

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ЯКОВИС Евгений Леонидович

СТРУКТУРА И ЭЛЕМЕНТЫ ДИНАМИКИ БЕНТОСНОГО СООБЩЕСТВА,
СВЯЗАННОГО С АГРЕГАЦИЯМИ БАЛЯНУСОВ И АСЦИДИЙ В
ОНЕЖСКОМ ЗАЛИВЕ (БЕЛОЕ МОРЕ)

03.00.08 - Зоология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Е.Г.Краснодембский

Санкт-Петербург
2002

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	10
1.1. Вводные замечания.....	10
1.2. Видовой состав, соотношение обилия разных видов в сообществе и основные факторы, на него влияющие.....	12
1.3. Пространственная структура эпибиозов.....	14
1.4. Различия в заселении эпибионтами разных субстратов и консортивная структура эпибиозов.....	16
1.5. Расположение эпибионтов на поверхности субстрата.....	19
1.6. Ориентация сессильных организмов на субстрате.....	23
1.7. Изменения в структуре сообществ.....	27
1.8. Агрегации баянусов и асцидий как объект исследования структуры сообщества.....	30
1.9. Заключение.....	31
Глава 2. Материал и методы.....	33
2.1. Описание района исследований.....	33
2.2. Сбор и первичная обработка материала.....	35
2.3. Используемые статистические методы.....	40
Глава 3. Общие характеристики друз баянусов и асцидий.....	43
3.1. Вводные замечания.....	43
3.2. Субстраты агрегаций.....	43
3.3. Процент покрытия эпибионтами.....	45
3.4. Обилие <i>Balanus crenatus</i> и одиночных асцидий.....	46
3.5. Обсуждение.....	50
Глава 4. Структура комплекса прикрепленных организмов.....	52
4.1. Вводные замечания.....	52
4.2. Видовой состав и соотношение обилий видов-эпибионтов.....	52
4.3. Сравнение населения различных субстратов.....	53
4.4. Сравнение населения домиков живых и погибших <i>Balanus crenatus</i>	58

4.5. Анализ приуроченности эпибионтов <i>Balanus crenatus</i> к центрам различного порядка.....	62
4.6. Сравнение населения поверхности домиков <i>B. crenatus</i> разного размера.....	64
4.7. Распределение эпибионтов по секторам поверхности домика <i>B. crenatus</i>	66
4.8. Обсуждение.....	73
Глава 5. Подвижное население агрегаций.....	85
5.1. Вводные замечания.....	85
5.2. Специфика подвижного населения друз. Сравнение с населением окружающего грунта.....	85
5.3. Разнообразие подвижного населения друз.....	89
5.4. Обсуждение.....	97
Глава 6. Население грунта, окружающего агрегации.....	103
6.1. Вводные замечания.....	103
6.2. Сравнение населения вблизи и вдали от агрегаций.....	103
6.3. Обсуждение.....	113
Глава 7. Взаимоотношения видов-эдификаторов и динамика сообщества, связанного с их агрегациями.....	118
7.1. Вводные замечания.....	118
7.2. Размерная структура живых экземпляров и домиков погибших <i>Balanus crenatus</i> в друзах.....	119
7.3. Сравнение демографических параметров <i>Balanus crenatus</i> в друзах, где присутствуют и где отсутствуют асцидии.....	122
7.4. Соотношение количества <i>Balanus crenatus</i> разного размера и биомассы асцидий в друзах.....	123
7.5. Распределение одиночных асцидий по типам субстрата.....	126
7.6. Обсуждение.....	132
Заключение.....	144
Выводы.....	146
Список литературы.....	148

Введение.

Морфологический подход к исследованию объектов живой природы характерен для зоологии со времени возникновения этой науки. Описание строения животных и систематизация полученных описаний долгое время составляли единственную суть зоологии. В наше время появилось множество более современных биологических дисциплин. Их предмет составляют законы течения различных процессов в живых организмах и надорганизменных системах. Однако все эти науки, такие как эмбриология, физиология, генетика и эволюционное учение, отталкивались и продолжают отталкиваться от морфологических и систематических данных. В самом деле, все они описывают закономерности изменений живых объектов. При этом любое изменение характеризуется начальным и конечным состояниями, каждое из которых может быть указано исключительно в рамках понятий морфологии и систематики. Центральным понятием морфологии и сравнительной анатомии является *форма* в широком смысле этого слова, то есть “способ бытия” объекта (Dreisch, 1921, цит. по Беклемишев, 1997). Такая трактовка этого термина смыкается с определением структуры системы, принятым в общей теории систем: структура есть перечисление частей, из которых состоит система, с указанием отношений, в которых эти части находятся друг с другом (Урманцев, 1988). От представлений о форме как о характеристике статического объекта современная морфология перешла к рассмотрению изменяющейся и развивающейся системы, используя понятие “морфопроект” в качестве альтернативы понятию “организм” (Беклемишев, 1997). Выделяются и классифицируются признаки организмов, устанавливаются их корреляции, в результате чего в конечном счете одни организмы удается отличить от других, оперируя лишь численными значениями ограниченного набора измеримых параметров. Систематизация представлений о разнообразии и единстве форм живых систем, основанная на выделении признаков и выяснении корреляций между ними, имеет самостоятельное научное значение – она позволяет экономно описать объекты и дает методы сравнения их описаний. Кроме того, познание структуры зачастую представляет собой ключ к пониманию функции, что подтверждается известными примерами из истории становления физиологии, эволюционного учения, наконец физики и химии; зная, в каких отношениях находятся части

целого, мы можем реконструировать причинно-следственные связи, создающие и поддерживающие наблюдаемую форму.

Успехи в морфологическом описании разнообразных форм живых организмов чрезвычайно велики, однако продолжают обнаруживаться все новые и новые заслуживающие изучения объекты и заслуживающие применения методы. В основном это касается исследования вновь открываемых и малоизученных групп многоклеточных и протистов, а также использования современных электронно-микроскопических и молекулярных техник применительно к тем объектам, которые ранее изучались “традиционными” методами. Однако тенденция к изучению животных на суборганизменном (цитологическом и гистологическом) уровне сочетается с пониманием, что объект зоологии необходимо рассматривать без отрыва от среды его обитания. Повышение интереса к надорганизменным системам можно также считать одной из важных тенденций развития современной зоологии. Действительно, разработанный в рамках морфологии набор понятий и приемов может быть успешно применен к познанию сообществ живых организмов. Знания о сообществах в значительно меньшей степени приведены в систему и пригодны для выявления законов строения и развития, нежели представления о строении отдельных животных и растений. Подразделение сообществ на естественные субъединицы и установление набора признаков для создания единой их системы гораздо лучше разработано для наземных систем с доминированием высших растений (Работнов, 1992), нежели для водных и особенно донных, где доминируют беспозвоночные животные. Представляется необходимым по возможности перенести методы зоологической морфологии и фитоценологии на изучение структуры бентосных сообществ. Только выяснение взаимоотношений животного с другими организмами и описание его экологической ниши позволяет правильно оценить функциональное значение его морфологических особенностей и характера жизненного цикла. Таким образом, изучение надорганизменных систем оказывается источником необходимого материала для развития “классического” зоологического подхода.

Известен подход, в рамках которого сообщества живых организмов характеризуются их интегральными параметрами: видовым разнообразием, средней длиной пищевых цепей, суммарными плотностью и биомассой населения, биологической продукцией (например, MacArthur, 1975; Whittaker, Niering, 1975). Так и химическое вещество можно

охарактеризовать, например, цветом состоящих из него тел и температурой плавления. Составление списка видов животных и растений, населяющих определенную территорию, оценка частоты, плотности и биомассы каждого из видов, представляет собой следующий важный этап исследования экосистем. Такое исследование позволяет разграничить сообщества, отличающиеся соотношениями обилий видов, составить представление об их разнообразии, наконец классифицировать их. Существует множество примеров подобных работ (например, Lie, Kelley, 1970), в том числе и выполненных непосредственно в пределах акватории, где проводятся наши исследования (Гришанков и др., 1997). Материалом для них применительно к морским бентосным сообществам служат дразные или дночерпательные станции, удаленные друг для друга на расстояние от сотен метров до километров. Закономерности, выявленные в ходе таких исследований, чаще всего демонстрируют влияние абиотических факторов на донное население (например, Семенова, Никитина, 1990). Однако роль биотических взаимодействий в развитии и поддержании наблюдаемой структуры сообществ к настоящему времени изучена значительно менее подробно.

В силу того, что сообщества, в отличие от индивидуальных организмов или молекул вещества, обычно не имеют четко выраженных пространственных границ, а занимаемые ими территории бывают самых разных размеров, при описании их структуры важную роль играет выбор масштаба исследования. Подвижность бентосных организмов в целом невелика. Представители множества видов во взрослом состоянии ведут прикрепленный образ жизни, и большинство процессов, определяющих условия их существования, развиваются на площади в несколько десятков квадратных сантиметров. Немного больше и размах перемещений многих подвижных беспозвоночных. Расстояния, на которых могут осуществляться биотические взаимодействия, оказываются соизмеримы с размерами организмов, а сами эти взаимодействия могут накладывать отпечаток на структуру сообщества соответствующего масштаба. Следовательно, для того чтобы проследить их структурирующую роль, имеет смысл изучать объекты, сравнительно небольшие по меркам “традиционной” морской гидробиологии.

Если рассматривать отношения между двумя индивидуальными живыми организмами, то их взаимодействие редко оказывается симметричным. Часто представители некоторых

видов, за счет больших размеров или специфики образа жизни, оказывают определяющее влияние на все окружающее население. Таким средообразующим организмом может быть крупное дерево в лесу или на лугу, детерминирующее распределение вокруг себя света и влаги, крупный донный макрофит, предоставляющий свою поверхность для поселения эпифауны и локально замедляющий течение, двустворчатый моллюск-фильтратор, обедняющий запас взвешенных пищевых частиц и обогащающий окружающий грунт органическими отходами своей жизнедеятельности. Данное явление получило название “эдификации”, а виды-детерминанты называются “эдификаторами” (Braun-Blanquet, Pavillard, 1930; Сукачев, 1928). Характер биотических взаимодействий в морских сообществах часто бывает таков, что современные методики позволяют судить об их наличии и интенсивности лишь по косвенным данным. Отношения между эдификаторами и зависимыми от них видами, по-видимому, сильнее выражаются в особенностях структуры сообществ и, в силу этого, чаще привлекают внимание исследователей, нежели другие взаимодействия (например, Bell, Westoby, 1986; Edgar, Robertson, 1992; Артемьева, 1997; Crooks, Khim, 1999; Ragnarsson, Raffaelli, 1999; Bolam и др., 2000; Creed, 2000; Cummings и др., 2001).

Большая часть известных нам исследований “тонкой” структуры сообществ морских организмов проводились на литорали либо у нуля глубин (например, Boaden и др., 1976; O’Connor, Lamont, 1978; Keough, 1986; Tsuchiya, Nishihara, 1985; Tsuchiya, Nishihara, 1986; Артемьева, 1997; Khaitov и др., 1999; Bolam и др., 2000; Bowden и др., 2001). Здесь объект оказывается существенно более доступным для исследователя по сравнению с возможностями подобной работы в сублиторали. Это позволяет, с одной стороны, получать при взятии проб большие повторности, а с другой стороны допускает непосредственное наблюдение пространственной организации сообщества. В то же время, огромное разнообразие условий среды, как и высокая скорость их изменения, накладывают свой отпечаток на население приливно-отливной зоны. Видовое разнообразие литоральных сообществ сравнительно невелико, а в связи с наличием мощного фона, состоящего из возмущений абиотической природы, проследить роль биотических взаимодействий в их организации непросто (Cummings и др., 2001). Кроме того, существенную роль в контроле обилия живых организмов на литорали играет поедание беспозвоночных птицами (Moreira, 1994; Hilgerloh, 1997).

Целью нашей работы было подробное исследование структуры бентосного сообщества и ее возможной природы как результата биотических взаимодействий. При выборе объекта для решения такой задачи мы считали целесообразным учесть следующие соображения:

- масштаб изучаемого сообщества и “разрешающая способность” используемых методов должны соответствовать небольшим расстояниям, на которых возможны биотические взаимодействия в бентосных сообществах;
- необходимо выделить возможные виды-эдификаторы и оценить их роль в образовании структуры сообщества, а также характер отношений между ними;
- по возможности следует использовать материал, собранный в сублиторали, а не в приливно-отливной зоне.

В ходе исследования бентоса Соловецкого залива (Онежский з-в, Белое море), предпринятого нами в 1988-1996 г.г. (Гришанков и др., 1997), был обнаружен характерный биотоп, население которого привлекло наше внимание. Здесь на илесто-песчаном дне в обилии встречаются агрегации (друзы), состоящие из субстрата (камня или раковины моллюска) и множества прикрепленных баланусов *Balanus crenatus* и асцидий *Styela spp.*, *Molgula spp.*, *Bolthenia echinata*. Друзы несут перечисленных крупных фильтраторов в различной пропорции, а также множество более мелких неподвижных организмов (рис. 1). Окружающий грунт населен подвижными беспозвоночными. Также оказывается заполнено грунтом и заселено представителями инфауны пространство между домиками баланусов и телами асцидий в пределах агрегации. Территория,



Рисунок 1. Агрегация (друза) *Balanus crenatus* (Crustacea, Cirripedia) и *Styela rustica* (Tunicata) на раковине погибшего *Serripes groenlandicus* (Mollusca, Bivalvia).

на которой обнаруживаются друзы, окруженные илисто-песчаным грунтом, занимает в районе наших работ ограниченную площадь с постоянной глубиной около 12 м. Имея в виду способность крупных сестонофагов оказывать влияние на окружающее донное население (Young, Gotelli, 1988; Young, Cameron, 1989; Frese, 1997), а, следовательно, рассматривая баянусов и асцидий в качестве потенциальных эдификаторов, мы сочли обнаруженное сообщество удачным объектом для планируемой работы. В качестве видов-эдификаторов здесь могли также выступать те виды моллюсков, раковины которых после гибели владельцев оказываются способны служить субстратами для друз. Важно отметить, что агрегации баянусов, как и агрегации асцидий, представляют собой объекты, широко распространенные как в Белом море, так и в иных морях (Кузнецов, 1964; Pullen, La Barbera, 1991; Monteiro и др., 2002). В ходе постановки задачи нашего исследования мы задали следующие вопросы, совокупность ответов на которые представляет собой возможно более полное морфологическое описание сообщества:

1. Какие бывают агрегации, с какой плотностью они встречаются на морском дне, какие субстраты служат им основанием;
2. Какие виды эпибионтов встречаются в составе агрегаций и каковы закономерности их пространственного распределения в пределах друз;
3. Какие виды инфауны населяют заполненные грунтом полости внутри друз, и чем обнаруженное здесь население отличается от населения окружающего агрегацию грунта;
4. Какие виды инфауны населяют пространство между друзами и есть ли отличия в населении непосредственно вблизи агрегаций и вдали от них;
5. Каковы возможные взаимоотношения между потенциальными эдификаторами и каков предполагаемый характер их воздействия на динамику сообщества, связанного с агрегациями.

Материал, на котором основана настоящая работа, в немалой части собран и обработан в ходе совместных исследований с А.В. Артемьевой и М.В. Фокиным (СПбГУ). Я использую здесь наши общие данные с их любезного разрешения и пользуюсь случаем искренне

поблагодарить своих замечательных коллег за удовольствие от нашей совместной деятельности. В течение нескольких лет в сборе материала нам помогали участники XXIX-XXXVI Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса (СПбГДТЮ) под руководством В.М. Хайтова и Е.А. Нинбурга. Всем им, бывшим и нынешним школьникам, мы глубоко признательны. Особенно нам хотелось бы поблагодарить А.С. Яковис, А.М. Николаеву, Т.Л. Радченко и Д.М. Николаеву за их помощь при разборке проб и отдельно Т.Л. Радченко за выполненные ей определения бокоплавов. Организацией нашей полевой работы на территории Соловецкого историко-архитектурного музея-заповедника мы более всего обязаны Е.А. и Н.В. Черенковым (МБС МГУ), Т.Л. Фокиной и Ю.А. Гендлину (СГИАПМЗ). Мы благодарны всем сотрудникам ПИНРО, в разные годы помогавшим нам обеспечивать легководолазные работы. В 1999-2000 г.г. в наших экспедициях участвовали добровольные помощники М.Ю. Баринов, А.В. Гладков, И.Ю. Яновский, Н. Гунько, М.А. Гудкова, М.Л. Яковис, без помощи которых при сборе и первичной обработке материала мы бы не смогли обойтись.

Я особенно глубоко благодарен за многолетнюю помощь, ценные советы и замечания моим учителям и руководителям – Е.А. Нинбургу (СПбГДТЮ), А.В. Гришанкову и А.А. Добровольскому (СПбГУ).

Данное исследование поддержано рядом грантов, в том числе: грантами фонда Дж.Сороса и института “Открытое общество” по программе “Соросовский студент” s96-837 (1996 г.) и s97-1711 (1997 г.); именной стипендией Санкт-Петербургского Общества естествоиспытателей (1996 г.) и грантами Фонда поддержки молодых ученых при мэрии Санкт-Петербурга (1996, 1997, 1998 и 1999 г.г.).

Глава 1. Обзор литературы.

1.1. Вводные замечания. Живой покров морского дна нередко (в том числе и в районе наших исследований) представляет собой комплекс из прикрепленных фауны и флоры, развивающихся на твердых субстратах, и населения заиленного грунта, окружающего твердые частицы. В настоящее время ни в отечественной, ни в зарубежной литературе нет единой общепринятой терминологии для обозначения систем, состоящих из прикрепленных организмов и субстрата. Наиболее распространенные в зарубежных работах термины “fouling” и “epibiosis” предлагается использовать для обозначения населения субстратов косной и живой природы, соответственно (Wahl, 1997). Для обозначения объединяющего эти две категории систем понятия с точки зрения того же автора подходит немецкий термин “Aufwuchs”, в англоязычной литературе употребляемый редко. Попытка формально разграничить термины “fouling” и “epibiosis” объясняется тем, что многие авторы не разделяли их значения, воспринимая их как синонимы. В результате, известно множество случаев использования понятия “fouling” в значении более широком или даже противоположном предлагаемому (например, Ross, Jackson, 1972; Stoeker, 1978; Dean, Hurd, 1980; Dean, 1981). В отечественной литературе обычно используются сходные с иностранными термины “обрастание” и “эпибиоз”. Первое понятие трактуется либо в самом широком смысле, для обозначения любых объектов, на которых поселяются живые существа (Денисенко, Савинов, 1984; Серавин и др., 1985), либо только для указания населения субстратов антропогенного происхождения (Брайко, 1973; Резниченко и др., 1976). Эпибиозом же называют “...разновидность комменсализма, при которой один организм поселяется на поверхности другого” (Дедю, 1990). Таким образом, наибольшие разночтения вызывают термины “fouling” и “обрастание”. Система неподвижных форм, прикрепленных к животному или растению, с точки зрения большинства авторов заслуживает специального наименования.

