        |
| Styela rustica             | 0,84 ± 0,044  | 0,04 ± 0,022   | 0,12 ± 0,040   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,086        |
| Styelidae gen.sp.          | 0,76 ± 0,049  | 0,14 ± 0,040   | 0,09 ± 0,033   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,391        |
| Bolthenia echinata         | 0,64 ± 0,077  | 0,29 ± 0,072   | 0,08 ± 0,043   | <b>0,003</b>   | <b>0,000</b> | 0,066        |
| Phycodris rubens           | 0,92 ± 0,038  | 0,04 ± 0,027   | 0,04 ± 0,027   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 1,000        |
| Ptilota plumosa            | 0,97 ± 0,033  | 0,03 ± 0,033   | 0,00 ± 0,030   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,439        |
| Rhodophyta juv.(проростки) | 0,98 ± 0,014  | 0,00 ± 0,008   | 0,02 ± 0,014   | <b>0,000</b>   | <b>0,000</b> | 0,087        |

Обозначения поясов: **д** - дистальный, **с** - средний, **п** - проксимальный

**Жирным** шрифтом выделены значения уровня значимости, не превышающие 0,05.

Из таблицы исключены виды, встречаемость которых на домиках живых *Balanus crenatus* составляет меньше своей утроенной ошибки.

Раздельно учтены *Balanus crenatus* с разной длиной апертуры (указана в скобках).

необходимо, на наш взгляд, вначале проанализировать ту роль, которую могут играть баянусы в жизни населения своих агрегаций.

Поверхность раковин или камней, на которых поселяются баянусы, по сравнению с поверхностью их домиков, вероятно, представляет собой в меньшей степени освещенное и подверженное воздействию течений местообитание. В самом деле, дистальные участки домиков рачков зачастую оказываются удалены от субстрата на 3-4см. При наличии внешнего течения гидродинамическая напряженность у поверхности субстрата должна снижаться за счет экранирования телами крупных усоногих (Pullen, La Barbera, 1991). Специфика турбулентных токов, возникающих при питании усоногого вблизи его апертуры может привлекать сюда личинки эпибионтов, а также благоприятствовать питанию взрослых форм. С другой стороны, планктонные личинки многих мшанок непосредственно перед оседанием демонстрируют отрицательный фототаксис (Ryland, 1960). Такие виды должна привлекать относительно затененная поверхность первичного субстрата.

Степень заиления поверхности камней и раковин, скорее всего, выше, нежели степень заиления поверхности, предоставляемой эпибионтам рачками. Взмахивая своими конечностями в процессе питания, эти животные, несомненно, способствуют частичной очистке своих домиков от детрита. Известно, что обилие осадка угнетает большинство фильтрующих организмов, и лишь немногие виды способны его переживать (Кузнецов, 1941; Hughes, 1975). Кроме того, как уже было отмечено в гл.7, скопление детрита на поверхности субстрата может непосредственно препятствовать прикреплению личинок прикрепленных организмов. Данные Гришанкова (1995а), равно как и полученные нами результаты об относительном снижении обилий обрастателей первичного субстрата в заиленных местообитаниях, указывают на важность воздействия заиления на формирование пространственной структуры исследуемых сообществ.

Помимо указанных факторов, влияние на распределение эпибионтов, вероятно, способна оказывать фактура поверхности домиков *Balanus*, которая для обитателей друз может отличаться от таковой любого другого субстрата. Оценить степени влияния перечисленных факторов по отдельности с использованием имеющегося в нашем распоряжении материала, по-видимому, невозможно. Тем не менее, для ряда форм можно



сделать предположения о том, какого рода силы играют здесь главенствующую роль.

Из приуроченных к поверхности домиков баянусов организмов губки, по-видимому, демонстрируют здесь предпочтение участков с большей гидродинамической напряженностью и слабым загрязнением частицами детрита, к которому представители данной группы, вероятно, особенно чувствительны (Hughes, 1975). Неизвестно, какие конкретно из перечисленных причин в большей степени определяют преимущественное поселение на баянусах *Verruca stroemi* и асцидий, однако первый из указанных видов, как и большинство других прикрепленных организмов, по нашим данным, избегают селиться на заиленном субстрате. Асцидии в другах селятся практически исключительно на *Balanus crenatus*, что не позволяет оценить их отношение к поверхностям, покрытым слоем осадка. Среди мшанок, приуроченных к поверхности домиков баянусов, как минимум один вид, *Schizomavella lineata*, по нашим данным демонстрирует относительно безразличное отношение к заилению. Для указанного вида сходная особенность отмечена и Кузнецовым (1941). Особенности распределения по субстратам *S. lineata*, вероятно, обусловлены иными причинами, нежели избегание заиленных участков, например реоили геотаксисами личинок. Мы не можем указать, какие именно из обсуждаемых факторов главным образом сказываются на распределении остальных видов мшанок, чаще встречающихся на домиках усоногих, нежели на первичном субстрате. Эти виды, по нашим данным, достоверно реже поселяются на субстрате в случае наличия в пробе заиления. Однако и влияние фактуры субстрата, и гидродинамическое своеобразие связанных с *B. crenatus* микроместообитаний равно могут обуславливать особенности распределения данных форм.

Ветвистые багрянки, преимущественно заселяя домики усоногих, скорее всего, занимают наиболее освещенные участки, что естественно для фотосинтезирующих организмов. Тот факт, что их проростки присутствуют на первичном субстрате, в отличие от крупных растений, подтверждает данную гипотезу. Вполне возможно, что большая часть поверхности первичного субстрата освещена недостаточно для успешного развития на ней относительно крупных макрофитов.

Близко расположенные домики *Balanus crenatus* образуют множество небольших пустот в форме щелей. Образуются полости и при разрушении мягких тканей погибших

рачков. Именно такие специфические местообитания привлекают двустворчатого моллюска *Hiatella arctica*. Предпочтительное заселение различных полостей и пустот, образованных субстратом или другими эпибионтами представляется достаточно характерной особенностью этого вида (Гришанков, 1995а).

Мшанки *Electra crustulenta* и *Stomachetosella cruenta*, в отличие от всех обсуждаемых выше видов, приурочены к поверхности первичного субстрата. Данные виды, возможно, либо избегают течений, либо в большей степени, нежели остальные мшанки, демонстрируют фотонегативные реакции при оседании личинок. Вместе с тем, есть серьезные основания полагать, что преимущественное заселение указанного микробиотопа связано со способностью этих видов существовать в заиленных местообитаниях. В самом деле, благодаря своеобразной форме роста *E. crustulenta*, по наблюдениям Гришанкова (1995а), относится к группе видов, зачастую заселяющих покрытые осадком поверхности. Что касается *Stomachetosella cruenta*, то здесь наши собственные данные показывают, что встречаемость этой мшанки на заиленных и свободных от заиления субстратах достоверно не отличается.

Сложнее всего объяснить распределение по типам субстрата известковой корковой красной водоросли *Lithothamnion sp.* Данное растение существенно чаще встречается на поверхности первичного субстрата, нежели на домиках *B. crenatus*. Красные водоросли не имеют избирательно оседающих личинок; для них нехарактерны затененные местообитания. Остается предположить, что, по каким-либо причинам, фактура поверхности домиков *Balanus crenatus*, а возможно и их химический состав, не благоприятствуют обрастанию корковой водорослью.