Применительно к друзьям баянусов и асцидий в нашей работе едиными методами изучается прикрепленное население косных субстратов (камней), косных субстратов биотического происхождения (домиков погибших баянусов и раковин погибших моллюсков) и живых организмов (таких, как асцидии, баянусы и моллюски). Подобная неразделимость в составе одного сообщества компонентов, для обозначения которых используются

противопоставляемые друг другу термины, вообще характерна для реально существующих в природе систем (Dean, Hurd, 1980; Dean, 1981; Гришанков, 1995б). В силу этого, ниже мы будем в основном использовать “нейтральные” понятия, такие как “прикрепленный организм” или “неподвижный организм”. В то же время, в изучаемой нами системе в такой степени преобладают субстраты живого происхождения (см. ниже), что мы полагаем вполне приемлемым применять к друзьям баянусов и асцидий термин “эпибиоз”, а к обитающим здесь сессильным формам (вне зависимости от конкретного субстрата) термин “эпибионты”. Действительно, используя этот термин для обозначения колонии мшанки, обитающей на домике живого баянуса, неудобно отказываться от него в случае гибели усонного, каковая делает мшанку обитателем уже косного субстрата – домика погибшего рачка.

Рассматривая особи живых существ как первичные элементы, а сообщество в целом принимая за объект-систему, мы описываем структуру, перечисляя первичные элементы и характеризуя отношения между ними (Урманцев, 1988). В этом отношении симморфология, или наука о структуре биологических сообществ (Беклемишев, 1951), ничем не отличается от иных естественных наук, где применим морфологический подход (Беклемишев, 1994). Однако при изучении сообществ и, в особенности, сообществ морского бентоса, охватить весь спектр отношений между представителями донного населения оказывается чрезвычайно сложно. Непосредственные наблюдения (особенно на значительных глубинах) здесь затруднены. Донные организмы в своем большинстве мелки и многочисленны, вследствие чего судьбу каждого конкретного экземпляра обычно отслеживать нецелесообразно. Удобным для анализа упрощением было бы признание факта, что все экземпляры одного вида в составе сообщества вовлечены в сходные взаимодействия. На самом деле это не совсем так. Экологические субниши на разных стадиях жизненного цикла одного вида могут достаточно сильно отличаться. В частности, применительно к морским сообществам, личинки многих животных значительно более подвижны, нежели взрослые организмы; у немалой части видов “бентосных” беспозвоночных личинки обитают в планктоне (Thorson, 1950; Милейковский, 1977). Несколько различный образ жизни и, как следствие, разную роль в структуре сообщества могут демонстрировать различные возрастные группы одного вида (Beukema, 1993). Таким образом, при изучении структуры сообществ такие внутривидовые группировки следует рассматривать отдельно.

В рамках существующей научной традиции особенности структуры сообществ принято отдельно рассматривать для тех из них, которые развиваются на мягких типах грунта, с преобладанием инфауны, и для эпибентосных, характерных для грунтов твердого типа. Методы исследования систем первого типа со времен Петерсена (Petersen, 1914) были основаны на взятии проб рамкой или дночерпателем определенной площади с последующим подсчетом, взвешиванием и определением видовой принадлежности найденных организмов, а иногда и измерением представителей всех или некоторых видов (например, Дерюгин, 1928; Зацепин, 1962; Кудерский, 1966; Lie, Kelley, 1970; Семенова, Никитина, 1990). Видовой состав, охарактеризованный указанным образом, сам по себе представляется достаточно информативным отражением структуры. Он несет информацию о наборе элементов, складывающих сообщество, и об определенном аспекте их отношений, а именно о том, в каких количественных сочетаниях способны на данной площади сосуществовать живые организмы разных видов и разных возрастных групп.

1.2. Видовой состав, соотношение обилия разных видов в сообществе и основные факторы, на него влияющие. Сообщества, приуроченные к мягким типам грунта, обладают, по-видимому, гораздо менее выраженной пространственной неоднородностью, нежели эпибиозы. Соотношение обилий видов в многочисленных пробах, взятых на небольшой площади, весьма полно отражает строение такой системы и иногда позволяет делать достаточно надежные заключения о тонких взаимоотношениях между складывающимися ее видами (Woodin, 1974; Khaitov и др., 1999). При изучении эпибиозов множество исследователей также вполне ограничиваются описанным подходом, а именно, сравнением видового состава и обилий видов на материале проб, собранных с определенной площади. Минимум внимания здесь уделяют таким отличительным чертам сообществ твердых типов грунта, как консортивная структура и ярусность (Ryland, 1962; Денисенко, Савинов, 1984; Наумов, Федяков, 1985а).

Симфизиологической основой для формирования видового состава биоценологических единиц большой площади, вероятно, служит сочетание абиотических и наиболее сильных биотических взаимодействий. Например, располагая сведениями о составе грунта или о характере течений (Зацепин, 1962; Семенова, Никитина, 1990; Starman и др., 1999), 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 и флору. 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 (Thorson, 1950; Commito, Boncavaga, 1987; Hines, Posey, Haddon, 1989), либо недавно осевшую молодежь (Osman, Whitlatch, 1997). В частности, благодаря выеданию личинок баянусы препятствуют воспроизводству мшанок и колониальных асцидий, не будучи, впрочем, при этом способны оказать аналогичное воздействие на одиночных асцидий и серпулид (Young, Gotelli, 1988). Таким образом, воздействие фильтраторов обычно оказывается видоспецифичным (Cowden и др., 1984; Rumrill, Chia, 1984; Pennington и др., 1986). Известен пример, когда личинки представителей двух видов мшанок, принадлежащих к одному роду, в связи с различиями размерах либо поглощались, либо отвергались баянусами (Young, Cameron, 1989).

Вторым примером может послужить влияние на окружающую фауну роющих детритофагов: дестабилизация верхнего слоя осадка этими беспозвоночными (моллюсками и многощетинковыми червями) приводит к уменьшению оседания личинок сестонофагов (Rhoads, 1963; Rhoads, Young, 1970) и угнетению взрослых фильтраторов (Pratt, Campbell, 1956). Вообще, разрыхление грунта при движении сравнительно крупных животных часто угнетает более мелкие формы (Wiltse, 1980).

Показано, что хищные немертины и многощетинковые черви в морских бентосных сообществах значительно снижают обилие многих массовых видов беспозвоночных (Ambrose, 1991). Напротив, Пейну на примере исследования населения скалистой литорали удалось продемонстрировать, что присутствие хищников может увеличивать видовое богатство сообщества, так как последние могут освобождать место конкурентно подчиненным видам (Paine, 1966). В описанном Пейном случае хищник (морская звезда *Pisaster ochraceus*) контролирует обилие мидии (*Mytilus californicus*). В отсутствие хищника *Mytilus* занимает в сообществе положение абсолютного доминанта, вытесняя большую часть других видов эпибионтов. Очевидно, что влияние хищничества на организацию сообщества

является взаимным, ведь хотя пресс хищников и уменьшает численность жертвы, но и сами хищники могут встречаться только там, где достаточно подходящей пищи. При изменении масштаба исследования могут отдельно проявляться оба этих аспекта. Если хищничество видоспецифично, как, например, в случае с голожаберными моллюсками *Onchidoris bilamellata*, которые поедают исключительно баянусов *Semibalanus balanoides* и *Balanus spp.* (Miller, 1961; Swennen, 1961; Potts, 1970; Рогинская, 1987) или *Cadlina laevis*, поедающими только бесскелетную губку *Halisarca dujardini* (Barbour, 1979), численность хищника может положительно коррелировать с численностью широко распространенного и обильного вида-жертвы.

Существует, кроме того, большая категория организмов, которые предоставляют другим видам дополнительное жизненное пространство. Например, они могут служить субстратом для поселения неподвижных и укрытием для подвижных гидробионтов. Такая роль в бентосных сообществах характерна для донных макрофитов (Маккавеева, 1979; Seed, O'Connor, 1981; Гришанков, 1995а; 1995б). В тех местах, где они присутствуют, экосистемы обогащаются широким спектром связанных с ними представителей флоры и фауны. Крупные двустворчатые 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 для сообществ инфауны на примере животных-трубкостроителей, которые создают новые местообитания и особую среду для обитателей осадка (Woodin, 1974; 1975; 1976). Наблюдаемая степень влияния биотических отношений на видовой состав и плотность отдельных видов до определенного предела должна расти с уменьшением пространственного масштаба исследования. Действительно, моллюск-фильтратор может изменять среду в достаточной степени для угнетения одних и привлечения других видов или отдельных возрастных групп. Но эффект данных взаимодействий оказывается заметен только на расстояниях, сопоставимых с размерами самих организмов (Ertman, Jumars, 1988; Andre и др., 1993).

1.3. Пространственная структура эпибиозов. Прикрепленные организмы в бентосных сообществах распределены в пространстве гораздо менее равномерно, чем, 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. Такая система обычно 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). Можно говорить о том, что эпибионты определенным образом подобраны и расположены в пределах консорции или псевдоконсорции, то есть системы, состоящей 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” (“консорций”) для обозначения конкретных индивидуальных единиц биоценотического покрова.

В изучаемом нами сообществе агрегации эпибионтов распределены по заиленному грунту, где обитают представители инфауны. Ряд исследований показывает, что в подобных случаях, если среди эпибионтов встречаются сильные эдификаторы, то окружающее населения мягких грунтов демонстрирует закономерные изменения по мере удаления от агрегации (Tsuchiya, Nishihara, 1985; Артемьева, 1997; Хайтов, 1999; Ragnarsson, Raffaelli, 1999). Перечисленные работы были выполнены на примере поселений мидий, которые, по-видимому, способны благодаря фильтрационной деятельности угнетать других сестонофагов и препятствовать распространению планктонных личинок различных видов беспозвоночных. Кроме того, эти моллюски обогащают окружающий грунт органическими отходами своей жизнедеятельности, что часто приводит к созданию в грунте дефицита кислорода. Таким образом, с каждой агрегацией может быть связан как определенным образом пространственно организованный набор особей эпибионтов, так и пространственно организованная окружающая инфауна.

Существует ряд работ, в которых достаточно подробно обсуждается пространственная структура отдельных типов консорций, образованных эпибионтами (Гурьянова, 1924;

Stebbing, 1971; Нинбург, 1975; Hughes, 1975; Lagardere, Tardy, 1980; Seed, O'Connor, 1981; Гришанков, 1995а; 1995б). В частности, 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, 1971). Еще одно исследование качественно характеризует консортов гидроида *Ectopleura dumortieri* (Lagardere, Tardy, 1980). Авторы перечисленных работ приводят словесные натуралистические описания, с трудом пригодные для дальнейшего численного анализа. Ниже мы попытаемся рассмотреть возможный подход к количественному описанию пространственной структуры эпибиоза.

Каждый эпибионт занимает определенное место на субстрате. Для одиночного организма это место однозначно характеризуется его точкой прикрепления и размером. Если тело неподвижного гидробионта 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 указываем на субстрат, на котором обнаружен прикрепленный организм.

1.4. Различия в заселении эпибионтами разных субстратов и консортивная структура эпибиозов. Если остановиться на анализе связей “эпибионт-субстрат”, 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 приуроченность отдельных видов к одному или нескольким типам субстрата. 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, 1985б; Гришанков, 1995а, 1995б). 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 определенное поведение, направленное 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 личинок некоторых видов оказывается менее, а для некоторых более предпочтительной, нежели покрытая пленкой (Crisp, Ryland, 1960; Meadows, Williams, 1963; Mihm, Banta, 1981; Wiczorek, Todd, 1997). Однако в природе, по-видимому, организмам не приходится сталкиваться с таким выбором, так как субстраты естественного происхождения обычно несут бактериальную пленку. 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 (Ryland, 1959; 1962; Winston, Elseman, 1980; Hurlbit, 1991), кольцецов (Knight-Jones, Moyses, 1961; de Silva, 1962; Williams, 1964; Gee, 1965; Knight-Jones и др., 1971) 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 (данное явление называется “стадностью” (“gregariousness”). 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, 1979). Рачки из рода *Balanus* 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 (Moyses, 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 вероятно высока плотность их природных врагов.

Тем не менее, способность поведенческих реакций подвижных личинок беспозвоночных оказывать решающее влияние на пространственное распределение осевших экземпляров в последнее время подвергается сомнению. Это происходит в связи с публикацией результатов экспериментов по изучению оседания, выполненных в проточной, а не стоячей воде, как это делалось предшествующими исследователями (Butman, 1987; Butman и др., 1988). Существенной оказалась роль внешних течений и гидродинамических эффектов, а многие особенности пространственных распределений оказалось возможным объяснить, уподобив личинок пассивно распространяющимся с током воды частицам (Abelson, Denny, 1997). Например, феномен “стадности”, описанный выше, может в ряде случаев рассматриваться как результат взаимодействия поведения личинок и их пассивного движения с током жидкости (Pawlik и др., 1991; Pawlik, Butman, 1993).

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 некоторые сессильные формы 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). Особенности биологии вида-эдификатора могут 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 (Patil, Anil, 2000). Классические же работы по изучению сообществ, заселяющих нестабильные субстраты, были выполнены на примере населения поверхности валунов, периодически переворачиваемых штормами и прибоем (Sousa, 1979).

В дополнение к топической связи эпибионт и базибионт могут быть связаны также и трофически. В частности, организм-консорть 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. В частности, два вида распространенных в Белом море гидроидных полипов, *Halitholus (Perigonimus) yoldiaarcticae* и *Monobrachium parasitum*, поселяются исключительно на раковинах некоторых двустворчатых моллюсков. Образ жизни хозяина (детерминанта) предоставляет его комменсалам для обитания заиленные биотопы, недоступные большинству других эпибионтов. Кроме того, предполагается, что жизнедеятельность моллюсков, в частности создание фильтрационных токов воды и взмучивание осадка, непосредственно способствует снабжению гидроидов пищей (Нинбург, 1975; Наумов, Федяков, 1993).

1.5. Расположение эпибионтов на поверхности субстрата. 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 единице субстрата, будь то скала, камень или экземпляр животного либо растения. 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 случае 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 (Laihonen, Furman, 1986). Талломы макрофитов при анализе населения часто разделяют на черешок и пластину или на стебель и боковые пластинки (Ryland, 1974; Александров и др., 1982). Для эпибионтов, населяющих вытянутые малорасчлененные пластины водорослей или листья цветкового растения, авторы указывали расстояние от точки прикрепления до черешка или ризоида (Stebbing, 1972; Keough, 1986; Dirnberger, 1990; Satumanatpan и др., 1999). При исследовании размещения колоний мшанок на поверхности домиков усоногих эту поверхность условно делили на радиальные сектора и пояса, в разной степени удаленные от края апертуры (Young, Cameron, 1989).

Что же определяет расположение неподвижных организмов на субстрате? Вновь важнейшую роль (теперь уже применительно к влиянию на микро топографическое распределение эпибионтов) играет распределение точек оседания планктонных личинок и факторы, действующие на них на этапе выбора места прикрепления (Seed, O'Connor, 1981). Разные участки поверхности могут оказываться в разных гидродинамических условиях, что, как уже было отмечено выше, сказывается на этом распределении. Когда в качестве субстрата выступает сестонофаг (например усоногий рачок), то особенность возникающих при его питании водных потоков может относительно обеднять оседающими личинками определенные участки его поверхности (Young, Cameron, 1989).

Значительное влияние на процесс оседания оказывает разнообразие микрорельефа поверхности одного субстрата. Личинки беспозвоночных, представляющих различные таксономические группы, предпочитают оседать во впадины и микроуглубления, демонстрируя ругофилию (Wisely, 1960; Hayward, 1980, цит. по Seed, O'Connor, 1981). 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 ограничивать возможности роста некоторых представителей эпифауны. Поселения прикрепленных организмов, приспособленных к заселению твердых субстратов, на водорослях могут быть приурочены к поверхности стебля или черешка (Hayward, 1980, цит. по Seed, O'Connor, 1981; Александров и др., 1982) и отсутствовать на гибкой пластине. Разница в гидродинамических условиях, вероятно, сказывается не только на характере оседания, но и на росте и смертности фильтраторов (Okamura, 1984; 1985; Марфенин, 1993). Для многих эпибионтов характер размещения на субстрате связывают с предпочтением участка, где оптимальна скорость течения. При этом неизвестно, осуществляется ли 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 (Laihonen, Furman, 1986). Впрочем, на наш взгляд, здесь возможно играют роль обстоятельства чисто геометрической природы: мидии обычно обитают в скоплениях, располагаясь в них так, что макушка раковины оказывается недоступна для эпибионтов. В качестве еще одного воздействующего на размещение прикрепленных организмов фактора называют заиление. В пределах вертикально вытянутой колонии гидроида, играющего роль субстрата для эпифауны, возможны различия в степени заиления для зон, в разной степени удаленных от дна. С описанным разнообразием условий, в частности, 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 (Stebbing, 1973; Jackson, 1979; Ayling, 1983). 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, Wetthey, 1986).

Фильтрующие эпibiонты могут вступать в конкурентные взаимодействия и на расстоянии, без физического контакта. Количество пищи, получаемое зооидами сблизившихся колоний мшанок благодаря интерференции их пищевых токов, может сокращаться (Buss, 1979; Best, Thorpe, 1986), 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 эффективность питания гидробионтов-фильтраторов 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). Эпibiонты, 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 эпibiонты, в особенности губки и асцидии, способны вступать в отрицательные аллелопатические взаимоотношения, выделяя в воду вредные для других

организмов вещества (Buss, 1976; Al-Ogily, 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.

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.

1.6. Ориентация сессильных организмов на субстрате. Если относительное расположение прикрепленных организмов и занимаемая ими площадь представляют собой достаточно часто анализируемые характеристики эпибиозов (например; Harvey и др., 1976; Ayling, 1983), то ориентация обсуждается практически исключительно в аутоэкологических работах (Moore, 1933; Barnes и др., 1951; Crisp, 1953; Crisp, 1955; Crisp, Stubbings, 1957; Ryland, Stebbing, 1971; Norton, 1973; Ayling, 1976; La Barbera, 1977; Brenchley, Tidball, 1980; Otway, Underwood, 1987; 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, 1953; Crisp, 1955; 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* (сем. 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 (зона интенсивной пролиферации клеток 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 (Moore, 1933; Ayling, 1976; Barnes и др., 1951; Crisp, 1953; Crisp, 1955; Crisp, Stubbings, 1957; 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. 2). Наиболее общепринятое из предлагаемых объяснений этого феномена касается особенностей поведения цирприсовидных 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 источника света личинка закрепляется, направив передний конец в противоположную ему сторону. Таким образом, каринальная табличка взрослой особи оказывается впоследствии ориентированной на источник света (Vischer, 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).

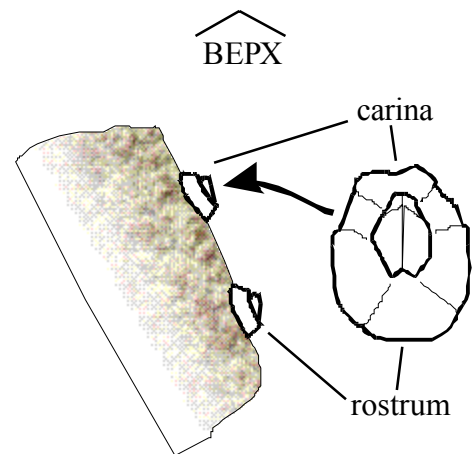


Рисунок 2. Ориентация представителей сем. Balanidae (Crustacea, Cirripedia) на наклонных поверхностях.

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). Руготоропизм 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, 1953; Crisp, Stubbings, 1957; 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 для выяснения того, как относятся оседающие циприсовидные личинки к постоянному течению. Их результаты, 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 организмов 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 (скорость течения при накате полагали достаточно высокой, чтобы побуждать 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. Кроме того, наши собственные наблюдения показывают, что в условиях слабого прибоя большая часть рачков *Semibalanus balanoides* ориентированы карино-ростральной осью перпендикулярно направлению возвратно поступательного движения воды. Чем крупнее усоногие, тем более детерминированным становится наблюдаемое распределение углов ориентации (Яковис, 1995; Yakovis, 1997). При возвратно-поступательном течении предпочитаемое баянусами положение должно обеспечивать наиболее эффективный режим питания. По-видимому, ориентация относительно внешнего течения все же сказывается на скорости роста и (или) продолжительности жизни усоногих.