Тот факт, что чем крупнее *Balanus crenatus*, тем реже они встречаются на представителях своего вида и чаще - на первичном субстрате, объяснить, на наш взгляд, относительно несложно. Размер рачков, скорее всего, отражает их возраст. Балянус, играющий роль субстрата для другого должен быть по крайней мере не младше его. Таким образом, учитывая что крупные рачки встречаются реже, чем мелкие, балянусов, подходящих в качестве субстрата для крупного рачка, в друзьях тем меньше, чем крупнее балянус-эпибионт. Судя по распределению по субстратам самых мелких усоногих, этим животным при оседании безразлично, прикрепляются ли они к представителю своего

вида или же к раковине моллюска либо камню. Впоследствии, общее их количество на поверхности домиков других баянусов, по-видимому, уменьшается за счет гибели рачков, играющих роль субстрата. Интересно, что доля домиков, оставшихся от погибших *V. crenatus* меньше, когда анализируется их поселение на представителях своего вида (если сравнивать с обитателями раковин и камней). Это, скорее всего, указывает, что те из рачков, которые обитают в “верхних” этажах, в случае если не отпадают от субстрата вместе со своими погибшими хозяевами, обитают в более благоприятных условиях, нежели представители того же вида на первичном субстрате. Факторами, вызывающими такие различия в условиях могут быть и заиление, и различия гидродинамического режима (как связанные с активностью рачков, так и обусловленные выносом поверхности их домиков наверх относительно субстрата).

Тот факт, что некоторые из встреченных видов достаточно часто встречаются на нижней стороне первичного субстрата, не вызывает особого удивления. Известно, что на нижней стороне камней в Баренцевом море, например, формируется специфическое сообщество (Кузнецов, 1941). Своеобразие населения нижних створок раковин морских гребешков, а также боковых поверхностей камней было показано и на примере эпифауны Белого моря (Гришанков, 1995а; Наумов, Федяков, 1985б). Мшанка *Escharella immersa*, по данным Гришанкова (1995а) предпочитает боковую поверхность камней верхней. Кузнецов (1941) указывает для эпибиоза нижней поверхности камней *Escharella (Micronella) ventricosa* и *Stomachetosella (Schizoporella) cruenta* (в скобках даны устаревшие синонимы, использованные автором). Таким образом, полученные нами результаты обнаруживают сходство с уже описанными в литературе. Природу приуроченности к боковым и нижним поверхностям субстрата можно связать с фотонегативными и геопозитивными реакциями личинок при прикреплении, а также, возможно, с избеганием сильных течений и способностью переносить заиление.

В качестве местообитания для эпибионтов домики живых рачков в значительной степени отличаются от домиков погибших. Относительно меньшее по сравнению с первичным субстратом количество осадка, специфика гидродинамического режима, связанная с пищевой активностью рачков - все эти условия характерны лишь для поверхности живых баянусов. Живые рачки, в отличие от погибших, не обтекаются

набегающим водным потоком пассивно. При наличии достаточно сильного внешнего течения они локально замедляют его благодаря пассивной фильтрации, а отсутствие такового приводит к инициации активной фильтрации, когда баянус сам становится генератором тока жидкости (см. например, Crisp, Southward, 1961). В силу этого, гидродинамическая обстановка на поверхности домика *B. crenatus* может демонстрировать относительное постоянство и благоприятствовать фильтрующим эпибионтам. Кроме того, в составе домиков живых рачков присутствуют тергум и скутум. Гибель баянуса обыкновенно приводит к скорой утере этих табличек.

Преимущественное заселение некоторым видом поверхности живых либо погибших рачков может свидетельствовать о том, что для него благоприятен комплекс условий среды, связанный с одним из этих двух типов местообитаний. Кроме того, относительно более высокая частота регистрации представителей данного вида на домиках погибших усоногих может указывать на способность соответствующих организмов к неблагоприятному воздействию на рачков, непосредственно приводящему к их гибели. На самом деле, такое предпочтение может иметь и иную природу. В разных друзах соотношение живых и погибших рачков оказывается разным. В силу этого приуроченность к тем или другим может объясняться поселением в друзах, где какие-либо из них преобладают. Для всех обсуждаемых видов доля погибших баянусов в друзах, где эти виды встречены и в друзах, где они не зарегистрированы, не обнаруживают достоверных отличий. Следовательно, последнее соображение в данном случае не играет роли.

Преимущественное заселение домиков живых баянусов такими распространенными в друзах видами мшанок, как *Dendrobeatia fruticosa* и *Smittina majuscula*, по-видимому, свидетельствует о том, что именно фильтрационная деятельность *B. crenatus* действительно создает условия, благоприятные для данных форм. Возможно, что это справедливо и для некоторых других перечисленных в разделе “результаты” видов, приуроченность которых к живым рачкам выражена в меньшей степени.

Относительно более высокая частота, которую демонстрируют на живых рачках красные водоросли может, на наш взгляд, объясняться двумя не исключаящими друг друга причинами. Во-первых, немалая часть встреченных багрянок обнаружена на тергуме и скутуме, а присутствие этих табличек не характерно для домиков погибших рачков. Во-

вторых, споры красных водорослей, которые распространяются пассивно с током воды, могут привлекаться на дистальные части табличек живых рачков, где они обычно и обнаруживаются, благодаря специфическим токам воды, возникающим при питании усоногих.

Тот факт, что два вида мшанок, как оказалось, чаще встречаются на домиках погибших баянусов, может указывать на то, что эти животные, с одной стороны, склонны поселяться на приподнятых по отношению к субстрату участках, например благодаря фото- или геопозитивным реакциям личинок, а с другой - плохо переносят специфику гидродинамических условий, связанные с пищевым поведением *B. crenatus*. Против такого объяснения, однако, можно выдвинуть ряд возражений. Во-первых, *Escharella*, судя по ее относительно высокой встречаемости на нижней стороне первичного субстрата, едва ли демонстрирует положительный фототаксис при прикреплении личинки. Во-вторых, маловероятно (хотя и возможно), что чрезвычайно крупные колонии *Tricellaria peachi* успевают вырасти на домиках погибших баянусов до их разрушения. Колонии *Escharella* тоже развиваются медленно и обычно достигают больших размеров (Гришанков, 1995а), так что проблема существует и в этом случае. Легче предположить, что оба вида поселяются на поверхности домиков живых рачков, однако способствуют их гибели. На самом деле *Escharella* действительно очень часто обрастает мелких *Balanus crenatus* целиком. Что же касается *T. peachi*, то ее кустистые колонии размером в несколько сантиметров, вероятно, вполне могут экранировать баянусов, либо нарушая гидродинамический режим их питания, либо непосредственно конкурируя с ними за пищевые частицы, подобно тому, как это описано у Окамуры для разных видов мшанок (Okamura, 1988).

Обнаруженную относительную приуроченность асцидий *Styela rustica* и *Bolthenia echinata* к домикам погибших рачков также легче всего объяснить неблагоприятным воздействием этих организмов на усоногих. В действительности, часто приходится наблюдать крупный сросток асцидий, в основании которого находится один или несколько погибших представителей *Balanus crenatus*. При этом асцидии практически полностью изолируют баянусов от окружающего пространства. Мелкие асцидии, вероятно, не причиняют вреда рачку, к домику которого они прикреплены, однако впоследствии,

разрастаясь, они способны полностью заслонить апертуру животного, препятствуя сохранению нормального режима его питания. Кроме того, между *Bolthenia*, *Styela* и баянусами (все они представляют собой достаточно крупных фильтраторов) может развиваться пищевая конкуренция. Способность угнетать близко расположенных фильтраторов для асцидий известна и из литературы (Frese, 1997). Отсутствие достоверных различий во встречаемости *Styela* и *Bolthenia* на домиках живых и погибших *Balanus crenatus* может быть связано с тем, что мы учитывали вместе и крупных, и мелких *Ascidia*. При этом, согласно высказанному выше предположению, молодые асцидии могут предпочитать и живых усоногих, если поверхность последних обеспечивает для них подходящие условия.

Крупные *B. crenatus* чаще встречаются на домиках живых представителей своего вида, нежели на погибших. Возможно, что жизнедеятельность рачков благоприятствует относительно быстрому росту других баянусов на их поверхности. Это утверждение согласуется с обсуждаемыми выше данными о сравнительно низкой доле погибших рачков, обитающих на *B. crenatus*. С другой стороны, возможности роста рачков на домиках погибших представителей того же вида могут быть ограничены временем существования этого своеобразного субстрата. В какой степени каждый из этих факторов объясняет наблюдаемую закономерность - этого имеющийся в нашем распоряжении материал установить не позволяет.

*B. crenatus*, населяющие первичный субстрат, в среднем крупнее рачков, обитающих на их поверхности. В силу этого поверхность, которую они предоставляют эпибионтам, больше. Неудивительно, что к концентру первого порядка приурочено достаточно много различных обитателей друз, включая молодь самих баянусов. Труднее установить факторы, вызвавшие преимущественное заселение такими видами, как *Obelia loveni* и *Porella smitti*, а также 3-4 миллиметровыми *Balanus crenatus*, концентра второго порядка. Скорее всего “верхние этажи” в большей степени подвержены влиянию внешних течений, нежели “нижние”. Эти микробиотопы могут также быть лучше освещены и выше приподняты над первичным субстратом. Однако здесь мы не можем, к сожалению, даже предположить, какие конкретно причины лежат в основе наблюдаемого явления. Отсутствие сходных предпочтений у баянусов крупнее 4 мм, вероятно вызвано

ограниченным временем существования “трехэтажных” систем, состоящих из последовательно сросшихся усоногих. Пока самый верхний экземпляр дорастает до указанного размера, нижний, вероятно, с высокой вероятностью погибает от старости. В результате крупные рачки не могут демонстрировать приуроченность к концентру второго порядка.

Большая часть массовых для друз видов эпибионтов тем чаще встречается на поверхности домиков усоногих, чем рачки крупнее. Скорее всего, это связано с тем, что самые крупные *B. crenatus* предоставляют прикрепленным организмам наибольшую площадь для заселения и, вместе с тем, представляют собой субстраты, просуществовавшие уже относительно долго. Конечно, степень воздействия на окружающую гидродинамическую обстановку крупных рачков при фильтрации, скорее всего, выше, нежели у мелких, однако этот фактор, вероятно, влияет на распределение эпибионтов в меньшей степени, чем два ранее упомянутых.

Два вида, частота нахождения которых оказалась достоверно ниже на поверхности самых крупных рачков, нежели на домиках несколько более мелких, демонстрируют указанную особенность распределения, по-видимому, благодаря тому, что не встречаются в тех местах, где обнаружены особенно крупные баянусы. Впрочем возможно, что *B. crenatus* с длиной апертуры 13-15мм потребляют слишком много пищевых частиц для того, чтобы такие фильтраторы, как *Verruca stroemi* могли не испытывать угнетения на их поверхности.

Способность *Escharella* обрастать самых мелких баянусов целиком мы уже обсуждали выше. Кроме этого вида, молодь усоногих относительно нередко обрастает и гидроид *Obelia loveni*. Возможно, что этот факт объясняется тем, что *O. loveni* чаще всего селится в концентре второго порядка, а здесь средний размер рачков, играющих роль субстрата, невысок. Можно также отметить, что данный вид, вероятно, не влияет отрицательно на жизнедеятельность *Balanus crenatus* (по крайней мере, его встречаемость не отличается на домиках живых и погибших рачков).

Насколько мы можем судить, для разных секторов поверхности домиков живых баянусов главным образом различаются гидродинамическая обстановка и освещенность. Водные потоки, возбуждаемые рачком при активной фильтрации, равно как и вихри,

возникающие вокруг его ножек в случае, когда животное фильтрует пассивно, по-разному расположены относительно секторов, на которые мы подразделяли поверхность домика при учете эпибионтов. Достаточно широко известная способность балянусов ориентироваться на субстрате каринальной табличкой вверх, по направлению к источнику света, вероятно, приводит к тому, что освещенность поверхности домика падает от каринального сектора к ростральному. Кроме того, *carina* при этом оказывается расположенной относительно субстрата несколько выше, нежели *rostrum*.

Специфическим микробиотопом для прикрепленных обитателей друз являются подвижные таблички, тергум и скутум. Тергум и прилегающая к нему часть скутума оказываются рядом с каринальной табличкой, в силу чего могут также быть относительно интенсивно освещены. Однако основной особенностью этих секторов представляется подвижность субстрата, связанная здесь с жизнедеятельностью рачка и, как следствие, ожидаемая *чрезвычайно* высокая гидродинамическая напряженность у поверхности данных табличек.

Большая часть мшанок поселяется преимущественно вблизи роострума *B. crenatus*, что, скорее всего, отражает последствия фотонегативной реакции личинок этих видов, демонстрируемой перед прикреплением. Именно в ростральном секторе чаще всего встречаются *Stomachetosella cruenta* и *Escharella spp.*, многие аспекты пространственного распределения которых можно объяснить избеганием сильно освещенных поверхностей.

На распределение багрянок, по-видимому, также оказывает влияние фактор освещенности. Каринальный сектор, а также участки тергума и скутума, где по преимуществу селятся красные водоросли, действительно, скорее всего, получают больше всего света. Правда, нужно отметить, что даже самые мелкие проростки багрянок сосредоточены на *carina*, *tergum* и *scutum*. Едва ли различия в освещенности каринальной и ростральной таблички настолько велики, что споры багрянок на последней существенно реже *прорастают*. Не исключено, что распределение водных токов вокруг домика питающегося балянуса непосредственно способствует адгезии пассивно распространяющихся с течением частиц (а именно такими частицами являются споры Rhodophyta) в область карины, тергума и скутума.

Для всех остальных эпибионтов, демонстрирующих неравномерное распределение по секторам поверхности домика *Balanus crenatus*, причинами такого размещения мы полагаем сочетание воздействия гидродинамической обстановки как на этапе оседания,



так и на этапе последующего роста и питания, а также стимулирование личинок различиями в освещенности и высоте над субстратом перед прикреплением. Можно предположить, что личинки встречающихся в другах губок и асцидий перед оседанием демонстрируют положительные фототаксисы и (или) отрицательные геотаксисы.

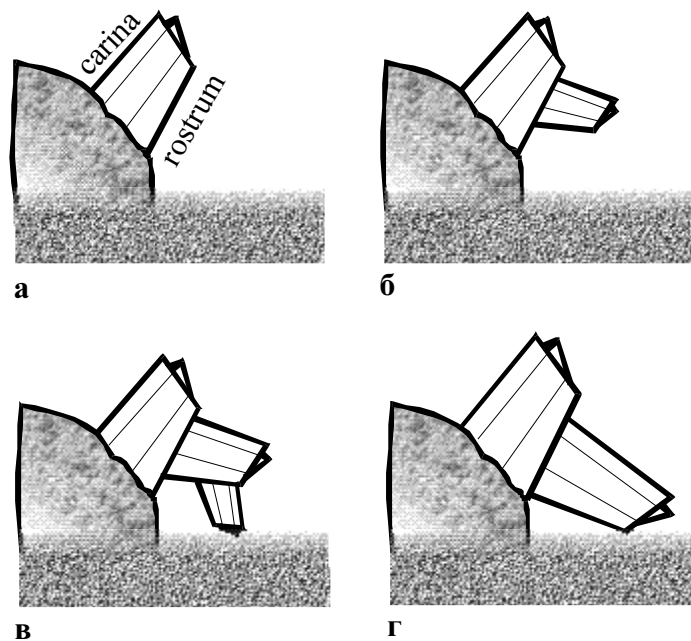
Мы не можем предложить удовлетворительного объяснения природе распределения по сторонам домика *B. crenatus* мшанки *Smittina majuscula*. Представители данного вида были достоверно реже встречены в левом секторе, нежели во всех остальных. Возможно, данный случай следует считать артефактом, отражающим недостаточность выборки, так как достаточно трудно представить причины возникновения подобной асимметрии.

Любопытно, что, кроме красных водорослей и мшанки *Porella smitti*, способной достаточно часто селиться на тергуме и скутуме балянусов, здесь же нередко можно встретить и молодых асцидий *Styela rustica*. Автору не доводилось наблюдать последствий подрастания таких экземпляров. Очевидно лишь, что такое сожительство должно закончиться гибелью одного или обоих эпибионтов - асцидия, выросшая больше определенного размера, не позволит рачку нормально питаться. При этом, если последний погибнет, то тергум и скутум достаточно быстро будут утеряны вместе со *Styela*. С другой стороны, если рачок способен сбросить асцидию в ходе движения усоможек при фильтрации, то он получает возможность выжить, но *Styela* при этом, по-видимому, все равно гибнет.