1.7. Изменения в структуре сообществ. Соотношение обилий видов, демографическая структура их поселений и размещение живых организмов в пространстве не остаются постоянными. Если одинаковые изменения удастся многократно наблюдать на примере сходных сообществ, то можно говорить о закономерной динамике. Сукцессией, в частности, принято называть процесс “несезонной, направленной и непрерывной последовательности появления и исчезновения популяций разных видов в некоем местообитании” (Бигон и др., 1989). Соответствующая терминология в основном разработана в рамках фитоценологии. В рамках этой же дисциплины выполнено большинство исследований изменений, происходящих в природных сообществах. По природе сукцессии принято условно разделять

на аллогенные и автогенные (например, Одум, 1986). В первом случае к трансформации экосистемы приводят изменения во внешней среде, вызванные причинами, не связанными с существованием сообщества. Указанные изменения могут либо непрерывно воздействовать на живых организмов в течение всего периода сукцессии, либо лишь инициируют ее. Характерными примерами такого рода служат процессы, возникающие после высвобождения некоторого избыточного количества ресурса по мере его утилизации. Сами ресурсы могут быть самыми разными, будь то органическое вещество, появившееся, например, при разлиии нефти в результате аварии танкера (Smith, Simpson, 1998), или свободное пространство, обязанное своим происхождением, например, буре или лесному пожару (Oliver, 1981, цит. по Одум, 1986). В случае автогенной сукцессии причину изменений усматривают во взаимоотношениях организмов, составляющих сообщество. Существующие флора и фауна могут способствовать возникновению условий, в которых другие виды более конкурентоспособны, препятствовать этому или не обнаруживать влияния такого рода. Такая классификация соответствует моделям облегчения (“facilitation”), ингибирования (“inhibition”) и толерантности (“tolerance”, Connell, Slatyer, 1977). В действительности, вероятно, по отношению к любой изучаемой системе можно выделять аллогенные и автогенные элементы наблюдаемых в ней изменений.

В ходе изучения сукцессий в морских донных сообществах большая часть работ была сосредоточена на аллогенных процессах, связанных с обогащением органикой (в результате антропогенных воздействий или естественных, но внешних по отношению к изучаемой системе причин) или с заселением новых пространств, расчищенных штормами или льдом. По мере утилизации избыточного органического вещества в сообществе закономерно сменяются стадии, соответствующие различной ее концентрации. Доминированию видов-оппортунистов, таких как многощетинковые черви семейства Capitellidae, приходит на смену преобладание форм, предпочитающих среднюю и низкую концентрацию органики (Pearson, Rosenberg, 1978; Smith, Simpson, 1995). Закономерная смена доминирующих форм эпибионтов наблюдается при заселении искусственных субстратов (например, Сиренко и др., 1978; Dean, 1981; Ошурков, 1982; Schmidt, 1983; Ошурков, 1987; Diaz-Castaneda, Almeda-Jauregui, 1999), очищаемых штормами и прибором валунов (Sousa, 1979) или раковин моллюсков в ходе их роста (Наумов, Федяков, 1985б). Так как видовой состав сообществ в

разных регионах различен, географическое разнообразие исследований обширно, а само их число сравнительно невелико (по отношению к количеству работ, посвященных сходным процессам в наземных экосистемах) общую схему заселения свободных пространств в морских донных сообществах представить себе сложно. Можно лишь отметить, что колонизации субстрата представителями макробентоса всегда предшествует образование бактериальной пленки и сообщества микрообрастания (Railkin, 1997), а в числе ранних колонизаторов обычно оказываются те или иные гидроидные полипы (Dean, 1981; Наумов, Федяков, 1985б). Интересно, кроме того, что в изученных эпибиозах раковин беломорских двустворчатых моллюсков на завершающих стадиях сукцессии отмечено преобладание усоногих (Наумов, Федяков, 1985б), тогда как для других сообществ показана смена стадии доминирования этих животных на превалирование асцидий и мидий (Dean, 1981) или хиателлы, а затем асцидий и губок (Ошурков, 1985).

Изменения в сообществах, где присутствуют сильные эдификаторы, бывают тесно связаны с популяционной динамикой этих видов. Например, население мидиевых банок в Белом море, особенностью которых являются циклические процессы последовательного старения, гибели и возобновления моллюсков (Луканин и др., 1984, 1986а, 1986б, 1986в, 1987, 1990), закономерно изменяется в зависимости от стадии трансформаций мидиевого поселения (Хайтов, 1999).

Специального рассмотрения заслуживают методы изучения динамики природных сообществ. Непосредственные наблюдения, включающие контроль параметров изменяющейся системы на протяжении долгого времени (мониторинг) предпочтительны, так как ошибки при трактовке их результатов маловероятны. Мониторинг позволяет однозначно установить характер и направление сукцессии и реально применяется при анализе и природных, и созданных в эксперименте систем (например, Pearson, Rosenberg, 1978; Dean, 1981; Луканин и др., 1984, 1986а, 1986б, 1986в, 1987, 1990). В то же время, применение этого метода связано с рядом ограничений. Во-первых, временной масштаб трансформаций в некоторых природных экологических системах не позволяет получить пригодные для трактовки результаты не только в течение жизни отдельного исследователя, но и в сроки, сопоставимые с историей существования науки в целом (например, Davis, 1976, цит. по Бигон и др., 1989). Во вторых, контроль параметров многих объектов трудно осуществить без их

разрушения. Например, эпибиоз раковины двустворчатого моллюска (Наумов, Федяков, 1985б) может быть адекватно изучен лишь в лаборатории, а донные животные, составляющие эту систему, при извлечении их из привычной среды обитания погибают практически мгновенно. В результате исследователям приходится пользоваться косвенными методами изучения динамики сообществ. В их основу положен следующий факт: как правило, последовательности трансформаций природных объектов повторяются, причем асинхронно. Вследствие этого оказывается возможным одновременно наблюдать сходные системы на разных стадиях изменений. Ряд приемов позволяет восстановить порядок этих стадий и направление динамического процесса (например, Разумовский, 1981; Хайтов, 1999). Потенциальным источником ошибок может оказаться неправильное соотнесение наблюдаемого разнообразия со стадиями изменения некоторого объекта. Можно также неверно определить направление изменений. Существуют достаточно точные косвенные методы, позволяющие установить время, когда и при каких условиях в изучаемой системе произошло определенное событие. В частности, относительный возраст эпибиоза живого организма удобно оценивать по размеру детерминанта (например, Наумов, Федяков, 1985б). В ходе реконструкции длительных трансформаций используют данные о соотношении изотопов различных элементов в том или ином слое либо породе (например, Emiliani, 1966; Davis, 1976, цит. по Бигон и др., 1989).

Результаты изучения сукцессии путем единовременного изучения предположительно схожих систем на разных ее стадиях могут быть надежными только в том случае, когда понятны механизмы изменений.

1.8. Агрегации баянусов и асцидий как объект исследования структуры сообщества. История изучения морских бентосных консорциев, состоящих из особей вида- детерминантов и связанных с ними видов, включает работы, посвященные комплексам как неподвижных (например, O'Connor и др., 1979; Наумов, Федяков, 1985б; 1985б; Гришанков, 1995а; 1995б; Гришанков и др., 2002), так и подвижных организмов (например, Артемьева, 1997; Хайтов, 1999), в том числе и выполненные на беломорском материале. В роли видов-детерминантов в изученных системах выступают донные макрофиты и двустворчатые моллюски.

Комплексы, в которых преобладают усоногие *Balanus balanus* и *Balanus crenatus*,

представляют собой достаточно распространенное явление в донных сообществах 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, а также “стадности” при оседании рачков (Barnett, Crisp, 1979), эти животные способны образовывать многоэтажные конструкции, большая площадь поверхности которых привлекает другие виды эпибионтов. Было показано, что в Белом море для консорциев, связанных с видами рода *Balanus* и асцидиями в качестве детерминантов, характерно своеобразное население, отличающееся от эпифауны камней и макрофитов (Гришанков, 1995а; 1995б). Есть основания ожидать, что эдифицирующая роль баянусов не сводится лишь к предоставлению поверхности домика потенциальным эпибионтам. В качестве фильтраторов, способных питаться как активно, создавая собственный ток жидкости, так и пассивно, улавливая пищевые частицы из внешнего потока (например, Crisp, Southward, 1961; Anderson, Southward, 1994), эти усоногие могут создавать специфические условия для питания, оседания и роста окружающих прикрепленных организмов. Асцидии, будучи активными фильтраторами, также вступают в разного рода пищевые взаимодействия с эпибионтами-соседями (Young, 1988; 1989; Osman, Whitlatch, 1995; Frese, 1997; Keough, 1998). В то время как в другах баянусов были исследованы если не межвидовые, то внутривидовые взаимодействия (Pullen, La Barbera, 1991), сростки асцидий с указанной точки зрения, по-видимому, вообще не изучались.

1.9. Заключение. На основании проделанного анализа литературы можно прийти к следующим выводам:

1. Существует множество экспериментальных доказательств биотических взаимодействий между представителями макробентоса. Известно, что такие взаимодействия осуществляются на расстояниях, сравнимых с размерами тела организмов, и выражаются в закономерностях пространственной структуры единиц соответствующего масштаба.

2. Наиболее заметные биотические взаимодействия асимметричны, в них оказываются вовлечены эдификаторы, жизнедеятельность которых затрагивает сразу много представителей сопутствующего им населения. В роли эдификаторов в морских бентосных сообществах

могут выступать донные макрофиты, крупные фильтраторы и хищники.

3. Доля исследований, посвященных количественному изучению структуры естественных бентосных консорциев, чрезвычайно невелика. Несколько больше существует работ, авторы которых изучали “тонкую” пространственную структуру населения мягких грунтов. При этом, бентосные сообщества, мозаично сложенные из агрегаций эпибентосной природы, окруженных заиленным грунтом, оказываются практически неисследованными. Известно лишь, что население окружающего грунта может обнаруживать как независимость (Александров и др., 1982), так и зависимость (Артемяева, 1997; Хайтов, 1999; Ragnarsson, Raffaelli, 1999) от наличия и состава эпибентосных включений.

4. Агрегации баянусов и асцидий, окруженные илисто-песчаным грунтом, представляют собой комплекс, с одной стороны практически неизученный в отношении структуры сообщества, а с другой стороны потенциально имплицитный биотические взаимодействия в качестве основы для этой структуры.

Глава 2. Материал и методы.

2.1 Описание района исследований. Использованный в работе материал собран летом 1994-2000 г.г. в Онежском заливе Белого моря к юго-западу от Соловецких островов (рис. 3), в пределах акватории Соловецкого залива. Благодаря господствующим здесь сильным



Рисунок 3. Место сбора материала: Белое море и Соловецкие острова.

течениям, на дне доминируют грунты твердого типа. На таких грунтах развиваются сообщества, богатые видами неподвижных животных-фильтраторов, представляющих разные группы беспозвоночных (Гришанков, 1995а; Гришанков и др., 1997). На глубине от 0 до 12-13 м вблизи берегов зачастую присутствуют илы и заиленные пески. Крупные раковины живых и погибших моллюсков, гравий и камни, часто встречаются в такого рода заиленных биотопах. Эти субстраты обычно бывают заселены различными эпибионтами, в особенности усоногими рачками *Balanus crenatus* и несколькими видами одиночных асцидий.

Место сбора материала расположено к юго-востоку от о. Песья Луда (рис. 4) и представляет собой акваторию площадью около 1 км². Глубина здесь составляет от 11,2 до 12,5 м; заметные придонные течения, по наблюдениям аквалангистов, практически



Рисунок 4. Место сбора материала: Соловецкий залив.

отсутствуют. Грунт представлен сильно заиленным песком, редко встречается гравий, камни и валуны. Кроме того, на дне обнаружены раковины погибших моллюсков (в основном *Serripes groenlandicus*, *Neptunea despecta*, *Arctica islandica*, несколько видов рода *Buccinum*) и домики погибших баянусов (*Balanus balanus* и *B. crenatus*).

2.2. Сбор и первичная обработка материала. В июле 1998-2000 г. пробы брали попарно дночерпателем Петерсена площадью $1/40 \text{ м}^2$. Первая проба из каждой пары включала в себя дружину (проба “А”) и окружающий грунт, а вторая бралась в 15-40 см от первой в направлении, свободном от агрегаций (проба “В”, рис. 5). Такая схема сбора материала была обеспечена использованием легководолазной техники. Собственно дружину извлекали из пробы “А” и

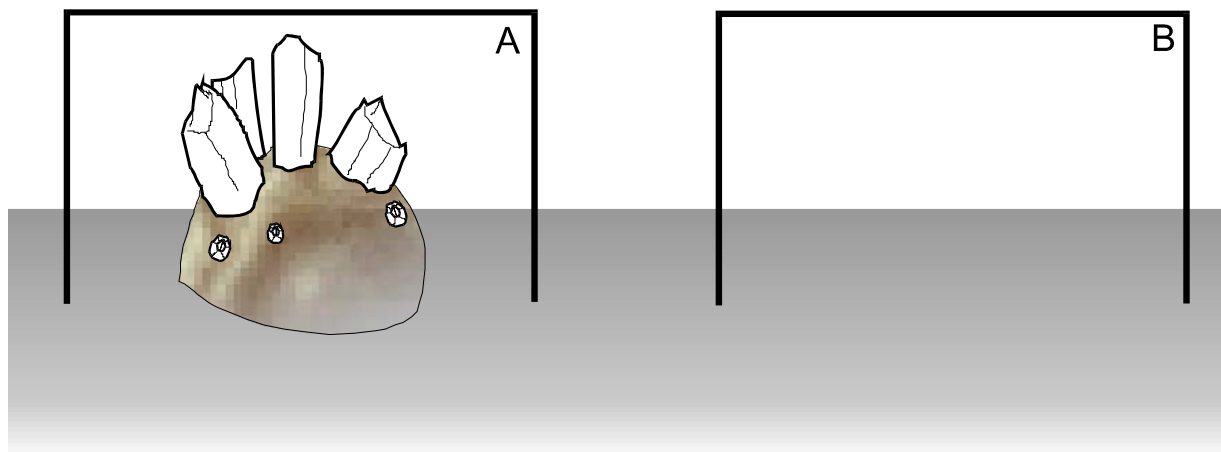


Рисунок 5. Схема сбора материала с помощью дночерпателя Петерсена. **А** - проба вокруг дружины, **В** - проба между дружинами.

исследовали отдельно (см. ниже). Содержимое проб “А” и “В” промывали через сито с ячейей $0,5 \text{ мм}$, после чего разбирали, учитывая всех представителей макробентоса. Каждое животное определяли и взвешивали, а у двустворчатых моллюсков измеряли длину раковины с точностью до $0,1 \text{ мм}$. Таким же образом отдельно промывали и разбирали грунт, обнаруженный в полостях агрегации (домики погибших баянусов, щели между соседними домиками и асцидиями). Пару проб “А” и “В” и результат разборки инфауны собственно дружины мы будем далее называть “серией”. Всего таких серий было взято 54 (20 в 1998 г., 24 в 1999 г. и 10 в 2000 г.). В 1999 и 2000 г. дополнительно 17 серий было собрано по другой методике. Здесь пробы “А” и “В” брали рамкой $1/182 \text{ м}^2$, причем рамка пробы “А” была расположена вплотную к агрегации и не содержала таковой, а пробу “В” брали в 15-40 см в направлении, свободном от дружин (рис.6).

В 1999-2000 г. дружины также собирали на площадках $1,44 \text{ м}^2$. На каждой площадке из грунта извлекали все субстраты, несущие агрегацию или потенциально пригодные для поселения эпифауны (то есть выступающие на поверхность заиленного песка). Сборы осуществляли аквалангисты вручную. Было выполнено 8 таких сборов (5 в 1999 г. и 3 в

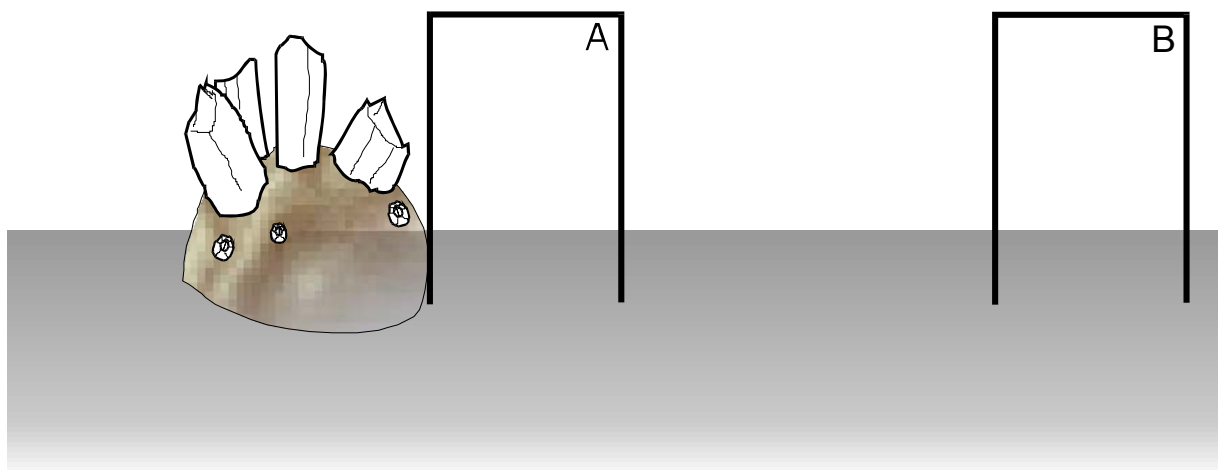


Рисунок 6. Схема сбора материала с помощью рамок малой площади. **А** - проба рядом с друзой, **В** - проба между друзами.

2000 г.). Все агрегации были разобраны по приведенной ниже методике, а населяющая полости друзы подвижная фауна была учтена как описано выше.

Для исследования эпифауны, населяющей агрегации, их описывали специальным образом. Нашей целью было составить возможно более исчерпывающее количественное описание комплекса эпибионтов. Такое описание должно было оказаться пригодным как для статистического анализа, так и для реконструкции внешнего облика изученных объектов по значениям выбранных для регистрации параметров. Для всех друз отмечали тип первичного субстрата, а в 1999-2000 г.г., в случае, если субстрат был представлен раковиной погибшего моллюска, то ее измеряли с точностью до 1 мм. У 44 створок *Serripes groenlandicus* были подсчитаны кольца остановки роста с целью оценки возраста, в котором погибли моллюски. Также в 1999-2000 г.г. визуально определяли покрытие субстрата эпибионтами с точностью до 10%. При этом из рассмотрения исключали часть поверхности, которая до его извлечения из грунта была несомненно погружена в его толщу. Обычно реконструировать положение такого объекта в грунте удавалось по расположению прикрепленного населения и, при изучении известковых раковин, по характерной фактуре поверхности участков, соприкасавшихся с илистым субстратом. В тех случаях, когда установить погруженную часть камня или раковины не удавалось, процент покрытия эпибионтами оценивали от общей площади субстрата (если это был камень неправильной формы) или от площади верхней поверхности (если это была раковина двустворчатого моллюска, см. ниже). Каждая друза со всем ее населением затем рассматривалась как одна проба, при разборке которой учитывали

всех неподвижных форм, принадлежащих к макробентосу.