Преимущественное размещение молодежи самих балянусов на роstrуме взрослых экземпляров вряд ли отражает отрицательный личиночный фото- или геотаксис, так как данные поведенческие реакции для достаточно подробно изученных усомоногих не показаны. Скорее всего, здесь как раз играют роль различия гидродинамического режима каринального и роstrального секторов. Известно, что личинки балянусов предпочитают оседать в присутствии внешнего течения (Crisp, 1955). Можно предположить, что питающийся рачок в наибольшей степени обеспечивает присутствие водных токов у поверхности роstrального сектора домика. Интересно, что доля крупных рачков, как и их средний размер, максимальна в каринальном секторе. Из этого следует, что у *Balanus crenatus*, личинка которого осела на *rostrum* взрослого балянуса, существует меньше шансов достигнуть крупных размеров, нежели у рачка, личинка которого закрепилась

вблизи *carina*. Можно предложить данному феномену следующее объяснение.

Представим себе, что на рачке, прикрепленном к первичному субстрату в типичном положении, каринальной табличкой вверх (рис.44а), вырастает молодой экземпляр. Он также занимает типичное положение, то есть прикреплен вблизи рострума и тоже направлен рострумом вверх (рис.44б). Нетрудно представить, что рачок, заселяющий третий или четвертый “этаж” уже не сможет нормально существовать, будучи прикрепленным к роструму своего предшественника, так как его апертура войдет в соприкосновение с грунтом (рис.44в). На самом деле, даже обитатель второго “этажа” может оказаться в проигрыше, закрепившись в ростральном секторе, сравнительно быстро достигнув грунта в ходе роста, как показано на рисунке 44г. *Balanus crenatus*, прикрепленный в пределах каринального сектора, чисто геометрически имеет гораздо больше возможностей для увеличения размеров. Таким образом получается, что соотношение обилий личинок, оседающих в различные сектора поверхности домика усоногих, противоположно соотношению перспектив выживания и роста рачков на этих участках.



**Рисунок 44.** Схема, объясняющая относительно высокую частоту нахождения крупных *Balanus crenatus* в каринальном секторе поверхности домика баянуса-базибоннта. **а, б** - положение рачков не препятствует нормальному питанию и росту; **в, г** - рост рачков ограничен близостью апертуры к поверхности грунта (см. пояснения в тексте).

Распределение эпибионтов по высоте балянуса, играющего роль субстрата, характеризуется приуроченностью большинства видов к дистальным участкам табличек. Такая особенность локализации на домике *Balanus* уже была отмечена для нескольких видов мшанок (Гришанков, 1995а). Чем больше некоторая точка на поверхности домика живого рачка удалена от его дистальной части, тем в большей степени условия обитания напоминают таковые для первичного субстрата. На вертикальное распределение эпибионтов, скорее всего, оказывают влияние те же факторы, что и на преимущественное заселение домиков рачков либо первичного субстрата. Такой вывод подтверждается следующим фактом: оба относительно равномерно распределенных по поясам вида многощетинковых червей не показывают также и достоверных отличий между встречаемостью на домиках балянусов и на первичном субстрате (табл. 2). Вероятно, на пространственной локализации этих видов в малой степени сказываются те из перечисленных выше факторов, влияние которых приводит к различиям в населении указанных микробиотопов. Возможно, что такая индифферентность представляет собой характерную черту именно сидячих Polychaeta.

Приуроченность большинства эпибионтов к дистальной части домика может быть объяснена и влиянием еще одного специфического фактора. Было отмечено, что часто, в особенности в друзах, извлеченных из илистого грунта, поверхность нижней, ближайшей к субстрату части домика *B. crenatus* оказывается подверженной разрушению. Возможно, что этому процессу способствуют химические особенности илистого грунта. При таком разрушении заметно сокращается доступная для обрастателей площадь поверхности домика. С другой стороны, скорее всего, поврежденная часть домика либо находится близко к илу, либо погружена в него, что и так должно существенно ограничивать доступность этих участков для эпибионтов.

Сложно найти убедительное объяснение некоторым особенностям вертикального распределения самых мелких *B. crenatus* и *Smittina majuscula*. Относительно низкую частоту, с которой эти формы обнаруживаются в среднем поясе поверхности домиков усоногих, не удалось связать ни с одним из известных нам факторов, влияние которых мы полагаем определяющим пространственную организацию друз.

Обитатели разных местообитаний из числа рассмотренных в этой главе зачастую

принадлежат к различным систематическим группам. Несмотря на это, те или иные организмы, личинки которых обитают в планктоне, заселяют все рассмотренные типы микробиотопов в пределах друзы. В результате мы не можем сделать заключения о возможном влиянии на пространственную структуру поедания баянусами личинок других эпибионтов, хотя сама по себе способность усоногих поглощать планктонные личинки беспозвоночных и была описана в некоторых работах (Young, Gotelli, 1988; Young, Cameron, 1989).

Поселение нескольких или многих баянусов на едином субстрате в сочетании с совокупностью связанных с ними эпибионтов, называемое здесь *друзой*, представляет собой комплекс, обладающий во многом закономерной пространственной организацией. В основе этой организации лежит предпочтение различными видами определенных специфических условий среды, а также топические связи между эпибионтами и живыми либо косными телами, играющими для них роль субстрата. Особенности ориентации, роста и питания вида эдификатора *Balanus crenatus*, по-видимому, в немалой степени определяют размещение всех живых организмов, населяющих изучаемую систему. Проведенный морфологический анализ данного комплекса позволяет с достаточной долей уверенности предсказывать те пространственные локусы в пределах агрегации, где скорее всего может встретиться тот или иной эпибионт.

## 10. Заключение

На рассмотренных выше примерах мы попытались продемонстрировать анализ разных аспектов пространственной структуры комплексов, состоящих из прикрепленных организмов. И субстратные связи эпибионтов, и особенности их размещения на субстрате, как выяснилось, могут быть обусловлены взаимодействиями совместно обитающих представителей бентоса. Если один прикрепленный организм использует в качестве субстрата другой, то условия существования первого демонстрируют тесную зависимость с пищевым поведением, формой тела, характером роста и ориентацией второго. Базибионт существует заведомо дольше, нежели прикрепленные к нему организмы. В силу этого, его влияние сказывается на размещении эпибионтов как на стадии их вселения на его поверхность, так и в ходе дальнейшего развития эпибиоза.

Пищевое поведение базибионта оказывает существенное влияние на его консортов в случае, если представляет собой фильтрацию. Обитатели его поверхности могут быть чувствительны к характеру гидродинамической обстановки как на этапе расселительных стадий своего жизненного цикла, так и во взрослом состоянии. Расселяются ли эпибионты пассивно распространяющимися с течением спорами (например, Rhodophyta) или активно выбирающими точку прикрепления личинками (например, Polychaeta), и в том и в другом случае, как было показано, на их оседание могут влиять фильтрационные токи эдификатора. Очистка определенных участков доступной для прикрепления поверхности от детрита, представляющая собой следствие интенсивной фильтрации, как выяснилось, также, скорее всего, представляет собой важный фактор, определяющий расположение неподвижных животных и растений.

Форма тела, характер и направление роста, ориентация - все эти характеристики прикрепленного организма определяют условия, в которых оказываются различные участки поверхности его тела, таллома или колонии. Локализация эпибионта на теле эдификатора косвенно определяет для него воздействие многих абиотических факторов, в том числе подверженности влиянию внешних течений, освещенности, степени заиления.