Для каждого обнаруженного здесь экземпляра или колонии указывали ряд параметров. Если сессильный организм был прикреплен к первичному субстрату, то отмечался тип последнего. В случае если основой друзы являлась створка раковины погибшего моллюска (эти створки лежат на грунте горизонтально, обычно выпуклой стороной вверх), то отмечали также, к какой ее стороне, верхней или нижней, был прикреплен описываемый организм (колония). В случае отсутствия непосредственных наблюдений, из двух сторон раковины 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 (обызвествленные остатки колоний мшанок, домики усоногих, не содержащие мягких тканей, и трубки червей).



Рисунок 7. Схема деления поверхности домика *Balanus* на сектора.

В том случае, если эпибионт обитал на поверхности домика *Balanus*, то для такого экземпляра или колонии регистрировали более широкий набор параметров (таб.1). Во-первых, указывали положение обрастателя в том или ином секторе домика (рис.7). Этот показатель отражает расположение эпибионта относительно карино-роstralной оси *Balanus*. Различали каринальный, роstralный, левый и правый сектора, а также сектора, соответствующие тергуму и скутуму. Первые четыре сектора, на которые 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 прикрепленный организм занимал положение, соответствующее границе секторов, то регистрировалась 1/2 экземпляра в первом и 1/2 экземпляра во втором секторе. В качестве точки на прикрепительной поверхности эпибионта, относительно которой делалось заключение об его расположении, визуально выбирался центр его тела или колонии. Сходная методика разбиения поверхности домика баянуса на условные участки была ранее

Таблица 1. Параметры, значения которых учитывались для разных обитателей друз баянусов и асцидий.

объект параметр	живые <i>Balanus crenatus</i>	домики погибших <i>Balanus crenatus</i>	асцидии	другие неподвижные организмы	подвижные организмы
1. количество экземпляров (колоний, талломов)	+	+	+	+	+
2. общий вес представителей таксона			+		+
3. вес каждого экземпляра			+		
4. длина апертуры каждого экземпляра	+	+			
5. тип субстрата, на котором найден экземпляр	+	+	+	+	
6. верхняя или нижняя сторона первичного субстрата, если экземпляр был найден на нем	+	+	+	+	
7. сектор поверхности домика <i>Balanus crenatus</i> , где обитал экземпляр*	+	+	+	+	
8. порядок концентриа, где обитал экземпляр	+	+	+	+	
9. длина апертуры домика <i>Balanus crenatus</i> , на котором найден экземпляр*	+	+	+	+	
10. тип домика <i>Balanus crenatus</i> , на котором найден экземпляр (домик живого или погибшего рачка)*	+	+	+	+	

* - для организмов, встреченных на домиках *Balanus crenatus*

использована и описана Янгом и Камероном (Young, Cameron, 1989).

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

В-третьих, регистрировался ряд характеристик базибионта, то есть того усонного рачка, на чьей поверхности обитал описываемый обрастатель, в том числе *длина апертуры* и *порядок концентриа*. Первый из указанных показателей является общепринятым параметром, используемым для регистрации размера усонных (Barnes, Powell, 1950; Otway, Underwood, 1987). Второй показатель использован нами в связи с рассмотрением эпибионта, прикрепленного к первичному субстрату, как детерминанта некоторой консорции, поскольку на его поверхности также могут поселиться различные организмы. В этом случае его эпибионты составляют концентр I порядка, их эпибионты принадлежат к концентру II

порядка и так далее (рис. 8; см. Работнов, 1992).

Если описываемый экземпляр был представлен рачком *Balanus crenatus* или *Balanus balanus*, то для него, кроме того, регистрировалась длина апертуры. Для каждого экземпляра асцидии, встреченного при разборке друз, собранных в 1999-2000 г.г., регистрировался вес после удаления излишков жидкости и поверхностного обсушивания.

Указанным образом были разобраны 54 друзы, собранные в составе серий 1998-2000 г.г., 222 друзы, собранные на площадках 1,44 м², а также 79 агрегаций, извлеченных из 40 дражных станций, взятых в 1994-1997 г.г. в том числе и на всей акватории Соловецкого залива на глубине 11-40 м.

Содержимое 20 дражных станций, которые были взяты в 1996-1997 г.г., изучали тотально, без отдельного рассмотрения каждой друзы. При разборке этих проб производился учет всех эпибионтов, встреченных на домиках *Balanus*. Для каждого экземпляра отмечали положение на поверхности домика (сектор), длину апертуры, вид и концентр хозяина, а также его состояние (живой рачок или пустой домик). У балянусов, помимо вышеперечисленного, измеряли длину апертуры. Для каждой станции было зарегистрировано количество экземпляров прикрепленных организмов каждого вида, встреченных на ракуше, гравии и камнях. Этот материал был использован как дополнительный при анализе распределения прикрепленного населения по поверхности домика рачков, а также при сравнении обитателей поверхности живых и погибших усонюгих. Кроме того, на выборке в 160 экземпляров *Balanus crenatus* было установлено соотношение длины апертуры и веса рачков, для чего их отделяли от субстрата, очищали от эпибионтов и определяли воздушно-сырой вес после поверхностного обсушивания на фильтровальной бумаге.

Мы не учитывали неподвижных гидробионтов, обитавших не на поверхности балянусов, асцидий или первичном субстрате друзы. В наших сборах альтернативным субстратом для

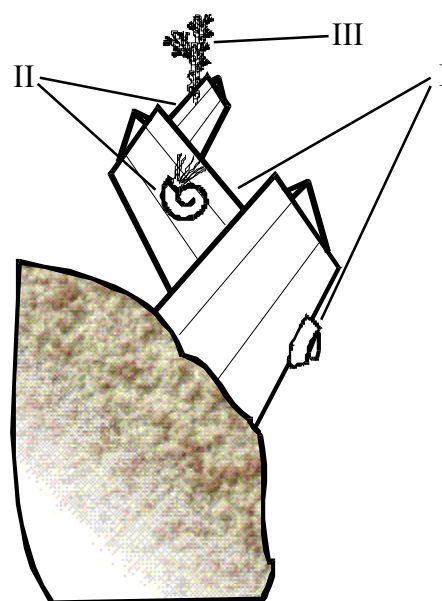


Рисунок 8. Эпибионты, входящие в состав концентров первого (I), второго (II) и третьего (III) порядка.

прикрепленных организмов часто служили талломы красных водорослей, однако исследование структуры связанного с ними эпибиоза не входило в наши задачи.

Определения многощетинковых червей были выполнены М.В. Фокиным (ЗИН РАН) и В.М. Хайтовым (СПбГДТЮ), мшанок и гидроидов – А.В. Гришанковым (СПбГУ) и автором, моллюсков – Д.В. Редькиным, А.В. Артемьевой (СПбГУ) и автором, бокоплавов – Т.Л. Радченко (СПбГДТЮ). Представители ряда систематических групп (а именно губки, некоторые гидроидные полипы, бокоплавы и мшанки) в силу того, что определение их видовой принадлежности связана с рядом методических сложностей, к моменту написания работы оказались не определены или определены лишь частично. Не удалось определить представителей Nemertini и Oligochaeta. Не всегда представлялось возможным установить систематическую принадлежность поврежденных и ювенильных колоний мшанок. По этой причине, ряд результатов приводится для таксонов родового ранга и старше. Авторы и годы описания упомянутых в данной работе видов перечислены в фаунистической сводке по Соловецкому заливу (Гришанков и др., 1997) .

2.3. Используемые статистические методы. В качестве меры сходства видового состава отдельных проб или их групп применяется коэффициент Жаккара:

$$K_{ij} = \frac{S_c}{S_i + S_j - S_c} \cdot 100\%,$$

где S_i и S_j – количество видов в i -том и j -том списках, соответственно, а S_c – количество видов, общих для обоих списков. При этом значение коэффициента меняется от нуля для пары проб абсолютно различного видового состава до 100% для пары таких проб, в которых встречены в точности одни и те же виды.

При сравнении состава населения с использованием проб заведомо разного или неизвестного (как в случае с изучением полостей внутри друз) объема вычисляли относительные численности видов

$$Nr_i = N_i / \sum N_i,$$

где Nr_i - относительная численность i -того вида, а N_i - абсолютная. Такой показатель, в отличие от абсолютных значений плотности или биомассы, позволяет сравнивать соотношение обилий различных видов. Изучение относительной численности дает возможность оценить роль определенного вида в сообществе, незамаскированную различием

площади или объема сравниваемых проб.

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 в ряде случаев учитывали только те виды, встречаемость которых втрое или более раз превосходила свою ошибку (Животовский, 1991). Исключенные виды при этом считали редкими. Такая или подобная редукция зачастую используется при исследовании бентосных сообществ (Lie, Kelley, 1970; Нинбург, 1985; Гришанков, 1995а). Для нормализации распределения частот (в том числе и выражающих относительные численности видов в пробах) 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 φ -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 φ_1 , φ_2 - преобразованные частоты, а N_1 и N_2 - объемы соответствующих выборок (Лакин, 1973; Животовский, 1991).

При сравнении частотных распределений с равномерным и нормальным, в том числе распределений эпибионтов по секторам домика *Balanus*, был использован критерий χ^2 (например, Терентьев, Ростова, 1977). В случаях, когда нужно было сравнивать попарно эмпирические распределения (например, при их кластерном анализе), между ними вычисляли евклидово расстояние, где частоты были измерениями, а середины классовых интервалов – координатами.

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). В случае, если это специально не оговорено в тексте, для сравнения средних рассчитывали двусторонний (two tails) t-критерий (Sokal, Rohlf, 1995), так как при трактовке результата обычно обсуждается знак обнаруживаемых различий. В случае же с коэффициентами корреляции пользовались

односторонним t-критерием (one tail). Для принятия решения о достоверности различий в качестве критического принимали уровень значимости $p=0,05$, а в некоторых, специально оговоренных в тексте случаях - $p=0,1$.

При необходимости сравнения множества проб из которых в каждой были встречены многие виды, применяли ординацию, основанную на снижении размерности по методу выявления главных компонент (Айвазян и др., 1989; Statsoft, Inc., 1995). Такая техника позволяет выделить наиболее существенные параметры, по которым отличаются объекты, характеризуемые многочисленными количественными признаками. Ищутся эти параметры путем определения взаимно перпендикулярных осей в многомерном пространстве значений признаков, вдоль которых максимально варьирующее. Впоследствии можно сравнить объекты по значениям этих нескольких выявленных показателей (главных компонент). Значения каждой компоненты строго зависят от линейной комбинации значений признаков изучаемых объектов, поэтому их биологическая трактовка нередко приобретает самостоятельную ценность (например, Нинбург, 1985; Гришанков, 1995а; 1995б).

В тех случаях, когда необходимо было выделить группы сходных видов или проб, то в качестве средства классификации применяли кластерный анализ. Мерой сходства служил коэффициент корреляции Браве-Пирсона. Присоединение ветвей к формируемому кластеру было выполнено методом взвешенного среднего (Statsoft, Inc., 1995). В сравнении со связыванием по методу ближайшего соседа, применяемый нами подход позволяет выделить кластеры, среднее сходство классифицируемых объектов в пределах которых несколько выше.

Располагая данными о плотности агрегаций баянусов и асцидий в исследуемом биотопе, мы оценивали среднее расстояние между ближайшими друзьями по формуле:

$$D = \sqrt{\frac{2}{N\sqrt{3}}},$$

где D – среднее расстояние, а N – плотность. Данная формула исходит из предположения о случайном или равномерном пространственном распределении объектов.

Глава 3. Общие характеристики друз баянусов и асцидий.

3.1. Вводные замечания. Прежде, чем приступить к детальному описанию комплексов, связанных с агрегациями крупных сидячих беспозвоночных, следует кратко охарактеризовать их многообразие: насколько много таких объектов обнаруживается на морском дне, какие субстраты они заселяют, и насколько часто в их составе сочетаются разные потенциальные эдификаторы. Настоящая глава освещает эти вопросы, не касаясь в подробностях анализа населения агрегаций и их окружения, которому посвящены главы 4-6, а также не затрагивая вопросов структуры поселений и взаимоотношений асцидий и баянусов, затронутых в главе 7. В последнем упомянутом разделе мы вернемся к рассмотрению разнообразия друз уже с другой точки зрения. Нас будет интересовать реконструкция изменений, происходящих в изучаемом сообществе с течением времени.

3.2. Субстраты агрегаций. По данным подсчетов на фиксированной площади количества субстратов, пригодных для образования друз баянусов и асцидий, их плотность на изучаемом участке морского дна в среднем составляет $11,0 \pm 2,62 \text{ м}^{-2}$ (таб. 2). В качестве “пригодных”

Таблица 2. Плотность субстратов, на которых найдены агрегации и средние расстояния между ними

дата съемки	№ площадки	кол-во встреченных субстратов	площадь, м ²	плотность, м ⁻²	среднее расстояние между ближайшими субстратами, м
20.07.1998	1	21	7,07	2,97	0,62
20.07.1998	2	18	7,07	2,55	0,67
20.07.1998	3	28	7,07	3,96	0,54
20.07.1998	4	24	7,07	3,40	0,58
20.07.1998	5	20	7,07	2,83	0,64
20.07.1998	6	14	7,07	1,98	0,76
20.07.1998	7	8	7,07	1,13	1,01
20.07.1998	8	17	7,07	2,41	0,69
13.07.1999	I	30	1,44	20,83	0,24
21.07.1999	II	24	1,44	16,67	0,26
26.07.1999	III	20	1,44	13,89	0,29
28.07.1999	IV	22	1,44	15,28	0,27
31.07.1999	V	18	1,44	12,50	0,30
17.07.2000	VI	19	1,44	13,19	0,30
19.07.2000	VII	33	1,44	22,92	0,22
28.07.2000	VIII	56	1,44	38,89	0,17
Средние показатели					
1998 г., с площади 7,07 м ²				2,65 ± 0,306	0,69 ± 0,052
1999-2000 г.г., с площади 1,44 м ²				19,27 ± 2,687	0,26 ± 0,090
По всем площадкам				10,96 ± 2,618	0,47 ± 0,062

здесь рассматривали такие субстраты, которые находились на поверхности мягкого грунта. Смена метода учета плотности субстратов в 1999 г. привела к значительному изменению результатов. Вероятно, следует принять в качестве заслуживающей доверия оценки данные, полученные в 1999-2000 г.г., так как использованный тогда способ учета представляется более точным. В последнем случае средняя плотность составит $19,3 \pm 2,69 \text{ м}^{-2}$ (таб. 2). Полагая пространственное распределение друз близким к равномерному и обладая данными об их плотности, можно рассчитать среднее расстояние между двумя ближайшими агрегациями, которое составляет $0,26 \pm 0,090 \text{ м}$ по результатам учета в 1999-2000 г.г. Линейные размеры субстратов и самих агрегаций находятся в пределах от 2 до 15 см. Таким образом, друзы удалены друг от друга на расстояния, сравнимые с их размерами, а чаще всего превышающие их размеры в несколько раз.

Таблица 3. Распределение агрегаций баянусов и асцидий по типу субстрата.

тип субстрата	кол-во субстратов, экз.	доля субстратов, %
<i>Boreothrophon clathratus</i>	3	1,35
<i>Buccinum glaciale</i>	1	0,45
<i>Neptunea despecta</i>	2	0,90
<i>Mytilus edulis</i>	1	0,45
раковина <i>Buccinum undatum</i>	2	0,90
раковина <i>Neptunea despecta</i>	8	3,60
раковина <i>Arctica islandica</i>	4	1,80
раковина <i>Ciliatocardium ciliatum</i>	1	0,45
раковина <i>Serripes groenlandicus</i>	108	48,65
раковина <i>Mytilus edulis</i>	3	1,35
раковина <i>Macoma calcarea</i>	1	0,45
камень	37	16,67
отсутствует	48	21,62
другие	3	1,35

жирным шрифтом выделены типы субстрата, на которых чаще всего образуются агрегации.

В основе агрегаций лежат субстраты различного происхождения (таб. 3). На раковинах погибших моллюсков обнаружено 57% друз, тогда как камни играют роль субстратов в 17% случаев. Раковины живых Gastropoda составляют чуть более 3% от общего числа оснований агрегаций. Самым распространенным субстратом оказываются раковины погибших двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus*. Значительна доля друз, у которых твердое основание отсутствует. Так как ни баянусы, ни асцидии не способны прикрепляться

непосредственно к заиленному песку, субстрат таких агрегаций следует считать утраченным. Створки раковин *S. groenlandicus*, играющие роль основания друз, составляют в среднем $53,8 \pm 1,34$ мм в длину, а их размерную структуру иллюстрирует рис. 9. Известно (А.В. Герасимова, устное сообщение), что сами моллюски обитают в толще грунта, и, следовательно, агрегации эпибионтов могут образоваться на раковинах только после их гибели. По нашим данным средний возраст, в котором гибнут серрипесы, чьи створки в дальнейшем дают начало друзам баянусов и асцидий, составляет $10 \pm 0,6$ лет (судя по количеству колец остановки роста на их раковинах).

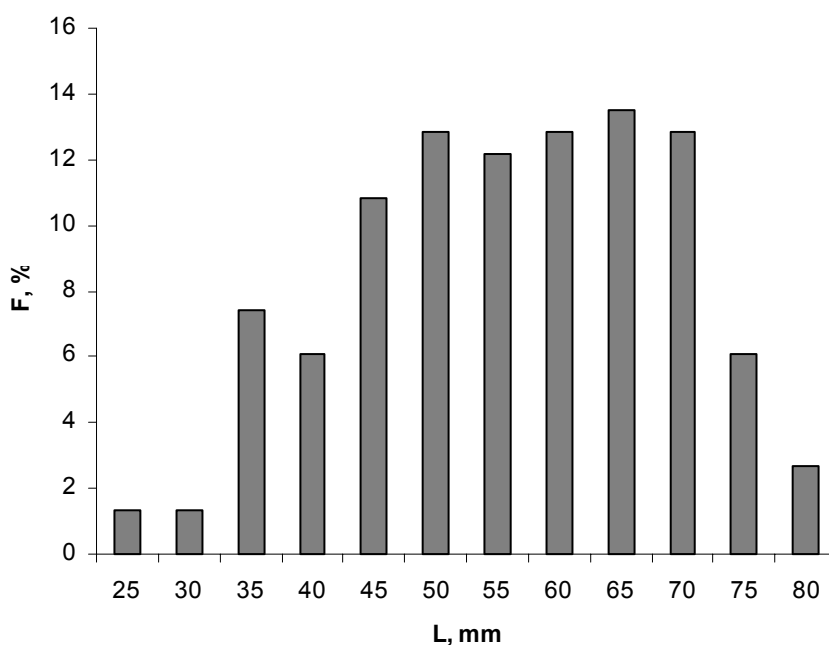


Рисунок 9. Размерная структура раковин *Serripes groenlandicus* - субстратов агрегаций. **L** - длина, **F** - частота.