Только одна характеристика положения, ориентация, на примере рассмотренной нами системы, как и ряда других, описанных в литературе, демонстрирует преимущественную

зависимость именно от абиотических факторов, действующих на эпибионта. На самом деле, достаточно детальное исследование, вероятно, могло бы позволить обнаружить случаи, когда специфическая ориентация проявляется в результате биотических взаимодействий. Как было установлено, основными факторами, влияющими на эту характеристику применительно к бентосным организмам, оказываются освещенность, рельеф поверхности субстрата и направление течений. В 9-й главе мы уже обсуждали, каким образом особенности ориентации и роста эпибионтов могут влиять на освещенность разных участков поверхности их тела и окружающего микробиотопа. Прикрепленные организмы способны косвенно изменять значение данного фактора среды, а следовательно и связанные с этим фактором реакции эпибионтов-соседей. Кроме того, поверхность тела прикрепленных обитателей морского дна может иметь собственный характерный рельеф (такой, например, каким обладают раковины моллюсков); многие организмы-фильтраторы способны создавать достаточно интенсивные локальные течения. В силу всего вышесказанного, специфика ориентации эпибионтов, как и другие аспекты пространственной организации комплексов прикрепленных организмов, может быть обусловлена биотическими взаимодействиями.

## 11. Выводы

1. Одиночные камптозои *Loxosomella nordgardi* преимущественно обитают на поверхности живых колоний Bryozoa в непосредственной близости от питающихся полипидов. На иных субстратах, в частности на талломах багрянок, данные животные встречаются крайне редко. Колонии мшанок, принадлежащих к разным видам, оказываются в разной степени заселены камптозоями. Экстенсивность заселения тем выше, чем больше размер полипида у данного вида Bryozoa, вне зависимости от систематического положения мшанки.

2. *Loxosomella nordgardi* при фильтрации использует микротечения, создаваемые зооидами мшанки в ходе питания. Камптозои извлекают пищу из воды, уже профильтрованной полипидами Bryozoa. Особи *Loxosomella* интегрируются в гидродинамическую организацию колоний, их скопления способны играть роль структур, подобных описанным в литературе “дымоходам”.

3. Топическая приуроченность камптозой к колониям мшанок, по-видимому, обусловлена тесными специфическими пищевыми взаимодействиями в данной эпибиотической системе.

4. Многощетинковые черви *Circeis armoricana* неравномерно заселяют поверхность колоний *Dendrobeatia murrayana* (Bryozoa). Все цирцеисы сосредоточены на базальной и боковых сторонах ветвей, при этом преимущественно они поселяются вблизи кончиков растущих веточек рядом с их боковыми краями. Черви также образуют достаточно различимые “пояса” разного размерного состава, которые по-разному удалены от кончиков ветвей.

5. Причиной концентрации *Circeis* в дистальной части колонии, скорее всего, является преимущественное оседание планктонных личинок в данную зону, обусловленное характерной для нее низкой степенью развития микрообрастания и загрязнения поверхности колонии детритом. С одной стороны, эта часть колонии наиболее молода, а с другой - именно в ней сосредоточены питающиеся полипиды *Dendrobeatia*, активность которых, по-видимому, также способствует очистке зоария.

6. Преимущественное заселение червями боковых участков ветвей, вероятно,

обусловлено фильтрационной активностью мшанки и гидродинамической обстановкой вблизи базальной поверхности колоний. Выполненная реконструкция предполагаемой схемы микротечений указывает на возможные различия гидродинамических условий на латеральных и центральных участках веточек. Эти различия могут сказываться как на характере оседания планктонных личинок *C. armoricana*, так и на судьбе осевших червей.

7. Наличие групп цирцеисов разного размерного состава, находящихся на разном расстоянии от кончиков ветвей, можно связать с дискретностью сроков оседания личинок червей в сочетании со спецификой характера роста зоария *Dendrobeatia*.

8. Изучение ориентации литоральных усоногих *Semibalanus balanoides* показало, в дополнение к уже известным фактам, что на плоских горизонтальных поверхностях рачки преимущественно ориентируются карино-ростральной осью перпендикулярно направлению прибоя. В тех местообитаниях, где направление движения воды во время прибоя представляется наиболее постоянным, а именно на дне неглубоких трещин, ориентация рачков сохраняет описанный характер и при этом оказывается более детерминированной. Кроме того, разброс значений углов ориентации усоногих убывает с увеличением размера рачков.

9. Наблюдения за пищевым поведением *S. balanoides* показали, что, в силу морфологических особенностей фильтрационного аппарата этих животных, положение, при котором ось тела перпендикулярна направлению возвратно-поступательного движения жидкости, вероятно, обеспечивает наиболее высокую эффективность питания по сравнению с иными вариантами ориентации.

10. Особенности ориентации рачков, по-видимому, непосредственно связаны с неравноценностью различных положений с точки зрения эффективности питания. Эти особенности можно объяснить разворотом вскоре после оседания личинки, а изменение характера ориентации с размером - различиями скорости роста усоногих, занимающих разные положения.

11. Эпибионты, обитающие в друзах сублиторальных усоногих *Balanus crenatus*, неравномерно распределяются по разным микробиотопам в пределах агрегаций. Разные виды преимущественно селятся на домиках рачков и на первичном субстрате друзы. Существуют отличия в населении домиков живых и погибших баянусов. Разные участки



поверхности домиков рачков также оказываются заселены различными прикрепленными организмами.

12. Специфичность размещения эпибионтов в друзе отражает специфичность условий, складывающихся в различных микроместообитаниях. Особенности питания, ориентации и роста представителей вида-эдификатора, *Balanus crenatus*, приводят к различиям в гидродинамическом режиме, степени заиления и освещенности разных участков поверхности их домиков и первичного субстрата. Пространственное распределение прикрепленных организмов, включая и самих балянусов, скорее всего, связано со степенью и характером их чувствительности к перечисленным факторам. Но средообразующее влияние рачков не исчерпывает взаимоотношений, определяющих структуру друзы. Ряд эпибионтов, в том числе некоторые виды мшанок и асцидий, по-видимому, способны в значительной степени отрицательно воздействовать на самих *Balanus crenatus*.

13. Таким образом, установлено, что исследованные аспекты пространственной организации нескольких комплексов эпибионтов, в том числе субстратные связи одиночных Kamptozoa, распределение по поверхности базибионта сидячих многощетинковых червей, ориентация усконогих рачков, а также локализация прикрепленных организмов в агрегациях Cirripedia, демонстрируют закономерность и специфичность. Сочетаясь с воздействием на живые существа абиотических факторов, пространственную организацию в большой степени структурируют биотические взаимодействия.

Опираясь на перечисленные выводы, можно сделать следующие заключения:

- Пространственная структура эпибиозов закономерна в том смысле, что ряд ее особенностей воспроизводится для разных исследуемых объектов. Благодаря этому имеет смысл ее количественное описание.

- Пространственная структура эпибиозов закономерна по природе, и природа этих закономерностей зачастую объяснима. В ее основе, как было показано, нередко лежат взаимодействия между живыми организмами, входящими в эпибиоз. Таким образом, в основе структуры данных системы немалая роль принадлежит внутренним по отношению

к ним причинам.

- Использованный в данной работе подход, в рамках которого морфология эпибиотических комплексов анализируется примерно таким образом, как анатом описывает отдельный организм, представляется достаточно продуктивным.

## 12. Литература

1. Александров Г.Н., Александров Д.А., Нинбург Е.А. О комплексном строении бентоса в поясе ламинарии // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. - тез.докл. Архангельск. - 1982.- С. 27-28.
2. Александров Д.А. О структуре бентоса на мелководьях Белого моря в связи с проблемами его картирования // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск. - 1984.- С. 98-106.
3. Беклемишев В.Н. Методология систематики. Москва:КМК Scientific Press Ltd.- 1994.- 250 с.
4. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. О-ва испыт. прир. , Отд. биол. - 1951.- Т.5.- С.3-30.
5. Гришанков А.В. Фауна и некоторые особенности структуры бентосных сообществ Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря). Диссертация на соиск. уч. степ. к.б.н. СПбГУ.- 1995а.
6. Гришанков А.В. О консортивной структуре бентосных сообществ Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) // Вестн. Лен. Ун-та, сер. 3 - 1995б.- Т.3,17.- С.14-21.
7. Гришанков А.В., Нинбург Е.А., Хайтов В.М., Артемьева А.В., Яковис Е.Л. Фауна Соловецкого залива и ее особенности. - в печати.
8. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Главная редакция Молдавской Советской Энциклопедии.- 1990.- 408 с.
9. Денисенко С.Г., Савинов В.М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Под ред. Семенов В.И., Аверинцев В.Г., Галактионов К.В. - Апатиты.- 1984.- С. 102-112.
10. Дерюгин К.Н. Фауна Белого моря и условия ее существования. - Л.:1928.- 511 с.
11. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. - Москва: Наука.- 1991.- 271 с.
12. Зацепин В.И. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва - 1962.- Т.12.- С.245-344.