3.3. Процент покрытия эпибионтами. Покрытие первичного субстрата сессильными организмами в друзах составляет в среднем $43,7 \pm 2,48\%$. Распределение агрегаций по значению этого параметра мы приводим на рис. 10. С увеличением покрытия от 0% до 40% частота нахождения соответствующих субстратов в целом падает, а при еще больших значениях покрытия данная величина колеблется в диапазоне 5-10%. Нужно отметить, что не вся свободная от прикрепленных организмов поверхность основания друзы доступна для дальнейшей колонизации эпифауной: указанная поверхность, по-видимому, в различной степени подвержена заилению, степень которого мы оценить не могли. Для агрегаций,

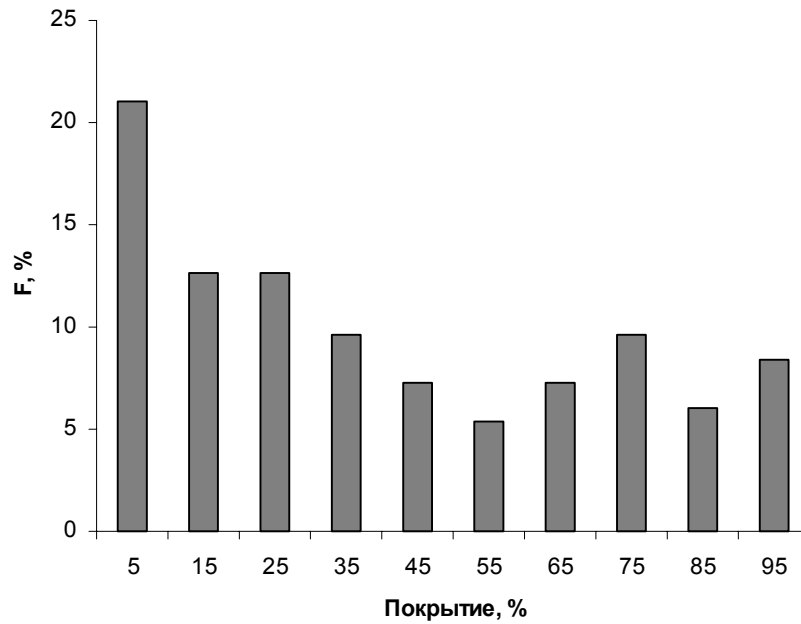


Рисунок 10. Распределение агрегаций по покрытию эпифауны. F - частота.

демонстрирующих экстремальные значения покрытия основания эпибионтами, в разной степени характерны различные типы субстрата. Те из них, первичные субстраты которых в наибольшей степени свободны от эпифауны, преимущественно обнаружены на створках *Serripes groenlandicus* (71% от общего числа субстратов), тогда как друзы с высокой величиной покрытия реже встречаются на этих последних (50%) и чаще – на камнях (42%, таб. 4).

Таблица 4. Распределение по типу субстрата агрегаций баянусов и асцидий с разным покрытием эпифауны.

тип субстрата	агрегации, где покрытие эпифауны не более 10%		агрегации, где покрытие эпифауны не менее 90%	
	кол-во субстратов, экз.	доля субстратов, %	кол-во субстратов, экз.	доля субстратов, %
раковина <i>Serripes groenlandicus</i>	25	71,43	12	50,00
камень	4	11,43	10	41,67
отсутствует				
другие	6	17,14	2	8,33

3.4. Обилие *Balanus crenatus* и одиночных асцидий. Ключевыми параметрами, определяющими внешний облик и форму изучаемых агрегаций, представляется присутствие домиков живых либо погибших усонюгих, а также крупных асцидий. По данным признакам

Таблица 5. Основные параметры агрегаций баянусов и асцидий в зависимости от типа субстрата.

Тип субстрата	количество субстратов (экз.) на которых												средняя биомасса асцидий в агрегации на данном субстрате, г	среднее кол-во <i>Balanus crenatus</i> в агрегации на данном субстрате, экз.	
	встречены						встречены только								
	Нет ни живых ни погибших баянусов ни асцидий	Асцидии	Живые <i>Balanus crenatus</i>	Домки погибших <i>Balanus crenatus</i>	И живые <i>Balanus crenatus</i> и асцидии	Живые <i>Balanus crenatus</i> или асцидии	Живые <i>Balanus crenatus</i> и асцидии	Домки погибших <i>Balanus crenatus</i> и асцидии	Живые <i>Balanus crenatus</i> и асцидии	Домки погибших <i>Balanus crenatus</i>	Живые <i>Balanus crenatus</i>	Асцидии			
раковины <i>Serripes groenlandicus</i>	108	7	63	97	91	59	101	30	4	10	0	8	0	3,80 ± 0,990	29,80 ± 2,826
камень	37	0	27	36	31	26	37	8	1	6	0	2	0	6,26 ± 1,831	21,86 ± 4,285
отсутствует	48	0	32	39	35	24	47	10	6	9	1	5	3	6,47 ± 1,597	8,69 ± 1,986
другие	29	0	21	29	24	21	29	4	0	5	0	4	0		
Всего	222	7	143	201	181	130	214	52	11	30	1	19	3		
Доля от общего кол-ва субстратов, %	100	3,2	64,4	90,5	81,5	58,6	96,4	23,4	5,0	13,5	0,5	8,6	1,4		

изученные друзы оказались достаточно разнообразны. Таблица 5 демонстрирует, насколько распространены в агрегациях вообще и на разных типах основания в частности различные сочетания эдификаторов. Из всех субстратов на 96,4% обнаружены или *Balanus crenatus*, или одиночные асцидии *Styela spp.*, *Styelopsis grossularia* и *Bolthenia echinata*. На 58,6% раковин и камней эти беспозвоночные обитают совместно. Лишь 3,2% субстратов свободны от перечисленных эпибионтов или остатков погибших баянусов. Очень немного друз состоят из асцидий без следов баянусов; несколько больше “асцидиевых” агрегаций, содержащих домики погибших усоногих. Такие друзы, которые образованы только живыми *Balanus crenatus* и домиками погибших, составляют почти четверть от общего их числа.

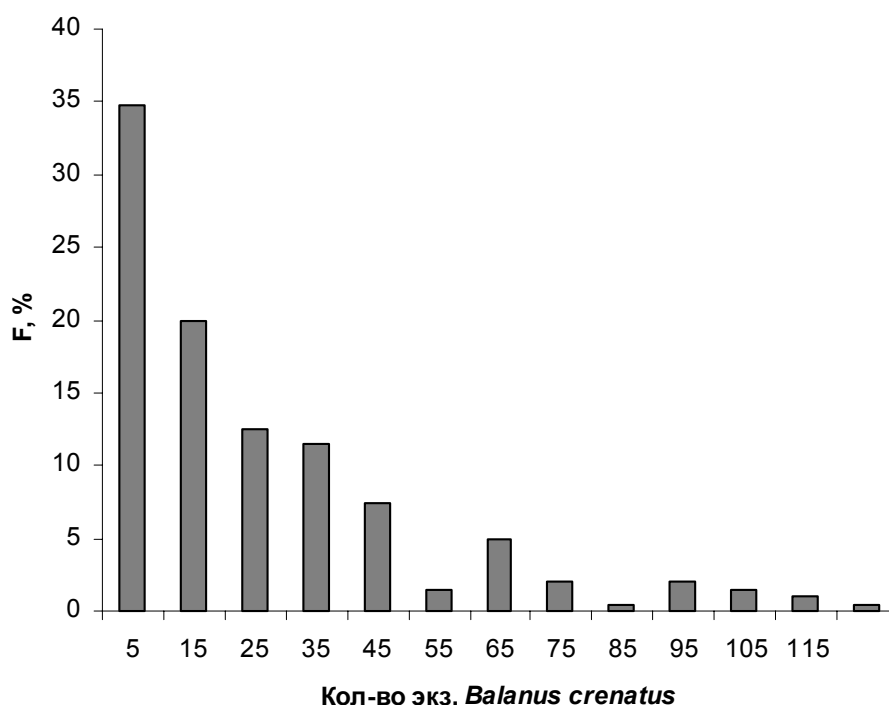


Рисунок 11. Распределение агрегаций, где присутствуют *Balanus crenatus*, по их количеству. F - частота.

Распределения агрегаций, где присутствуют те или иные потенциальные эдификаторы, по количеству экземпляров *B. crenatus* и по биомассе асцидий представлены на рисунках 11 и 12, соответственно. Наиболее крупных размеров достигают *Molgula retortiformis*, которые встречаются в агрегациях чрезвычайно редко. Отдельные обнаруженные здесь экземпляры достигали веса в 60 г. Рисунок 13 иллюстрирует частоту друз, в которых отмечены те или иные аппроксимированные значения биомассы баянусов. Так как большинство экземпляров *B. crenatus* при исследовании агрегаций не взвешивали, при составлении данного

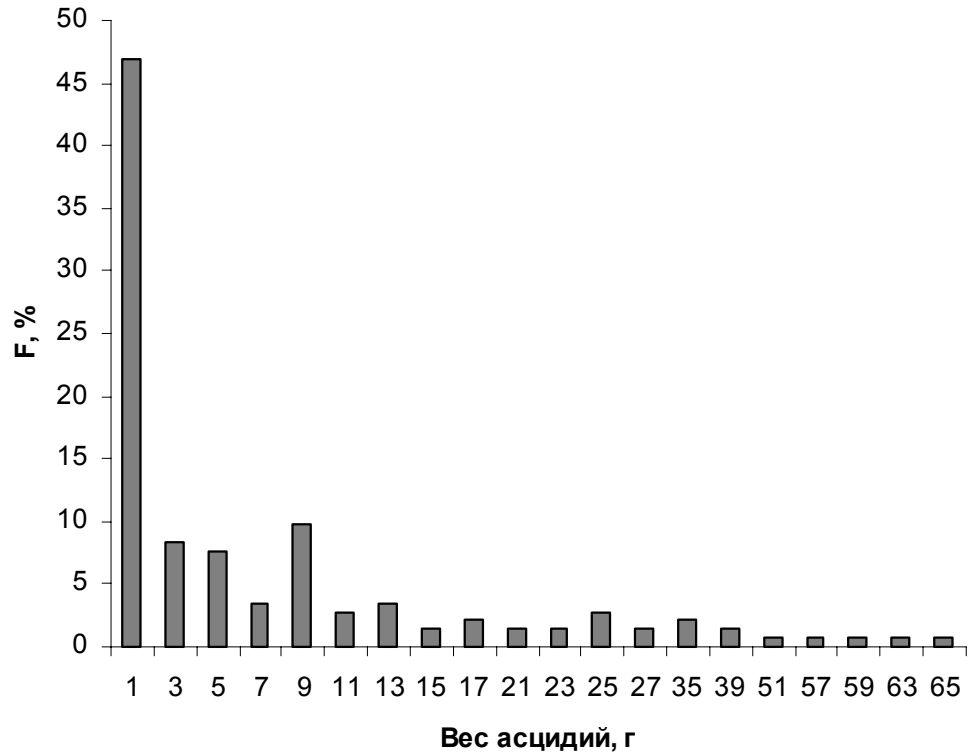


Рисунок 12. Распределение агрегаций, где присутствуют асцидии, по их суммарной биомассе. **F** - частота.

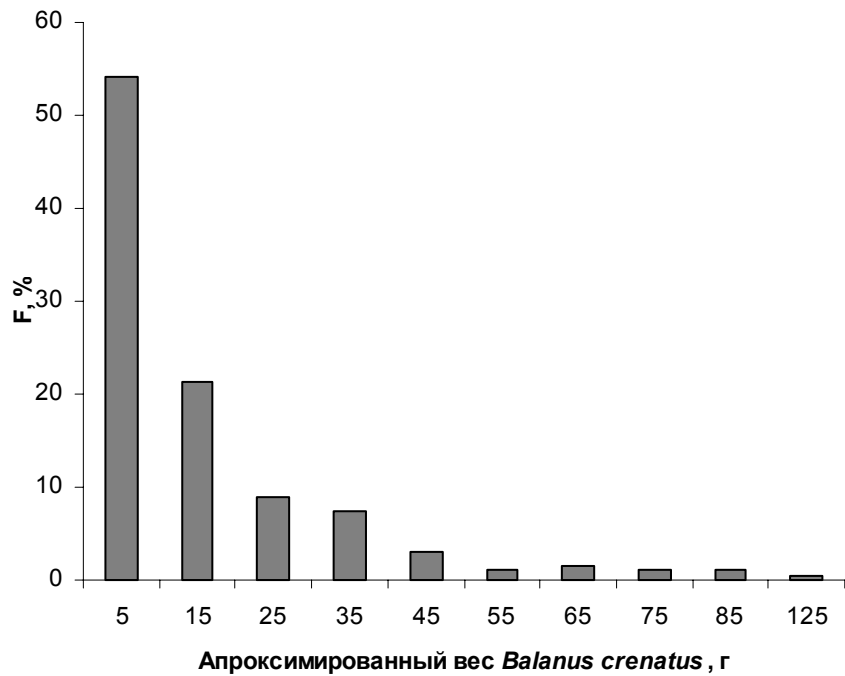


Рисунок 13. Распределение агрегаций, где присутствуют баянусы, по аппроксимации их суммарной биомассы. **F** - частота.

распределения было использовано специально вычисленное уравнение регрессии, связывающее вес баянусов (B , г) и длину их апертуры (L , мм): $B=0,0032 \cdot L^{2,59}$. В целом, друз с экстремально высоким обилием асцидий или *B. crenatus* сравнительно немного. Однако средние значения суммарной биомассы баянусов в агрегации, по-видимому, достигаются чаще, чем аналогичный показатель для асцидий. Средняя биомасса асцидий достоверно выше, а среднее количество *Balanus crenatus* достоверно ниже в агрегациях, лишенных основания, по сравнению с теми из них, которые развивались на раковинах *Serripes groenlandicus* (таб. 5). Вообще, для друз, у которых утрачен субстрат, встречаемость асцидий (67%) существенно выше таковой для агрегаций на створках *S. groenlandicus* (58%), а также несколько превосходит их встречаемость во всех друзах (64%).

3.5. Обсуждение. Типичными формами изучаемых агрегаций, таким образом, в основном оказываются такие, в которых представлены баянусы в количестве от 5 до 50 экземпляров, и асцидии общим весом до 10 г. Сравнительно низкая встречаемость друз с большим весом асцидий объясняется относительно широким диапазоном варьирования их веса.

Не касаясь пока непосредственно структуры и динамики сообщества, связанного с поселением усонюгих и асцидий, необходимо изложить следующие предварительные соображения. Количество друз, образующихся в пределах изучаемого биотопа, напрямую зависит от числа свободных потенциальных субстратов. В момент сбора материала для настоящей работы наибольшее количество незаселенных субстратов было представлено раковинами *Serripes groenlandicus*, – моллюсками, которые обнаружены в пробах с плотностью $6,2 \pm 1,76 \text{ м}^{-2}$. Действительно, количество камней в изучаемом биотопе, вероятно остается постоянным. На фоне непрерывного процесса поступления в сообщество (в виде личинок) и роста прикрепленных форм, свободное пространство должно быть в основном сосредоточено на вновь появляющихся субстратах, таких как раковины моллюсков, что и наблюдается в нашем случае. История большей части друз, таким образом, начинается с оседанием, ростом и гибелью серрипеса, причем количество погибших двустворок ограничивает обилие агрегаций. В той степени, в которой ниже будет показано, что с друзами баянусов и асцидий облигатно связан комплекс видов эпифауны и инфауны, необходимо будет признать, что в изучаемом сообществе *Serripes groenlandicus* играет роль одного из эдификаторов.

Как уже было отмечено, субстрат некоторых друз оказывается утраченным. В связи с этим можно сделать заключение, которое окажется важным звеном дальнейших рассуждений. Речь идет о возрасте отдельных агрегаций: если предположить, что утрата основания – закономерное явление, то те из друз, которые его лишены, представляются относительно “старыми”. Впрочем, полноценное обсуждение проблемы возраста агрегаций и путей их развития станет возможным только после анализа населения друз, в главе 7.

Глава 4. Структура комплекса прикрепленных организмов.

4.1. Вводные замечания. В данной главе мы рассмотрим те аспекты структуры сообщества, связанного с агрегациями баянусов и асцидий, которые относятся к части их населения, прикрепленной во взрослом состоянии к определенному субстрату. В большинстве случаев можно в точности указать место на поверхности субстрата, где закреплен тот или иной эпибионт. Тогда же, когда это оказывалось затруднительным (например, для некоторых губок, асцидий и двустворчатых моллюсков сем. *Mytilidae*), ограничивались констатацией встречи организма в друзе. Многие многощетинковые черви ведут во взрослом состоянии малоподвижный образ жизни (например, представители семейств *Sabellidae*, *Terebellidae*, *Ampharetidae* и *Maldanidae*). Зачастую они обитают в кожистых, илистых или песчаных трубках, которые могут, будучи погруженными в толщу грунта, прикрепляться к поверхности твердого субстрата или к другим трубкам. Большая часть этих животных способны на протяжении жизни многократно строить новые и покидать существующие, ранее сооруженные ими убежища, и поэтому нами они рассматриваются в следующей главе, посвященной подвижной компоненте фауны друз. В то же время, представители таких семейств *Polychaeta* как *Spirorbidae* и *Serpulidae*, трубки которых построены из извести, прочно прикреплены к поверхности камней, раковин и водорослей и строятся на протяжении всей жизни червя, обсуждаются нами ниже в качестве эпибионтов.

Основными микробиотопами, к которым приурочено неподвижное население друз, являются поверхность первичного субстрата, домиков баянусов, туник асцидий и талломов водорослей. В связи с тем, что эпибиозы, связанные с поверхностью талломов *Rhodophyta*, достаточно подробно исследованы, в том числе и в районе Соловецкого залива (Гришанков, 1995а; 1995б; Гришанков и др., 2002), внимание данной компоненте изучаемого сообщества в настоящей работе мы не уделяем. По имеющимся у нас данным, состав и соотношение обилий видов прикрепленных организмов, обнаруживаемых на поверхности крупных багрянок, иногда встречающихся в друзах, вполне соответствует указанному в перечисленных публикациях. Здесь, в отличие от иных субстратов, присутствующих в агрегациях, доминируют гидроидные полипы и несколько видов мшанок.

4.2. Видовой состав и соотношение обилий видов-эпибионтов. Всего нами было

идентифицировано 78 таксонов неподвижных организмов, список которых, частота, с которой их находили в друзах, и численность (абсолютная и относительная) сведены в таблицу 6. Мы приводим относительную численность в качестве альтернативы абсолютной, так как агрегации, играющие здесь роль проб, не имеют постоянного размера или площади. Кроме *Balanus crenatus*, в друзах чаще всего обнаруживаются губки, в том числе *Halisarca dujardini*, мшанки *Dendrobeatia fruticosa*, *Escharella spp.* и *Schizomavella lineata*, асцидии *Styela coriacea* и *S. rustica*, багрянки, в особенности *Phycodris rubens*. Анализ списка видов – лидеров по относительной численности добавляет к числу наиболее характерных для эпибиоза форм усоное *Verruca stroemi* и асцидию *Bolthenia echinata*. Богаче всего здесь представлены мшанки (28 видов), асцидии (11 видов) и багрянки (11 видов). Вероятно, что число видов губок, определение таксономической принадлежности которых вызвало у нас затруднения, также могло бы оказаться в агрегациях баянусов и асцидий достаточно большим (по крайней мере, визуально мы различали множество несходных форм).

4.3. Сравнение населения различных субстратов. В целом в друзах баянусов и асцидий $0,15 \pm 0,006$ всех встреч эпибионтов приходится на первичный субстрат, $0,63 \pm 0,008$ приурочены к домикам баянусов, тогда как на поверхности туник асцидий сосредоточено $0,21 \pm 0,007$ от общего числа встреч. Вклад всех остальных субстратов в предоставление жизненного пространства для представителей макробентоса оказался незначительным (таб. 7). Абсолютное преобладание раковин *Serripes groenlandicus* в качестве субстрата агрегаций не дает возможности сколько-нибудь точно оценить различия в населении разных типов основания друз. Об отсутствии (утрате) субстрата можно говорить для $0,01 \pm 0,002$ от общего числа встреч эпибионтов.

Так как поверхности различных объектов представлены в друзах заведомо неравными площадями, распределение каждого таксона по типу субстрата не имеет смысла сравнивать с равномерным. Можно лишь констатировать виды, наиболее характерные для каждого типа поверхности, а также сопоставить встречаемость каждого вида на данном субстрате с суммарной, значения которой мы рассматривали выше. Результаты анализа приуроченности различных обитателей друз к тому или иному типу субстрата приведены в таблице 8. Здесь рассмотрены те виды, частота которых в друзах превышает 5%. На основании друзы самую высокую встречаемость показывают *Electra crustulenta arctica* (Bryozoa), *Balanus crenatus*

Таблица 6. Встречаемость и численность прикрепленных организмов в друзах.

1. Название таксона	2. Встречаемость, %	3. Средняя численность на друзу, экз.	4. Относительная численность, %
Porifera			
<i>Cliona vastifica</i>	0,36		
<i>Halisarca dujardini</i>	66,43 **	2,09 ± 0,478	3,86 !
Porifera f. gen. sp.	62,50 **	3,73 ± 0,580	6,87 !
<i>Sycon</i> sp.	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
Coelenterata			
Athecata f. gen. sp.	1,07	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Coryne</i> sp.	9,29 *	0,06 ± 0,026	0,11
Hydrozoa f. gen. sp.	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Lafoea pocillum</i>	3,21	0,00 ± 0,000	0,00
<i>Obelia</i> sp.	26,43 *	0,29 ± 0,063	0,53
<i>Obelia geniculata</i>	2,86	0,06 ± 0,035	0,11
<i>Obelia loveni</i>	17,86 *	0,16 ± 0,082	0,30
<i>Perigonimus</i> sp.	0,36	-	
<i>Perigonimus abyssii</i>	2,86	-	
Polychaeta			
<i>Chitinopoma fabricii</i>	3,57	0,04 ± 0,016	0,08
<i>Bushiella quadriangularis</i>	3,57	0,02 ± 0,014	0,03
<i>Circeis armoricana</i>	2,50	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Paradexiospira cancellata</i>	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Paradexiospira vitrea</i>	0,36	0,02 ± 0,018	0,03
Crustacea			
<i>Balanus balanus</i>	10,00 *	0,21 ± 0,121	0,38
<i>Balanus crenatus</i>	90,50 **	23,96 ± 2,109	44,17 !
<i>Verruca stroemi</i>	42,14 *	1,93 ± 0,391	3,56 !
Mollusca			
<i>Heteranomia aculeata</i>	5,00 *	0,09 ± 0,041	0,16
<i>Heteranomia squamula</i>	44,64 *	0,87 ± 0,110	1,60
Ascidiae			
Ascidiae f. gen. sp.	1,07	0,02 ± 0,010	0,03
<i>Bolthenia echinata</i>	38,57 *	1,27 ± 0,195	2,35 !
<i>Didemnum roseum</i>	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Halocynthia pyriformis</i>	1,79	0,01 ± 0,009	0,02
<i>Molgula</i> sp.	15,36 *	0,26 ± 0,057	0,47
<i>Molgula retortiformis</i>	8,57 *	0,14 ± 0,043	0,26
<i>Styela coriacea</i>	51,43 **	2,20 ± 0,360	4,05 !
<i>Styela rustica</i>	50,00 **	3,03 ± 0,468	5,59 !
Styelidae gen. sp. (juv.)	33,21 *	0,64 ± 0,151	1,18
<i>Stylopsis grossullaria</i>	17,50 *	0,22 ± 0,038	0,40
<i>Synoicum pulmonaria</i>	7,50 *	0,11 ± 0,037	0,20
Bryozoa			
<i>Lichenopora verrucaria</i>	12,14 *	0,20 ± 0,064	0,37
<i>Alcyonidium mamillatum</i>	2,50	0,05 ± 0,038	0,10
<i>Bowerbankia caudata</i>	0,71	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Bowerbankia</i> sp.	13,21 *	0,13 ± 0,042	0,24
<i>Electra crustulenta arctica</i>	14,29 *	0,21 ± 0,061	0,39
<i>Tegella nigrans</i>	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Callopora craticula</i>	1,43	0,02 ± 0,010	0,03
<i>Caulorhamphus intermedius</i>	0,71	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>	68,21 **	2,24 ± 0,292	4,13 !

см. продолжение

Таблица 6. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Dendrobeania sp.</i>	1,07	0,02 ± 0,019	0,04
<i>Scrupocellaria arctica</i>	31,43 *	0,58 ± 0,097	1,07
<i>Escharella sp.</i>	54,29 **	1,98 ± 0,244	3,65 !
<i>Smittina majuscula</i>	36,79 *	0,76 ± 0,117	1,41
<i>Smittina minuscula</i>	1,43	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Smittina mucronata</i>	21,43 *	0,32 ± 0,056	0,60
<i>Smittina rigida</i>	3,57	0,07 ± 0,029	0,13
<i>Smittina sp.</i>	0,36	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Porella smitti</i>	22,50 *	0,40 ± 0,077	0,73
<i>Schizomavella lineata</i>	55,00 **	2,19 ± 0,301	4,04 !
<i>Hippoporina ussowi</i>	17,50 *	0,18 ± 0,040	0,34
<i>Stomachetosella cruenta</i>	25,36 *	0,47 ± 0,078	0,87
<i>Microporella ciliata</i>	1,79	0,01 ± 0,009	0,02
<i>Cylindroporella tubulosa</i>	1,07	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Rhampostomella ovata</i>	42,86 *	0,96 ± 0,126	1,77
<i>Rhampostomella scabra</i>	4,64	0,09 ± 0,035	0,16
<i>Ascophora f. gen. sp.</i>	2,14	0,01 ± 0,006	0,01
<i>Cheilostomata f. gen. sp.</i>	1,07	0,01 ± 0,006	0,01
Kamptozoa			
<i>Ascopodaria sp.</i>	2,86	0,03 ± 0,022	0,06
<i>Loxosomella sp.</i>	0,36	-	
<i>Pedicillina sp.</i>	3,93	0,01 ± 0,009	0,02
Algae			
<i>Antithamnion boreale</i>	45,36 *	0,16 ± 0,052	0,30
<i>Ceratocolax hartsii</i>	0,71	-	
<i>Euthora cristata</i>	18,21 *	0,09 ± 0,044	0,17
<i>Lithothamnion sp.</i>	3,93	0,02 ± 0,012	0,04
<i>Odonthalia dentata</i>	2,14	0,00 ± 0,000	0,00
<i>Pantoneura baerii</i>	7,86 *	0,04 ± 0,021	0,07
<i>Phycodris rubens</i>	52,86 **	0,96 ± 0,232	1,77
<i>Phyllophora interrupta</i>	7,14 *	0,02 ± 0,015	0,04
<i>Polysiphonia urceolata</i>	18,93 *	0,09 ± 0,045	0,16
<i>Ptilota plumosa</i>	32,14 *	0,18 ± 0,055	0,33
<i>Rhodochorton sp.</i>	0,36	-	
<i>Rhodophyllus dichotoma</i>	9,64 *	0,02 ± 0,012	0,04
<i>Rhodophyta f. gen. sp. (juv.)</i>	53,57 **	0,21 ± 0,064	0,38

* - встречаемость более 5%

** - таксон принадлежит десяти с наибольшей встречаемостью

! - таксон принадлежит десяти с наибольшей численностью

(Crustacea), *Smittina mucronata*, *Stomachetosella cruenta*, *Lichenopora verrucaria* (Bryozoa). Все они, кроме последнего, встречаются здесь достоверно чаще, чем показывает значение суммарной встречаемости. По сравнению с другими типами субстрата, здесь больше всего видов (в общей сложности 17) показывают частоту значимо более низкую, нежели суммарная. На основании друзы практически не обнаружены наиболее распространенные виды асцидий и багрянок.

Таблица 7. Суммарное распределение встреч эпibiонтов в агрегациях по типу субстрата.

Субстрат		Число встреч эпibiонтов	Доля от общего числа встреч
субстрат отсутствует		50	0,01 ± 0,002
Первичный субстрат	камни	78	0,02
	раковины погибших <i>Arctica islandica</i>	10	0,00
	раковины погибших <i>Buccinum undatum</i>	15	0,00
	раковины погибших <i>Ciliatocardium ciliatum</i>	2	0,00
	раковины погибших <i>Macoma calacarea</i>	1	0,00
	раковины погибших <i>Mytilus edulis</i>	3	0,00
	раковины погибших <i>Neptunea despecta</i>	26	0,01
	раковины погибших <i>Serripes groenlandicus</i>	299	0,09
	раковины живых <i>Buccinum glaciale</i>	2	0,00
	раковины живых <i>Boreothrophon clathratus</i>	4	0,00
	раковины живых <i>Neptunea despecta</i>	7	0,00
	раковины живых <i>Musculus sp.</i>	12	0,00
	раковины живых <i>Mytilus edulis</i>	9	0,00
Всего:		468	0,15 ± 0,006
Домики баянусов	домики живых <i>Balanus balanus</i>	37	0,01
	домики погибших <i>Balanus balanus</i>	90	0,03
	домики живых <i>Balanus crenatus</i>	1495	0,43
	домики погибших <i>Balanus crenatus</i>	593	0,17
Всего:		2215	0,63 ± 0,008
Асцидии	<i>Molgula sp.</i>	3	0,00
	<i>Molgula retortiformis</i>	87	0,02
	туники погибших <i>Molgula retortiformis</i>	2	0,00
	<i>Bolthenia echinata</i>	62	0,02
	туники погибших <i>Molgula retortiformis</i>	6	0,00
	<i>Styela coriacea</i>	44	0,01
	<i>Styela rustica</i>	526	0,15
туники погибших <i>Styela rustica</i>	1	0,00	
Всего:		731	0,21 ± 0,007
другие субстраты	<i>Dendrobeania fruticosa</i>	2	0,00
	раковины живых <i>Heteranomia aculeata</i>	2	0,00
	раковины живых <i>Hiatella arctica</i>	9	0,00
	раковины живых <i>Heteranomia squamula</i>	21	0,01
	Porifera	1	0,00
домики живых <i>Verruca stroemi</i>	6	0,00	
Всего:		41	0,01 ± 0,002

Список характерных обитателей поверхности домиков баянусов гораздо шире. Достаточно отметить, что из 40 обсуждаемых таксонов прикрепленных организмов 33 демонстрируют здесь встречаемость, превышающую 50%. Приуроченность к данному типу субстрата более всего выражена у ряда видов инкрустирующих мшанок (*Bowerbankia sp.*, *Escharella sp.*, *Schizomavella lineata*, *Porella smitti*, *Hippoporina ussowi*, *Smittina majuscula*, *Rhamphostomella ovata* и *Rh. scabra*), усонного *Verruca stroemi*, моллюска *Heteranomia*

Таблица 8. Распределение встреч эпибионтов в агрегациях по типу субстрата.

Название таксона	Встречаемость			
	на первичном субстрате	на домиках баянусов	на асцидиях	на других субстратах
<i>Halisarca dujardini</i>	0,08 ± 0,019 v	0,53 ± 0,034 v	0,37 ± 0,033 ^	0,02 ± 0,009
<i>Porifera f. gen. sp.</i>	0,08 ± 0,018 v	0,63 ± 0,033	0,27 ± 0,030 ^	0,01 ± 0,008
<i>Coryne sp.</i>	0,06 ± 0,054	0,56 ± 0,117	0,28 ± 0,106	0,11 ± 0,074 ^
<i>Obelia loveni</i>	0,13 ± 0,048	0,54 ± 0,072	0,31 ± 0,067	0,02 ± 0,021
<i>Obelia sp.</i>	0,08 ± 0,038	0,62 ± 0,069	0,30 ± 0,065	0,00 ± 0,019
<i>Balanus balanus</i> ¹	0,06 ± 0,054	0,89 ± 0,074 ^	0,00 ± 0,048 v	0,06 ± 0,054
<i>Balanus crenatus</i> ¹	0,40 ± 0,025 ^	0,53 ± 0,026 v	0,05 ± 0,011 v	0,03 ± 0,009 ^
<i>Verruca stroemi</i>	0,03 ± 0,017 v	0,93 ± 0,025 ^	0,00 ± 0,010 v	0,04 ± 0,019
<i>Heteranomia squamula</i>	0,09 ± 0,033	0,90 ± 0,035 ^	0,01 ± 0,013 v	0,00 ± 0,012
<i>Lichenopora verrucaria</i>	0,25 ± 0,097	0,45 ± 0,111	0,30 ± 0,102	0,00 ± 0,043
<i>Bowerbankia sp.</i>	0,00 ± 0,031 v	0,90 ± 0,057 ^	0,10 ± 0,057	0,00 ± 0,031
<i>Electra crustulenta arctica</i>	0,52 ± 0,100 ^	0,48 ± 0,100	0,00 ± 0,036 v	0,00 ± 0,036
<i>Scrupocellaria arctica</i>	0,03 ± 0,020 v	0,58 ± 0,059	0,38 ± 0,058 ^	0,01 ± 0,014
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>	0,07 ± 0,019 v	0,53 ± 0,038 v	0,39 ± 0,037 ^	0,01 ± 0,008
<i>Escharella sp.</i>	0,17 ± 0,031	0,79 ± 0,033 ^	0,02 ± 0,011 v	0,01 ± 0,009
<i>Schizomavella lineata</i>	0,07 ± 0,022 v	0,85 ± 0,031 ^	0,05 ± 0,019 v	0,03 ± 0,015
<i>Stomachetosella cruenta</i>	0,25 ± 0,056 ^	0,72 ± 0,058	0,03 ± 0,023 v	0,00 ± 0,016
<i>Porella smitti</i>	0,07 ± 0,041	0,90 ± 0,046 ^	0,02 ± 0,024 v	0,00 ± 0,023
<i>Hippoporina ussowi</i>	0,00 ± 0,034 v	0,92 ± 0,052 ^	0,08 ± 0,052	0,00 ± 0,034
<i>Smittina majuscula</i>	0,11 ± 0,036	0,86 ± 0,040 ^	0,01 ± 0,013 v	0,01 ± 0,013
<i>Smittina mucronata</i>	0,32 ± 0,075 ^	0,68 ± 0,075	0,00 ± 0,024 v	0,00 ± 0,024
<i>Rhamphostomella ovata</i>	0,07 ± 0,027	0,76 ± 0,044 ^	0,16 ± 0,038	0,01 ± 0,011
<i>Rhamphostomella scabra</i>	0,00 ± 0,071	1,00 ± 0,071 ^	0,00 ± 0,071 v	0,00 ± 0,071
<i>Bolthenia echinata</i>	0,02 ± 0,013 v	0,51 ± 0,049 ^	0,46 ± 0,049 ^	0,01 ± 0,009
<i>Styela coriacea</i>	0,07 ± 0,021 v	0,73 ± 0,038 ^	0,20 ± 0,034	0,00 ± 0,007
<i>Styela rustica</i>	0,02 ± 0,009 v	0,63 ± 0,036	0,36 ± 0,035 ^	0,00 ± 0,005
<i>Stylopsis grossullaria</i>	0,14 ± 0,059	0,83 ± 0,064 ^	0,03 ± 0,028 v	0,00 ± 0,026
<i>Styelidae gen. sp.</i>	0,03 ± 0,025 v	0,85 ± 0,058 ^	0,13 ± 0,054	0,00 ± 0,024
<i>Molgula sp.</i>	0,04 ± 0,035	0,57 ± 0,094	0,39 ± 0,092 ^	0,00 ± 0,032
<i>Molgula retortiformis</i>	0,10 ± 0,064	0,52 ± 0,109	0,38 ± 0,106	0,00 ± 0,042
<i>Synocicum pulmonaria</i>	0,06 ± 0,061	0,75 ± 0,108	0,13 ± 0,083	0,06 ± 0,061
<i>Antithamnion boreale</i>	0,02 ± 0,017 v	0,67 ± 0,051	0,30 ± 0,050	0,01 ± 0,012
<i>Euthora cristata</i>	0,03 ± 0,028 v	0,37 ± 0,082 v	0,57 ± 0,084 ^	0,03 ± 0,028
<i>Pantoneura baerii</i>	0,00 ± 0,062	0,38 ± 0,135	0,62 ± 0,135 ^	0,00 ± 0,062
<i>Phycodris rubens</i>	0,01 ± 0,009 v	0,61 ± 0,040	0,38 ± 0,040 ^	0,00 ± 0,007
<i>Phyllophora interrupta</i>	0,06 ± 0,054	0,61 ± 0,115	0,33 ± 0,111	0,00 ± 0,048
<i>Polysiphonia urceolata</i>	0,04 ± 0,039	0,32 ± 0,093 v	0,64 ± 0,096 ^	0,00 ± 0,036
<i>Ptilota plumosa</i>	0,03 ± 0,020 v	0,46 ± 0,060 v	0,51 ± 0,060 ^	0,00 ± 0,014
<i>Rhodophyllus dichotoma</i>	0,04 ± 0,041	0,29 ± 0,093 v	0,67 ± 0,096 ^	0,00 ± 0,037
<i>Rhodophyta f. gen. sp. (juv.)</i>	0,05 ± 0,022 v	0,59 ± 0,050	0,36 ± 0,048 ^	0,00 ± 0,010

¹ - *Balanus balanus* и *Balanus crenatus* учтены вместе с домиками погибших

^ - частота достоверно выше суммарной для всех эпибионтов на данном субстрате (p=0,05)

v - частота достоверно ниже суммарной для всех эпибионтов на данном субстрате (p=0,05)

жирным шрифтом выделены значения, достоверно (φ-преобразование; F-критерий)

отличающиеся от суммарных для данного субстрата

рассмотрены таксоны, встречаемость которых в друзах превышает 5%

squamula и некоторых асцидий (*Styela coriacea*, *Styelopsis grossularia* и *Styelidae f. gen. sp.*), хотя все остальные виды Tunicata тоже обнаруживаются здесь чрезвычайно часто.

На туниках асцидий чаще всего можно найти губок, кустистых мшанок *Dendrobeatia fruticosa* и *Scrupocellaria arctica*, асцидий разных видов (в особенности *Bolthenia echinata* и *Styela rustica*) и большинство встреченных в агрегациях Rhodophyta. При этом, многие багрянки не просто часто встречаются на поверхности асцидий, но и обнаруживают здесь большую частоту, нежели на домиках баянусов (*Euthora cristata*, *Pantoneura baerii*, *Polysiphonia urceolata*, *Ptilota plumosa* и *Rhodophyllis dichotoma*). Другие виды, такие как *Phycodris rubens*, *Phyllophora interrupta* и *Antithamnion boreale*, чаще встречаются на домиках усоногих.

Перечисленные закономерности можно проиллюстрировать результатами кластерного анализа неподвижного населения друз по значениям встречаемости на разных типах субстрата (рис. 14). В первую группу попадают виды, приуроченные к домикам баянусов и туникам асцидий. Представители второй группы сосредоточены на туниках асцидий. Третья группа представлена организмами, которые встречаются практически исключительно на домиках баянусов. В четвертую группу вошли виды, обнаруженные на домиках *Balanus crenatus* и на первичном субстрате, а в пятую – наиболее характерные обитатели первичного субстрата.

Распределение *Balanus crenatus* по типу субстрата отдельно изучено для разных размерных групп рачков. Встречаемость *B. crenatus* на первичном субстрате растет относительно встречаемости на поверхности домиков представителей своего вида с увеличением размера усоногих (рис. 15). Начиная с баянусов, длина апертуры которых составляет 5 мм, и заканчивая 14-миллиметровыми (более крупные представители *B. crenatus* исключительно редки), можно наблюдать достоверные различия между значениями указанных частот. При этом доля погибших рачков на первичном субстрате ($0,31 \pm 0,007$) достоверно выше, чем на домиках других баянусов ($0,18 \pm 0,008$).