13. Зевина Г.Б., Лебедев Е.М. Морское обрастание // Биоповреждение материалов и изделий в пресных и морских водах (справочник). Москва:Изд.МГУ.- 1971.- С. 88-158.
14. Клюге Г.А. Камптозоа из Северного Ледовитого океана // Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути. Т.3. Москва-Ленинград: Изд.Главсевморпути. - 1946.
15. Клюге Г.А. Мшанки Северных морей СССР. Москва-Ленинград: Изд. Акад.Наук СССР.- 1962.
16. Крылова Е.М. Камптозоа Белого моря и некоторые особенности их биологии // XII Всесоюзный колоквиум по ископаемым и современным мшанкам. Тез. докл. Москва. - 1986.- С. 60-62.
17. Крылова Е.М. Два новых вида рода *Loxosomella* (Камптозоа, Loxosomellidae) Белого моря // Зоол. Журн. - 1985.- Т.64,8.- С.1262-1264.
18. Кудерский Л.А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ - 1966.- Т.IV,2.- С.204-371.
19. Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Белого и Баренцева морей. - М.-Л.: Наука.- 1980.- 224 с.
20. Кузнецов В.В. Динамика биоценоза *Microporella ciliata* в Баренцевом море // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР - 1941.- Т.7.- С.114-139.
21. Лакин Г.Ф. Биометрия. - Москва: Высшая школа.- 1973.- 343 с.
22. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов / / Тр. МОИП - 1966.- Т.27.- С.99-117.
23. Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. Киев: Наукова думка.- 1979.- 228 с.
24. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. - СПб: изд-во ЗИН РАН.- 1993.- 151 с.
25. Наумов А.Д., Федяков В.В. Вечно живое Белое море. - СПб: Изд.СПбГДТЮ.- 1993.- 335 с.
26. Наумов А.Д., Федяков В.В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря / / Экология обрастания в Белом море. Под ред. Бергера В.Я., Серавина Л.Н. - Ленинград: Изд.ЗИН АН СССР.- 1985а.- С. 29-34.

27. Наумов А.Д., Федяков В.В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастаний в Белом море. Под ред. Бергера В.Я., Серавина Л.Н. - Ленинград: Изд.ЗИН АН СССР.- 1985б.- С. 35-43.
28. Нинбург Е.А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachium parasitum* Mereschowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Virula Кандалакшского залива // Тр. Кандалакшск. Гос. заповедн., вып.9. Мурманск: Мурманск. книжн. изд-во.- 1975.- С. 228-234.
29. Нинбург Е.А. Разграничение морских бентосных сообществ на основе данных факторного анализа (метод главных компонент) // Тр. БИНИИ ЛГУ - 1985.- Т.37.- С.111-126.
30. Оксов И.В., Ошурков В.В., Шилин М.Б. Поведение в планктоне и оседание нектохет *Circeis armoricana* (Polychaeta, Spirorbidae) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тезисы докладов. Ч.2. - Кандалакша:1987.- С. 204-206.
31. Работнов Т.А. Фитоценология. - Москва: Изд.МГУ.- 1992.- Изд. 3.- 352 с.
32. Раилкин А.И., Бесядовский А.Р., Амфихлоев В.Б., Бабков А.И. Влияние течения на краевой эффект перифитонных диатомовых водорослей // Вестн. Лен. Ун-та - 1988.- Сер.3, вып.3 (N 17).- С.28-36.
33. Ржавский А.В., Бритаев Т.А. Особенности поселения *Circeis armoricana* (Spirorbidae, Polychaeta) на раках отшельниках у побережья Восточной Камчатки // Зоол. Журн. - 1988.- Т.67,1.- С.17-22.
34. Свешников В.А. Биоценотические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Труды Кандалакшского Гос. заповедника, вып.IV; Труды ББС МГУ, том II. - Воронеж: Воронежское книжное изд-во.- 1963.- С. 114-134.
35. Свешников В.А. Морфология личинок полихет. - Москва: Наука.- 1978.
36. Семенова Н.Л., Никитина Е.П. Приуроченность донного населения кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) к факторам среды // Биологические ресурсы Белого моря. Под ред. Матекин П.В. - Москва: Изд.МГУ.- 1990.- С. 17-29.

37. Серавин Л.Н., Миничев Ю.С., Раилкин А.И. Изучение обрастания и биоповреждения морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Под ред. Бергера В.Я., Серавина Л.Н. - Ленинград: Изд.ЗИН АН СССР.- 1985.- С. 5-28.
38. Соколова М.Н. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Труды ББС МГУ, Т.2; Труды Кандалакшского Государственного заповедника, вып.4. - 1963.- С. 69-114.
39. Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. - Ленинград: Изд.ЛГУ.- 1977.
40. Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония. Под ред. Урманцева Ю.А., Тюхтина В.С. - Москва: Мысль.- 1988.- С. 38-123.
41. Фокин М.В., Хайтов В.М. Некоторые данные по структуре сообществ, связанных с плотными поселениями *Polydora quadrilobata* (Polychaeta, Spionidae) на Белом море. - в печати.
42. Цетлин А.Б. Эволюция пищедобывательного аппарата многощетинковых червей (Annelida). -Автореф. дисс. на соиск.уч.ст.д.б.н., МГУ.- 1992.
43. Яковис Е.Л. Предварительные данные о фауне многощетинковых червей семейства Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria) Белого моря // Биология Белого моря. Аничковский вестник, вып.1. - СПб: Изд.СПбГДТЮ.- 1997.- С. 33-54.
44. Al-Ogily S.H., Knight-Jones E.W. Anti-fouling role of antibiotics produced by marine algae and bryozoans // Nature (Lond.) - 1977.- T.265.- С.728-729.
45. Anderson D.T., Buckle J. Cirral activity and feeding in the barnacles *Tessaropora rosea* (Krauss) and *Tetraclitella purpurescens* (Wood) (Cirripedia, Teraclitidae) // Bull. Mar. Sci. - 1983.- T.33.- С.645-655.
46. Anderson D.T., Southward A.J. Cirral activity of barnacles // Crustaceans, issues 5, Barnacle biology. Под ред. Southward A.J. // Rotterdam: A.A.Balkema.- 1994.- С. 135-174.
47. Atkins D. The loxosomatidae of the Phlimouth area including *Loxosomella obsorum* sp.nov. // Quart. J. Microsc. Sc. ,n. s. t. - 1932.- T.75.- С.322-391.
48. Ayling A.M. Factors affecting the spatial distribution of thinly encrusting sponges from