4.4. Сравнение населения домиков живых и погибших *Balanus crenatus*. Отдельно интересно сравнить население домиков погибших и живых усоногих. В силу сходства этих двух типов субстрата такое сравнение можно выполнить количественно, пересчитав число экземпляров эпибионтов на число домиков рачков, где они встречены. Результаты этого сопоставления мы приводим в таблице 9. Данные представлены только для видов,

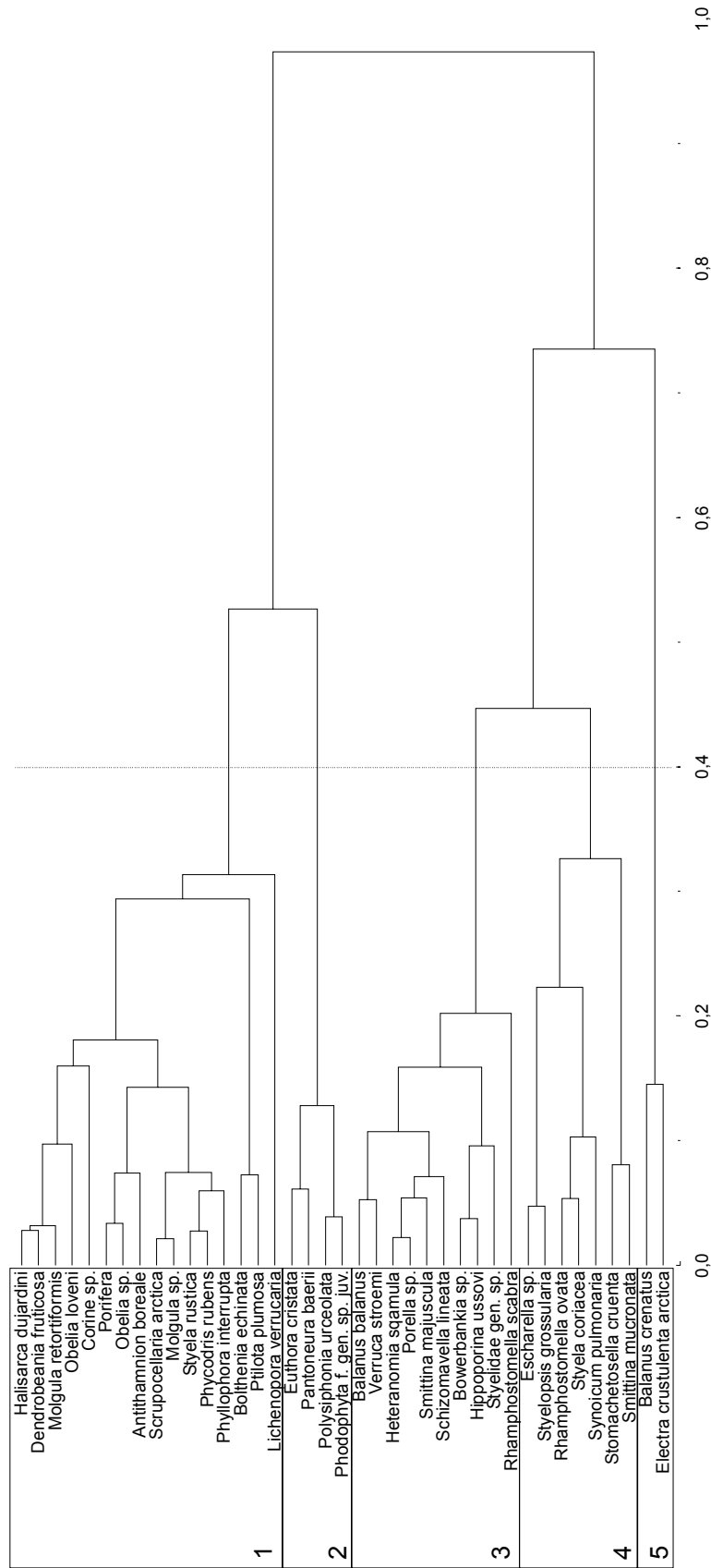


Рисунок 14. Результаты кластерного анализа неподвижного населения друз по встречаемости на разных типах субстрата (эвклидово расстояние между распределениями встречаемости по четырем типам субстрата: баянусы, асцидии, первичный субстрат и все остальные типы, см. таб. 8. **1 - 5** - выделенные группы видов, см. пояснения в тексте).

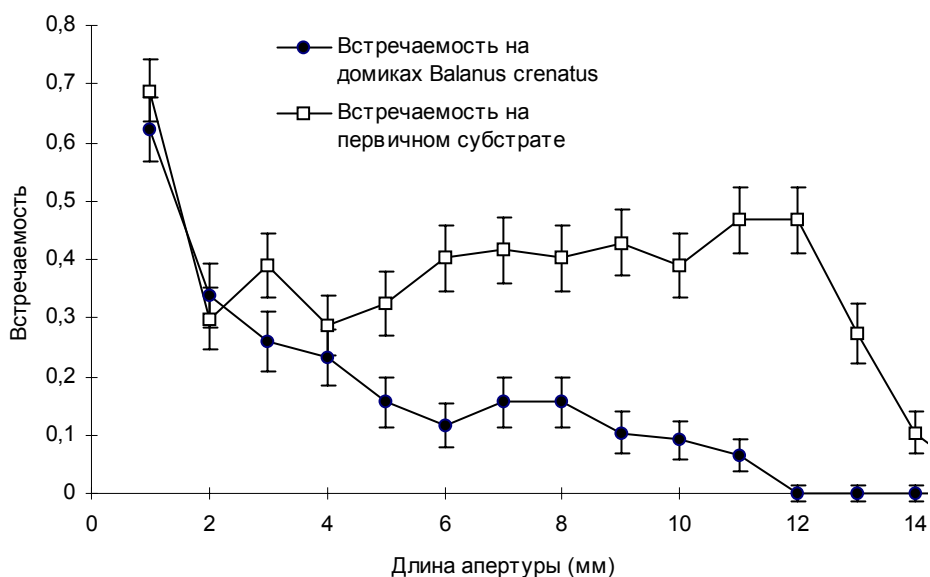


Рисунок 15. Встречаемость *Balanus crenatus* разного размера на домиках представителей своего вида и на первичном субстрате.

встречаемость которых в агрегациях оказалась выше 5%. Из 40 изученных таксонов, достоверные различия по указанному признаку обнаруживают 11. К поверхности погибших *B. crenatus* приурочены моллюск *Heteranomia squamula*, мшанка *Smittina majuscula* и асцидии, такие как *Styela rustica* и *Styelopsis grossularia*. Численность самих домиков погибших *Balanus crenatus* здесь также достоверно выше, чем на живых представителях этого вида. К домикам последних же тяготеют губки, в том числе *Halisarca dujardini*, усоногие рачки *Verruca stroemi*, мшанки *Scrupocellaria arctica* и *Porella smitti*, а также *Phycodris rubens* и проростки багрянок различной видовой принадлежности.

Общее количество домиков погибших рачков, встреченных в тех друзьях, для которых выполнен анализ субстратных связей, сравнительно невелико (1619 экземпляров против 4674 живых). В силу этого достоверные различия частот продемонстрировали по большей части лишь массовые виды. На самом деле, еще некоторые из часто обнаруживаемых в друзьях форм демонстрируют значительные, хотя и недостоверные, различия встречаемости на живых и мертвых баянусах. Например, *Obelia loveni* (Hydrozoa), а также большинство видов мшанок и красных водорослей тяготеют к домикам живых *Balanus crenatus*. В то же время, *Coryne sp.* (Hydrozoa), *Balanus balanus* (Crustacea), *Stomachtosella cruenta* (Bryozoa) и большая часть асцидий (кроме перечисленных выше) преимущественно отмечены на поверхности домиков погибших рачков. У всех вышеперечисленных эпибионтов

Таблица 9. Средняя численность эпибионтов на домиках живых и погибших *Balanus crenatus*.

Название таксона	средняя численность экз. *домик ¹		p для t-критерия Стьюдента
	на погибших	на живых	
<i>Halisarca dujardini</i>	0,016 ± 0,0075	0,052 ± 0,0108	0,013 **
<i>Porifera f. gen. sp.</i>	0,066 ± 0,0233	0,121 ± 0,0203	0,081 *
<i>Coryne sp.</i>	0,003 ± 0,0023	0,002 ± 0,0014	0,654
<i>Obelia loveni</i>	0,003 ± 0,0028	0,005 ± 0,0031	0,686
<i>Obelia sp.</i>	0,010 ± 0,0041	0,012 ± 0,0071	0,830
<i>Balanus balanus</i> ¹	0,001 ± 0,0014	0,000 ± 0,0005	0,468
<i>Balanus crenatus</i> ¹	0,482 ± 0,0730	0,420 ± 0,0327	0,390
домики <i>Balanus crenatus</i> ²	0,124 ± 0,0240	0,072 ± 0,0171	0,072 *
<i>Verruca stroemi</i>	0,050 ± 0,0124	0,106 ± 0,0206	0,039 **
<i>Heteranomia squamula</i>	0,018 ± 0,0065	0,002 ± 0,0009	0,003 ***
<i>Lichenopora verrucaria</i>	0,001 ± 0,0010	0,002 ± 0,0008	0,364
<i>Bowerbankia sp.</i>	0,005 ± 0,0020	0,014 ± 0,0073	0,304
<i>Electra crustulenta arctica</i>	0,003 ± 0,0017	0,005 ± 0,0042	0,708
<i>Scrupocellaria arctica</i>	0,004 ± 0,0021	0,011 ± 0,0025	0,070 *
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>	0,051 ± 0,0161	0,078 ± 0,0176	0,278
<i>Escharella sp.</i>	0,096 ± 0,0195	0,084 ± 0,0188	0,672
<i>Schizomavella lineata</i>	0,083 ± 0,0188	0,090 ± 0,0138	0,785
<i>Stomachetosella cruenta</i>	0,031 ± 0,0141	0,011 ± 0,0039	0,114
<i>Porella smitti</i>	0,002 ± 0,0012	0,012 ± 0,0027	0,002 ***
<i>Hippoporina ussowi</i>	0,005 ± 0,0024	0,008 ± 0,0028	0,450
<i>Smittina majuscula</i>	0,052 ± 0,0165	0,025 ± 0,0051	0,077 *
<i>Smittina mucronata</i>	0,005 ± 0,0029	0,010 ± 0,0036	0,313
<i>Rhamphostomella ovata</i>	0,022 ± 0,0081	0,029 ± 0,0042	0,430
<i>Rhamphostomella scabra</i>	0,001 ± 0,0010	0,002 ± 0,0008	0,331
<i>Bolthenia echinata</i>	0,016 ± 0,0063	0,017 ± 0,0031	0,807
<i>Styela coriacea</i>	0,090 ± 0,0212	0,087 ± 0,0144	0,910
<i>Styela rustica</i>	0,211 ± 0,0391	0,098 ± 0,0181	0,004 ***
<i>Stylopsis grossullaria</i>	0,013 ± 0,0049	0,003 ± 0,0009	0,030 **
<i>Styelidae gen. sp.</i>	0,023 ± 0,0091	0,013 ± 0,0033	0,243
<i>Molgula spp.</i>	0,027 ± 0,0200	0,007 ± 0,0027	0,238
<i>Synicum pulmonaria</i>	0,006 ± 0,0050	0,004 ± 0,0019	0,606
<i>Antithamnion boreale</i>	0,000 ± 0,0004	0,019 ± 0,0099	0,124
<i>Euthora cristata</i>	0,000 ± 0,0000	0,001 ± 0,0014	0,383
<i>Pantoneura baerii</i>	0,000 ± 0,0000	0,000 ± 0,0002	0,403
<i>Phycodris rubens</i>	0,012 ± 0,0051	0,037 ± 0,0111	0,079 *
<i>Phyllophora interrupta</i>	0,000 ± 0,0000	0,000 ± 0,0002	0,239
<i>Polysiphonia urceolata</i>	0,001 ± 0,0012	0,001 ± 0,0004	0,553
<i>Ptilota plumosa</i>	0,002 ± 0,0017	0,003 ± 0,0013	0,692
<i>Rhodophyllus dichotoma</i>	0,000 ± 0,0000	0,000 ± 0,0001	0,243
<i>Rhodophyta f. gen. sp. (juv.)</i>	0,002 ± 0,0016	0,009 ± 0,0030	0,043 **

¹ - *Balanus balanus* и *Balanus crenatus* учтены вместе с домиками погибших

² - наравне с живыми эпибионтами учтены домики погибших *Balanus crenatus*

* - различия достоверны на уровне $p \leq 0,10$

** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,01$

жирным шрифтом выделены буь шиэ знание ния для тех таксонов,

где различия достоверны (t-критерий Стьюдента)

рассмотрены таксоны, встречаемость которых в друэах превышает 5%

обсуждаемые значения численности отличались более чем в 1,5 раза.

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. Чем крупнее животные, тем чаще их можно встретить на поверхности домиков живых усоногих (рис. 16).

4.5. Анализ приуроченности эбибионтов *Balanus crenatus* к центрам различного порядка. И баянусы, и асцидии формируют в агрегациях многоярусные конструкции, прикрепляясь к представителям своего и родственных видов, а также друг к другу (например, таб. 7). Так как большая часть эбибионтов в друзах обитает на поверхности домиков *Balanus crenatus*, именно на их примере мы рассматриваем распределение прикрепленных организмов по центрам различного порядка. Для этого были привлечены данные, полученные при разборке как отдельных друз, так и дополнительных сборов (см. Материал и методика). Мы обсудим лишь результаты сравнения встречаемости эбибионтов в центрах I и II порядков,

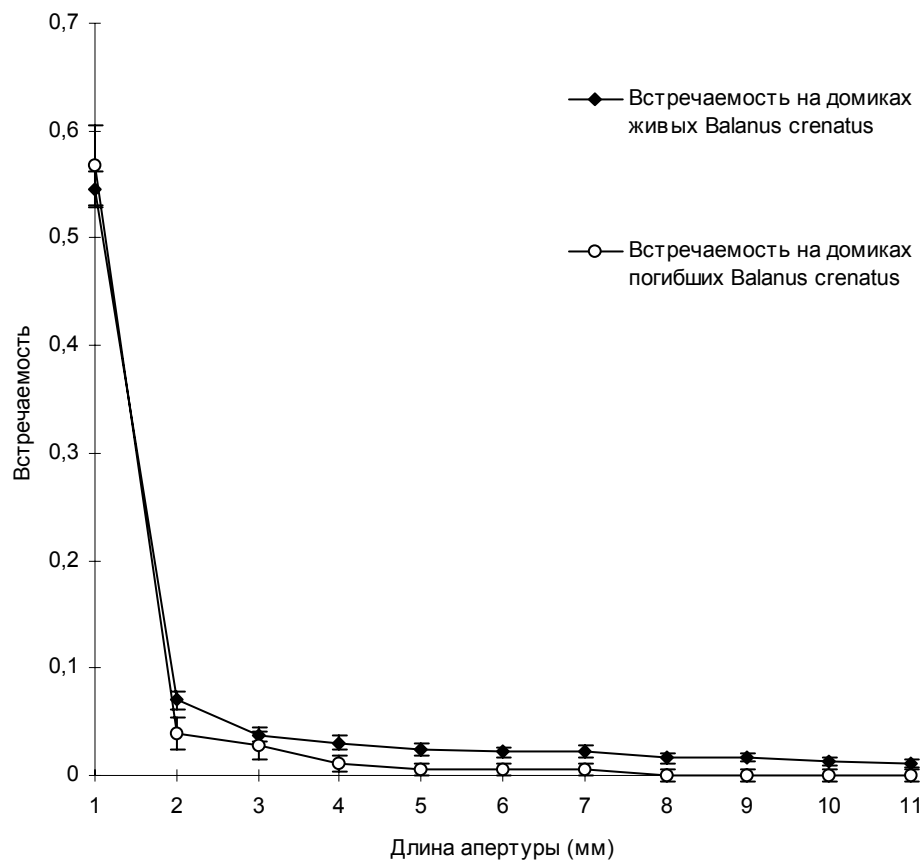


Рисунок 16. Встречаемость *Balanus crenatus* разного размера на домиках живых и погибших представителей своего вида.

так как обитатели более “высоких этажей” слишком малочисленны. Эти результаты сведены в таблицу 10. В ней перечислены те виды, которые демонстрируют по сравниваемым частотам статистически значимые различия. Констатация принадлежности некоторого экземпляра к определенному концентру здесь обозначает, что он обитал на поверхности домика *B. crenatus*, прикрепленного, в свою очередь, либо к первичному субстрату (для концентра I порядка), либо к другому баянусу (для концентра II порядка, см. рис. 8). 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).

Было выяснено, что эпибионты в целом в 1,5 раза входят в состав концентра I, нежели II порядка (таб. 10). При этом всего 5 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 $p \leq 0,10$). Большая часть указанных форм предпочитает концентр I порядка. Это мшанки *Dendrobeatia fruticosa*

Таблица 10. Встречаемость эпибионтов в составе концентров I и II порядка.

Название таксона	Встречаемость в составе концентра I порядка	Встречаемость в составе концентра II порядка	p для F-критерия
<i>Obelia loveni</i>	0,103 ± 0,0106	0,221 ± 0,0315	0,000 ***
<i>Balanus crenatus</i> (1 мм) ¹	0,601 ± 0,0171	0,333 ± 0,0357	0,000 ***
<i>Balanus crenatus</i> (3 мм) ¹	0,062 ± 0,0084	0,121 ± 0,0247	0,013 **
<i>Balanus crenatus</i> (4 мм) ¹	0,046 ± 0,0074	0,098 ± 0,0225	0,014 **
<i>Verruca stroemi</i>	0,303 ± 0,0161	0,172 ± 0,0286	0,000 ***
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>	0,224 ± 0,0146	0,107 ± 0,0234	0,000 ***
<i>Escharella</i> sp.	0,159 ± 0,0128	0,107 ± 0,0234	0,073 *
<i>Smittina majuscula</i>	0,065 ± 0,0086	0,017 ± 0,0099	0,005 ***
<i>Porella smitti</i>	0,024 ± 0,0054	0,052 ± 0,0168	0,071 *
<i>Rhaphostomella ovata</i>	0,079 ± 0,0094	0,043 ± 0,0154	0,088 *
<i>Rhaphostomella scabra</i>	0,002 ± 0,0015	0,014 ± 0,0090	0,053 *
<i>Phycodris rubens</i>	0,045 ± 0,0073	0,017 ± 0,0099	0,070 *
<i>Ptilota plumosa</i>	0,037 ± 0,0066	0,006 ± 0,0057	0,012 **
<i>Rhodophyta</i> f. gen. sp. (juv.)	0,119 ± 0,0113	0,052 ± 0,0168	0,004 ***

¹ - раздельно учтены *Balanus crenatus* с разной длиной апертуры (указана в скобках)

* - различия достоверны на уровне $p \leq 0,10$

** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,01$

жирным шрифтом выделены большие значения для тех таксонов, где различия достоверны (F-критерий); рассмотрены таксоны, встречаемость которых в друзах превышает 5%; таксоны, не демонстрирующие достоверные различия по встречаемости в концентрах I и II порядка, из таблицы исключены

($p \leq 0,05$), *Escharella sp.* ($p \leq 0,10$), *Rhamphostomella ovata* ($p \leq 0,10$), *Rh. scabra* ($p \leq 0,10$) и *Smittina majuscula* ($p \leq 0,05$), а также усоногие *Verruca stroemi* ($p \leq 0,05$) и багрянки: проростки ($p \leq 0,05$), *Ptilota plumosa* ($p \leq 0,05$) и *Phycodris rubens* ($p \leq 0,10$). В отличие от перечисленных видов, гидроидный полип *Obelia loveni* ($p \leq 0,05$) и мшанка *Porella smitti* ($p \leq 0,10$) преимущественно встречаются в составе концентра II порядка.