- temperate waters // *Oecologia* - 1983.- T.60.- C.412-418.
49. Ayling A.M. The strategy of orientation in the barnacle *Balanus trigonus* // *Mar. Biol.* - 1976.- T.36.- C.335-342.
50. Barnes H., Crisp D.J., Powell H.T. Observations on the orientation of some species of barnacles // *J. Anim. Ecol.* - 1951.- T.20,2.- C.227-241.
51. Barnes H., Powell H.T. The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, after heavy initial settlement // *J. Anim. Ecol.* - 1950.- T.19.- C.175-179.
52. Barnett B.E., Crisp D.J. Laboratory studies of gregarious settlement in *Balanus balanoides* and *Elminius modestus* in relation to competition between these species // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* - 1979.- T.59,3.
53. Batschelet E. Circular statistics in biology. - London: Acad.Press.- 1981.- 371 c.
54. Berstein B.B., Jung N. Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in Southern California // *Ecol. Monogr.* - 1979.- T.49.- C.335-355.
55. Best M.A., Thorpe J.P. Feeding-current interactions and competition for food among bryozoan epiphytes on *Fucus serratus* // *Mar. Biol.* - 1986.- T.93.- C.371-375.
56. Boaden P.J.S., O'Connor R.J., Seed R. The composition and zonation of a *Fucus serratus* community in Strangford Lough, County Down // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1975.- T.17.- C.111-136.
57. Boaden P.J.S., O'Connor R.J., Seed R. The fauna of a *Fucus serratus* L. community: ecological isolation in sponges and tunicates // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1976.- T.21.- C.249-267.
58. Brenchley G.A., Tidball T.G. Tube cap orientations of *Diopatra cuprea* (Bosc) (Polychaeta): the compromise between physiology and foraging // *Mar. Behav. Physiol.* - 1980.- T.7.- C.1-13.
59. Buss L.W. Better living through chemistry: the relationship between allelochemical interactions and competitive networks // *Aspects of sponge biology.* - N.Y. - 1976.- C. 315-327.
60. Buss L.W. Bryozoan overgrowth interactions - the interdependence of competition for food and space // *Nature (Lond. )* - 1979.- T.281.- C.467-475.
61. Buss L.W., Jackson J.B.C. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments // *Amer. Naturalist* - 1979.- T.113,2.- C.223-234.
62. Butman C.A., Grassle J.P., Webb C.M. Substrate choices made by marine larvae settling in

- still water and in a flume // *Nature (Lond. )* - 1988.- T.333.- C.771-773.
63. Commito J.A., Boncavaga E.M. Suspension-feeders and coexisting infauna: an enhancement counterexample // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1989.- T.125.- C.33-42.
64. Cook P.L. Colony-wide water currents in living Bryozoa // *Cah. Biol. Mar.* - 1977.- T.18,1.- C.31-47.
65. Cook P.L., Chimonides P.J. Further observations on water current patterns in living Bryozoa // *Cah. Biol. Mar.* - 1980.- T.21,4.- C.393-402.
66. Crisp D.J. Changes in the orientation of barnacles of certain species in relation to water currents // *J. Anim. Ecol.* - 1953.- T.22.- C.331-343.
67. Crisp D.J. The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface // *J. Exp. Biol.* - 1955.- T.32,3.- C.569-590.
68. Crisp D.J., Barnes H. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour // *J. Anim. Ecol.* - 1954.- T.23.- C.142-162.
69. Crisp D.J., Ryland J.S. Influence of filming and of surface texture on the settlement of marine organisms // *Nature (Lond. )* - 1960.- T.185,4706.- C.119.
70. Crisp D.J., Southward A.J. Different types of cirral activity of barnacles // *Phil. Trans. R. Soc. (Ser. B)* - 1961.- T.243.- C.271-308.
71. Crisp D.J., Stubbings H.G. The orientation of barnacles to water currents // *J. Anim. Ecol.* - 1957.- T.26.- C.179-196.
72. Davis A.R., Wright A.E. Inhibition of larval settlement by natural products from the ascidian *Eudisoma olivaceum* (van Name) // *J. Chemic. Ecol.* - 1990.- T.16,4.- C.1349-1357.
73. de Silva P.H.D.H. Experiments on choice of substrata by *Spirorbis* larvae (Serpulidae) // *J. Exp. Biol.* - 1962.- T.39,3.- C.483-490.
74. Dirnberger J.M. Benthic determinants of settlement for planktonic larvae: availability of settlement sites for tube-building polychaete *Spirorbis spirillum* (Linnaeus) settling onto seagrass blades // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1990.- T.140.- C.89-105.
75. Dyrynda P.E.J. Functional allelochemistry in temperate waters: chemical defences of bryozoans // *Bryozoa: Ordovician to recent.* - Fredensborg. - 1985.- C. 95-100.
76. Eggleston D. The Loxosomatidae of the Isle of Man // *Proc. Zool. Soc. Lond.* - 1965.- T.145.- C.529-547.



77. Franzen A. Studies on Entoprocta from the west coast of Sweden // Zool. Bidr. Uppsala - 1962.- T.33.- C.311-326.
78. Frese A. Effects of resident adult ascidians on larval settlement and post-settlement success // 26th Benthic Ecology Meeting Abstracts. - Columbia SC. - 1997.
79. Gee J.M. Chemical stimulation of settlement in larvae of *Spirorbis rupestris* (Serpulidae) / Animal behaviour - 1965.- T.13,1.- C.181-186.
80. Gee J.M. Growth and breeding of *Spirorbis rupestris* (Polychaeta: Serpulidae) // J. Zool. - 1967.- T.152,2.- C.235-244.
81. Harvey P.H., Ryland J.S., Hayward P.J. Pattern analysis in bryozoan and spirorbid communities. II. Distance sampling methods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1976.- T.21.- C.99-108.
82. Hayward P.J. Invertebrate epiphytes of coastal marine algae // The Shore Environment. 2. Ecosystems. Под ред. Price J.H., Irvine D.E.G., Farnham W.F. - London: Acad.Press.- 1980.- C. 677-684.
83. Hines A.H., Posey M.H., Haddon P.J. Effects of adults suspension- and deposit-feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna // Veliger - 1989.- T.32,2.- C.109-119.
84. Hiro F. On the barnacle communities at the Madarai Pier in Korou Island, Palao // Palao Trop. Biol. Stat. Stud. - 1939.- T.1,4.- C.585-595.
85. Hughes R.G. The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertensia antennina* (L.) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1975.- T.55,2.- C.275-294.
86. Hurlbit C.J. Larval substratum selection and postsettlement mortality as determinants of the distribution of two bryozoans // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1991.- T.147,1.- C.103-119.
87. Jackson J.B.C. Overygrowth competition between encrusting cheilostome ectoprocts in a Jamaican cryptic reef environment // J. Anim. Ecol. - 1979. - T.48. - C.805-823
88. Johannson K.E. Beitrage zur Kenntniss der Polychaeta - Familie Hermellidae, Sabellidae und Serpulidae // Zool. Bidr. Uppsala - 1927.- T.11,1.- C.1-184.
89. Johnson L.E., Strathmann R.R. Settling barnacle larvae avoid substrata previously occupied by a mobile predator // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1989.- T.128,1.- C.87-103.
90. Jorgensen C.B. Biology of suspension feeding. - Oxford: Pergamon.- 1966.
91. Keough M.J. The distribution of a bryozoan on seagrass blades: settlement, growth and mortality // Ecology - 1986.- T.67.- C.846-857.

92. Knight-Jones E.W. Gregariousness and some other aspects of the settling behaviour of *Spirorbis* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1951.- T.30,2.- C.201-222.
93. Knight-Jones E.W., Bailey J.H., Isaac M.J. Choice of algae by larvae of *Spirorbis*, particularly of *S. spirorbis* // Fourth European Marine Biological Symposium. Под ред. Crisp D.J. - Cambridge UK: Cambridge University Press.- 1971.
94. Knight-Jones E.W., Moyses J. Interspecific competition in sedentary marine animals // Symp. Soc. exp. Biol. - 1961.- T.15.- C.72-95.
95. Knight-Jones P., Knight-Jones E.W. Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1977.- T.57,2.- C.453-499.
96. La Barbera M. Brachiopod orientation to water current. I. Theory, laboratory behaviour, and field orientations // Paleobiology - 1977.- T.3.- C.270-287.
97. Lagardere F., Tardy J. Un facies d'epifaune nouveau: le facies a *Ectopleura dumortieri* (van Beneden) et *Electra pilosa* (Linne) faune associee, cartographic et evolution saisonniere // Cah. Biol. Mar. - 1980.- T.21,3.- C.265-278.
98. Lahoine P., Furman E.R. The site of settlement indicates commensalism between blue mussel and its epibiont // Oecologia - 1986.- T.71,1.- C.38-40.
99. Lewis C.A. A review of substratum selection in free-living and symbiotic cirripeds // Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. - N.Y., Oxford, - 1978.- C. 207-218.
100. Lie U., Kelley J. Benthic infauna communities of the coast of Washington and in Puget Sound: identification and distribution of the communities // J. Fish. Res. Board Canada - 1970.- T.27,4.- C.621-651.
101. McDougall K.D. Sessile marine invertebrates of Beaufort, North Carolina: a study of settlement, growth and seasonal fluctuations among pile-dwelling organisms // Ecol. Monogr. - 1943.- T.13.- C.321-374.
102. McKinney F.K. Two patterns of colonial water flow in an erect bilaminar bryozoan, the cheilostome *Schizotheca serratumargo* (Hincks, 1886) // Cah. Biol. Mar. - 1989.- T.30,1.- C.35-48.
103. McKinney F.K., Jackson J.B.C. Bryozoan evolution. - Chicago, London: The Univ. of Chicago Press.- 1991.
104. Moore H.B. Change of orientation of a barnacle after metamorphosis // Nature (Lond. ) -

1933.- T.132.- C.969-970.

105. Moyse J., Hui E. Avoidance by *Balanus balanoides* cyprids of settlement on conspecific adults // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1981.- T.61.- C.449-460.

106. Nielsen C. Studies on Danish Entoprocta // *Ophelia* - 1964.- T.1,1.- C.1-76.

107. Nielsen C. Ectoprocta life-cycles and the entoproct-ectoproct relationship // *Ophelia* - 1971.- T.9,2.

108. Nielsen C. Structure and function of an entoproct tenacle with a discussion of ciliary feeding types // *Ophelia* - 1976.- T.15,2.- C.115-140.

109. Norton T.A. Orientated growth of *Membranipora membranacea* (L.) on the thallus of *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Balt // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1973.- T.13.- C.91-95.

110. O'Connor R.J., Seed R., Boaden P.J.S. Effects of environment and plant characteristics on the distribution of Bryozoa in a *Fucus serratus* L. community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1979.- T.45.- C.117-137.

111. Okamura B. The effect of ambient flow velocity, colony size, and upstream colonies on feeding success of Bryozoa. Part I. *Bugula stolonifera* Ryland, an arborescent species // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1984.- T.83,2.- C.179-193.

112. Okamura B. The effects of ambient flow velocity, colony size, and upstream colonies on feeding success of Bryozoa. 2. *Conopeum reticulum* (Linnaeus), an encrusting species // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1985.- T.89,1.- C.69-80.

113. Okamura B. The influence of neighbours on the feeding of an epifaunal bryozoan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1988.- T.120,2.- C.120-123.

114. Osman R.W., Whitlatch R.W. Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes // Abstr. of 32nd EMBS. - Lysekil, - 1997.- C. 64.

115. 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.

116. Paine R.T. Food web complexity and species diversity // *Amer. Naturalist* - 1966.- T.100.- C.65-76.

117. Pawlick J.P., Butman C.A., Starczack V.R. Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement in reef-building tube worm // *Science* - 1991.- T.251.- C.421-423.

118. Petersen C. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their

- importance for marine zoogeography // Rep. Danish Biol. Stat. - 1914.- T.21.- C.1-81.
119. Pullen J., La Barbera M. Modes of feeding in aggregations of barnacles and the shape of aggregations // Biol. Bull. - 1991.- T.181,3.- C.442-452.
120. Riisgard H.H., Ivarsson N.M. The crown-filament pump of the suspension-feeding polychaete *Sabella pennicularis*: filtration, effect of temperature, and energy cost // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1990.- T.62,3.- C.249-257.
121. Ryland J.S. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae // J. Exp. Biol. - 1959.- T.36.- C.613-631.
122. Ryland J.S. Experiments on the influence of light on the behaviour of polyzoan larvae // J. Exp. Biol. - 1960.- T.37.- C.783-800.
123. Ryland J.S. Two species of *Loxosomella* (Entoprocta) from West Norway // Sarsia - 1961.- T.1.- C.31-38.
124. Ryland J.S. The association between Polyzoa and algal substrata // J. Anim. Ecol. - 1962.- T.31,2.- C.331-338.
125. Ryland J.S. Observations on some epibionts of gulf-weed *Sargassum natans* (L.) Meyen / / J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1974.- T.14.- C.17-25.
126. Ryland J.S., Stebbing A.R.D. Settlement and orientated growth in epiphytic and epizoic bryozoans // Proceedings of the IVth European marine biological Symposium. Под ред. Crisp D.J. - Cambridge: Cambridge University Press.- 1971.- C. 105-123.
127. Seed R., O'Connor R.J. Community organization in marine algal epifaunas // An. Rev. Ecol. Syst. - 1981.- T.12.- C.49-74.
128. Southward A.J. On the behaviour of the barnacles. II. The influence of habitat and tide level on cirral activity // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1955.- T.34.- C.423-433.
129. Southward A.J. On the behaviour of barnacles. III. Further observations on the influence of temperature and age on cirral activity // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1957.- T.36.- C.323-334.
130. Stebbing A.R.D. Growth of *Flustra foliacea* (Bryozoa) // Mar. Biol. - 1971a.- T.9.- C.267-272.
131. Stebbing A.R.D. The epizoic fauna of *Flustra foliacea* (Bryozoa) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1971b.- T.51,2.- C.283-300.
132. Stebbing A.R.D. Preferential settlement of a bryozoan and serpulid larvae on the younger

- parts of laminaria fronds // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1972.- T.52,3.- C.765-772.
133. Stebbing A.R.D. Competition for space between the epiphytes of *Fucus serratus* L // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1973.- T.53,2.- C.247-262.
134. Thomas F.I.M. Morphology and orientation of tube extensions on aggregations of the polychaete annelid *Phragmatopoma californica* // Mar. Biol. - 1994.- T.119,4.- C.525-534.
135. Trager G.C., Achituv J., Genin A. Effects of prey escape ability, flow speed, and predator feeding mode on zooplankton capture by barnacles // Mar. Biol. - 1994.- T.120,2.- C.251-260.
136. Trager G.C., Hwang J.-S., Strickler J.R. Barnacle suspension-feeding in variable flow // Mar. Biol. - 1990.- T.105,1.- C.117-127.
137. Visscher J.R. Reactions of the cyprid larvae of barnacles at the time of attachment // Biol. Bull. - 1928.- T.54.- C.327-335.
138. Walters L.J., Wethey D.S. Surface topography influences competitive hierarchies on marine hard substrata: a field experiment // Biol. Bull. - 1986.- T.170,3.- C.441-449.
139. Williams G.B. The effect of extract of *Fucus serratus* in promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis* (Polychaeta) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1964.- T.44.- C.397-414.
140. Winston J.E., Elseman N.J. Bryozoan-algal association in coastal and continental shelf waters of eastern Florida // Florida Scientist - 1980.- T.43,2.- C.65-74.
141. Wisely B. Observations on the settling behaviour of larvae of the tubeworm *Spirorbis borealis* Daudin (Polychaeta) // Austr. J. Mar. Freshwat. Res. - 1960.- T.11,1.- C.55-72.
142. Woodin S.A. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions // Ecol. Monogr. - 1974.- T.44.- C.171-187.
143. Woodin S.A. Adult-larval interaction in dense infaunal assemblages: patterns of abundance // J. Mar. Res. - 1976.- T.34,1.- C.25-41.
144. Young C.M., Cameron J.L. Differential predation by barnacles upon larvae of two bryozoans: spatial effects at small scales // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1989.- T.128,3.- C.283-294.
145. Young C.M., Gotelli N.J. Larval predation by barnacles: effects on patch colonisation in a shallow subtidal community // Ecology - 1988.- T.69,3.- C.624-634.