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

4.6. 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. Обитатели домиков рачков размером 15-16 мм не рассматриваются вследствие малочисленности таких усоногих. На рисунке 17 представлены зависимости встречаемости прикрепленных организмов от длины апертуры баянусов, на которых они обнаружены, для десяти наиболее массовых в друзьях таксонов. Здесь объединены (под названиями *Ascidiae* и *Rhodophyta*, соответственно) данные для всех 8 найденных в друзьях видов одиночных асцидий и 9 видов багрянок, включая неопределенные проростки последних, так как в пределах указанных групп эпибионты демонстрируют совершенно сходный характер обсуждаемой зависимости.

Встречаемость большей части обычных представителей неподвижного населения друз положительно коррелирует с размером баянусов, на поверхности домиков которых они были встречены (табл. 11). Среди массовых видов кустистая мшанка *Dendrobeatia fruticosa* и асцидии, главным образом *Styela rustica*, лидируют при заселении самых крупных *Balanus crenatus* (13-15 мм). На всех остальных относительно крупных баянусах (4-12 мм) самым частым поселенцем оказывается *Verruca stroemi*, при этом на баянусах размерного класса 10-12 мм несколько реже встречаются *Schizomavella lineata* и *Dendrobeatia fruticosa*, а также ветвистые багрянки. Иной состав эпибионтов характерен для самых мелких представителей *Balanus crenatus* с длиной апертуры меньше 3 мм. В исследованных друзьях их обрастают (впрочем, достаточно редко) практически только две формы прикрепленных организмов:

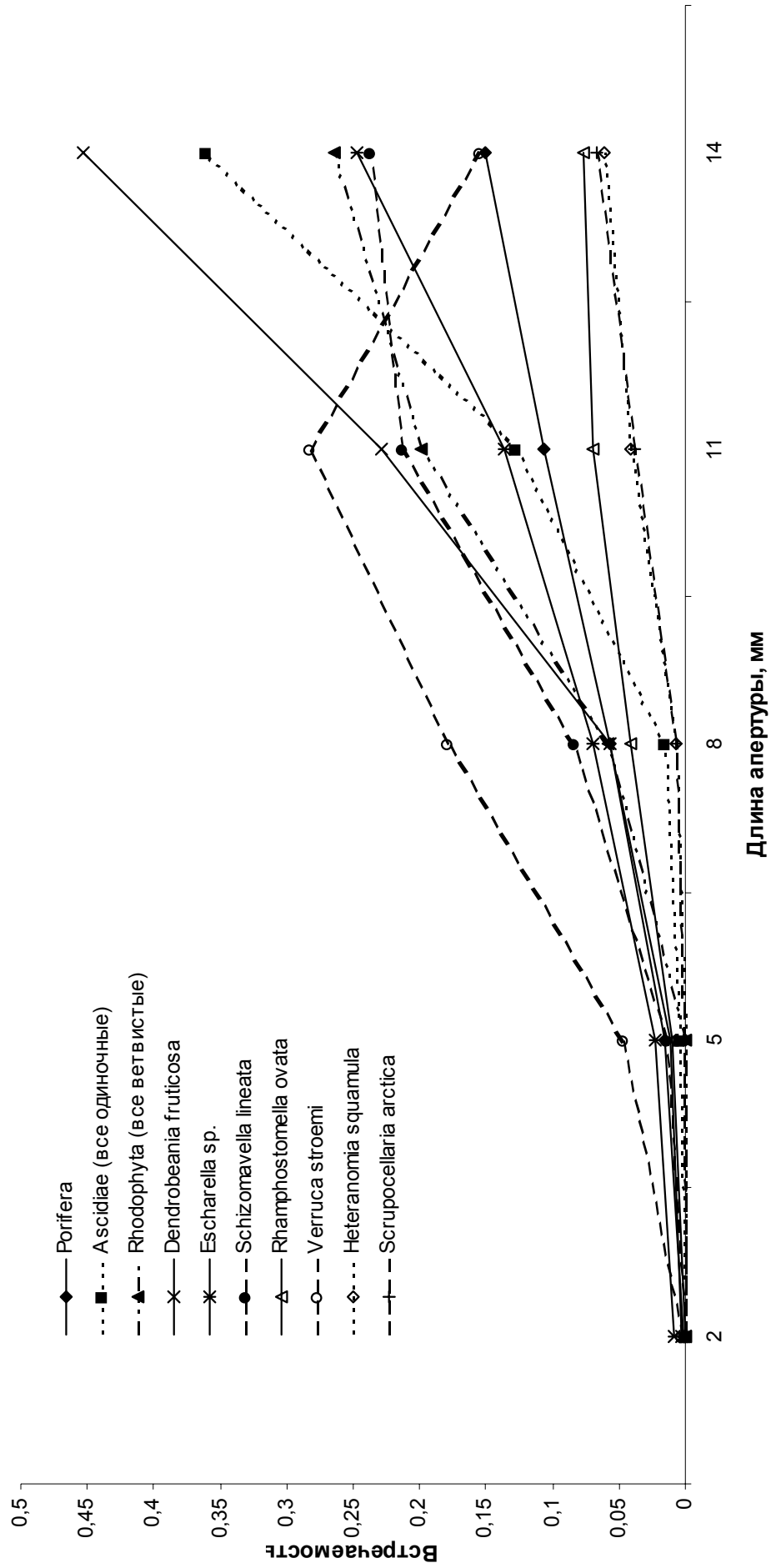


Рисунок 17. Встречаемость массовых форм эпибионтов на домиках *Balanus stenatus* разного размера.

Таблица 11. Зависимость встречаемости массовых вилов эпибионтов от размера *Balanus crenatus*, на которых они встречены.

Название таксона	Коэффициент корреляции встречаемости вида с длиной апертуры баянусов-базибионтов	p для t-критерия Стьюдента
Porifera	0,85 ± 0,074	0,000 ***
<i>Verruca stroemi</i>	0,67 ± 0,141	0,006 ***
<i>Heteranomia squamula</i>	0,82 ± 0,083	0,000 ***
<i>Scrupocellaria arctica</i>	0,53 ± 0,186	0,043 **
<i>Dendrobeania fruticosa</i>	0,90 ± 0,050	0,000 ***
<i>Escharella sp.</i>	0,82 ± 0,085	0,000 ***
<i>Schizomavella lineata</i>	0,69 ± 0,137	0,005 ***
<i>Rhamphostomella ovata</i>	0,92 ± 0,039	0,000 ***
Ascidiae (все одиночные)	0,84 ± 0,076	0,000 ***
Rhodophyta (все ветвистые)	0,86 ± 0,068	0,000 ***

** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,01$

гидроидный полип *Obelia loveni* и мшанки *Escharella spp.* (рис. 17).

Единственный вид эпибионтов из числа массовых не показывает роста встречаемости с увеличением размера рачков, а именно *Verruca stroemi* (Crustacea, Cirripedia). Его частота при переходе размерного класса баянусов, выступающих в роли субстратов, от 10-12 мм к 13-15 мм достоверно уменьшается. Следует заметить, что при этом доля баянусов размером 13-15 мм по отношению к общему их числу составляет $1,4 \pm 0,25\%$ для друз, в которых *Verruca stroemi* отмечен и $2,0 \pm 0,35\%$ для друз, в которых этот вид отсутствует. Первое значение превосходит второе, но данное различие статистически незначимо.

4.7. Распределение эпибионтов по секторам поверхности домика *B. crenatus*. В отличие от асцидий, форма (и размеры) тела которых могут сильно меняться, и эпифауна которых сравнительно небогата, домики усоногих характеризуются сравнительно правильной постоянной формой и богатым населением. Такое сочетание показалось нам удачным для исследования геометрии размещения эпибионтов. Здесь мы обсудим лишь распределение населения по 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 как результаты изучения отдельных друз, так и данные,

полученные при разборе дополнительных сборов.

Для анализа распределения неподвижных форм по зонам на поверхности домика баянуса необходимо использовать выборки существенного объема. Так как форм с высокой численностью в друзах немного, то нам приходилось искать компромисс между минимальным объемом выборки и количеством рассматриваемых в данном разделе видов. В результате мы приводим и обсуждаем результаты, полученные для таксонов, представленных не менее чем 40 экземплярами.

Каждый вид характеризовался частотой, с которой его представители были обнаружены в разных секторах поверхности домика *Balanus crenatus* (см. главу “Материал и методика”, рис. 7). Эмпирические распределения по первым четырем секторам (имеющим равную площадь) с помощью критерия χ^2 сравнивали с ожидаемым равномерным распределением при том же суммарном количестве встреч и с суммарным (усредненным) распределением для всех эпибионтов. Кроме того, для каждого вида оценивали достоверность различия частот его нахождения в парах областей равной плотности:

1. *каринальный* сектор и *ростральный* сектор
2. *правый* сектор и *левый* сектор
3. *боковые* области (правый и левый сектора) и *карино-ростральные* области (каринальный и ростральный сектора).

Долю встреч вида в каждом секторе от общего числа его находок сопоставили с долей, предсказанной для данного сектора как равномерным, так и усредненным распределениями (F-критерий). Так как площадь тергума и скутума не соответствует площади других секторов, то частоты, отмеченные для этих областей, сравнивали только с усредненными для всех эпибионтов частотами. Распределения представителей разных видов по секторам и результаты перечисленных сравнений приведены в таблице 12.

В целом эпибионты предпочитают селиться вдоль карино-ростральной оси рачка, их встречаемость на боковых поверхностях существенно меньше. При этом суммарная доля встреч, приходящихся на ростральный сектор, превышает таковую для каринального. Баянусы в друзах 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.

Таблица 12. Распределение массовых видов эпибионтов по поверхности домиков *Balanus crenatus*, на которых они встречаются.

Название таксона	доля экземпляров, встреченных в секторе, и результаты ее сравнения с соответствующей долей для усредненного и равномерного распределений эпибионтов по секторам						результаты сравнения распределения по критерию χ^2		результаты попарного сравнения встречаемости в секторах		
	carina	правый	rostrum	левый	scutum	tergum	с усредненным (суммарным)	с равномерным	правом и левом	carina и rostrum	боковых и carina+rostrum
Porifera	0,26	0,17 v	0,22	0,15 w	0,18 +++	0,02	**	***			***
<i>Verruca stroemi</i>	0,27	0,20 vv	0,32 +^^	0,19 vv	0,01 ---	0,00 ---		***	**	**	***
<i>Heteranomia squamula</i>	0,20	0,17	0,36	0,24	0,04	0,00		***	*	*	*
<i>Lichenopora verrucaria</i>	0,25	0,17	0,28	0,20	0,10	0,00		***			***
<i>Scrupocellaria arctica</i>	0,24	0,14	0,34	0,17	0,10	0,00		***			***
<i>Dendrobeania fruticosa</i>	0,26	0,19 v	0,27	0,18 w	0,08	0,02		***			***
<i>Escharella sp.</i>	0,18 --w	0,20	0,38 +++^^	0,19 v	0,04 --	0,00 ---	***	***			***
<i>Smittina majuscula</i>	0,22	0,25	0,34	0,14 v	0,04	0,01		***	**	**	***
<i>Smittina mucronata</i>	0,32	0,23	0,18	0,19	0,08	0,00		***			***
<i>Hippoporina ussowi</i>	0,28	0,20	0,27	0,25	0,00	0,00		***			***
<i>Porella smitti</i>	0,17	0,21	0,29	0,13 v	0,20 ++	0,00		**	*	*	*
<i>Rhamphostomella ovata</i>	0,24	0,19	0,20 -	0,25	0,12	0,00 -		**			*
<i>Rhamphostomella scabra</i>	0,28	0,08	0,33	0,26	0,06	0,00		***			*
<i>Schizomavella lineata</i>	0,24	0,19 w	0,28	0,19 w	0,09	0,00 --		***			***
<i>Stomachetosella cruenta</i>	0,21	0,22	0,38	0,15	0,01	0,01		*	**	**	***
Ascidae (все одиночные)	0,26	0,21	0,20 --	0,18	0,14 ++	0,00 --		*			***
<i>Rhodophyta</i> (все ветвистые)	0,32 +	0,12 --vv	0,12 --vv	0,08 --vv	0,14 ++	0,00 --	***	***			***
Всего:	0,25	0,19	0,28	0,18	0,07	0,02					

+(-) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли усредненного (суммарного) распределения на уровне $p \leq 0,10$
 ++(--)--) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли усредненного (суммарного) распределения на уровне $p \leq 0,05$
 +++(---) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли усредненного (суммарного) распределения на уровне $p \leq 0,01$
 ^ (v) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли равномерного распределения на уровне $p \leq 0,10$
 ^^ (vv) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли равномерного распределения на уровне $p \leq 0,05$
 ^^ (vvv) - доля достоверно больше (меньше) соответствующей доли равномерного распределения на уровне $p \leq 0,01$
 * - различия достоверны на уровне $p \leq 0,10$
 ** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,05$
 *** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,01$
 курсивом обозначены низкие, а **жирным** шрифтом - высокие значения

не прилегают к поверхности соседних особей, на всех рачках, встреченных в друзах. Полученное распределение оказалось практически равномерным (таб. 13). Некоторое преобладание доступных ростральных секторов недостаточно велико для того, чтобы объяснить соответствующую неравномерность суммарного распределения эпибионтов. В силу этого можно предполагать, что изложенные здесь результаты скорее отражают топические предпочтения эпибионтов, нежели соотношение площадей доступных для них участков поверхности домиков. Кроме того, сами значения долей, указанные в таблице 13, характеризуют друзы как достаточно тесные поселения баянусов: каждая из сторон домика примерно в 75 случаях из 100 прилегает к соседнему.

Таблица 13. Доступность разных секторов поверхности домиков *Balanus crenatus* для эпибионтов.

Сектор	Доля доступных
каринальный	0,25 ± 0,014
правый	0,24 ± 0,014
ростральный	0,26 ± 0,014
левый	0,25 ± 0,014
Уровень значимости (p) при сравнении распределения с равномерным с помощью критерия χ^2	0,945

Разные виды прикрепленных организмов демонстрируют распределения по сторонам домиков, которые часто отличаются и от равномерного, и от усредненного (таб. 12). При этом характер размещения представителей некоторых таксонов оказывается сходным. Если судить по доле встреч в разных секторах боковой поверхности домиков (не принимая во внимание частоту заселения тергума и скутума), то с помощью кластерного анализа можно выделить три типа размещения эпибионтов (рис. 18).

Губки, асцидии, багрянки и два вида мшанок (*Rhamphostomella ovata* и *Smittina mucronata*) из четырех секторов боковой поверхности домика чаще всего селятся на *carina* (рис. 18а). В наибольшей степени указанная особенность распределения выражена у красных водорослей (см. таб. 12), встречаемость которых в каринальном секторе в три раза выше таковой в других. Несколько менее полярно распределены экземпляры *Smittina mucronata*. У асцидий, губок и *Rhamphostomella ovata* характер размещения еще ближе к равномерному.

Вторая группа эпибионтов представлена *Verruca stroemi* (Crustacea, Cirripedia) и мшанками *Lichenopora verrucaria*, *Dendrobeatia fruticosa*, *Schizomavella lineata*, *Hippoporina ussowi*, *Rhamphostomella scabra* (рис. 18б). Перечисленные виды показывают характер распределения, близкий к усредненному для всех прикрепленных организмов: преобладают в ростральном

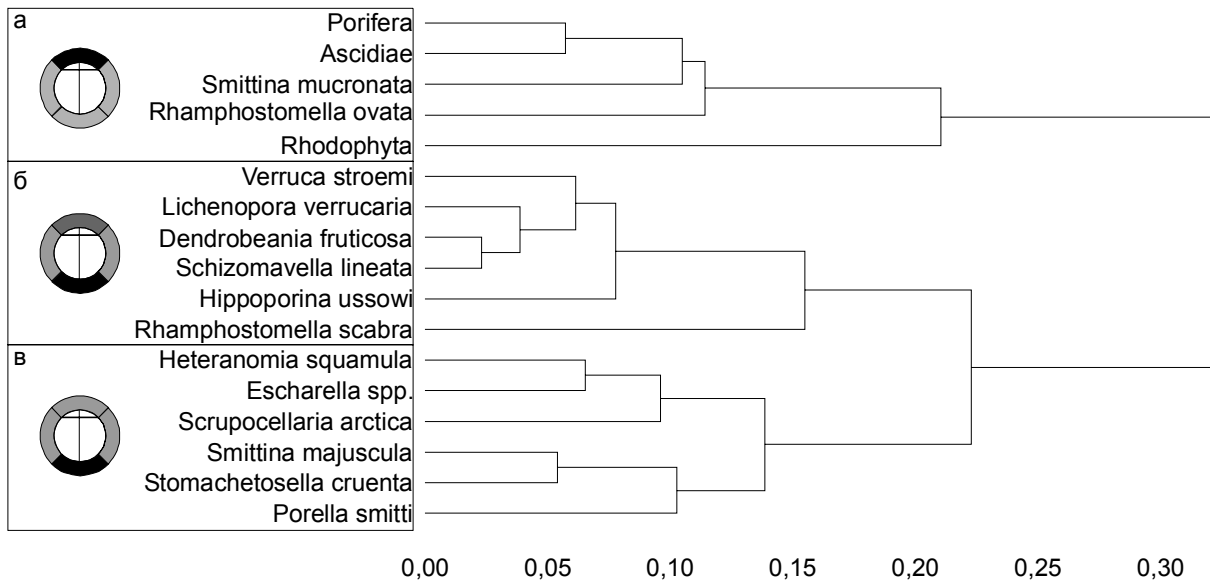


Рисунок 18. Результаты кластерного анализа массовых представителей неподвижного населения друз по встречаемости на разных участках боковой поверхности домиков баянусов (эвклидово расстояние между распределениями встречаемости по четырем секторам: каринальному, правому, левому и ростральному, см. таб. 12. **а - в** - выделенные группы видов, см. пояснения в тексте).

и каринальном секторах, причем несколько чаще обнаруживаются в ростральном.

Представители третьей группы сосредоточены в основном вблизи от *rostrum*, а во всех остальных секторах они встречаются реже. К таким видам относятся *Heteranomia squamula* (Bivalvia) и мшанки *Scrupocellaria arctica*, *Escharella spp.*, *Smittina majuscula*, *Stomachetosella cruenta*, *Porella smitti* (рис. 18в).

Принимая во внимание также и доли встреч прикрепленных организмов на тергуме и скутуме, получаем иную группировку распределений (рис. 19). Особняком оказываются багрянки (рис. 19а), обнаруживающие уникально высокую встречаемость на тергуме (таб. 12). Ни один другой таксон не показывает здесь заметного обилия. Встречаемость Rhodophyta на скутуме также относительно велика. Оставшиеся виды делятся на две группы в зависимости от степени приуроченности к каринальному сектору и избегания боковых (рис. 19б и в).

Следует отдельно отметить эпибионтов, которые относительно часто или, напротив, крайне редко встречаются на скутуме (таб. 12). К числу первых принадлежат уже упомянутые багрянки, губки, асцидии и мшанка *Porella smitti*. Почти не отмечены здесь *Verruca stroemi* (Crustacea) и *Escharella spp.* (Bryozoa).

Сами *Balanus crenatus* при поселении на поверхности домиков представителей

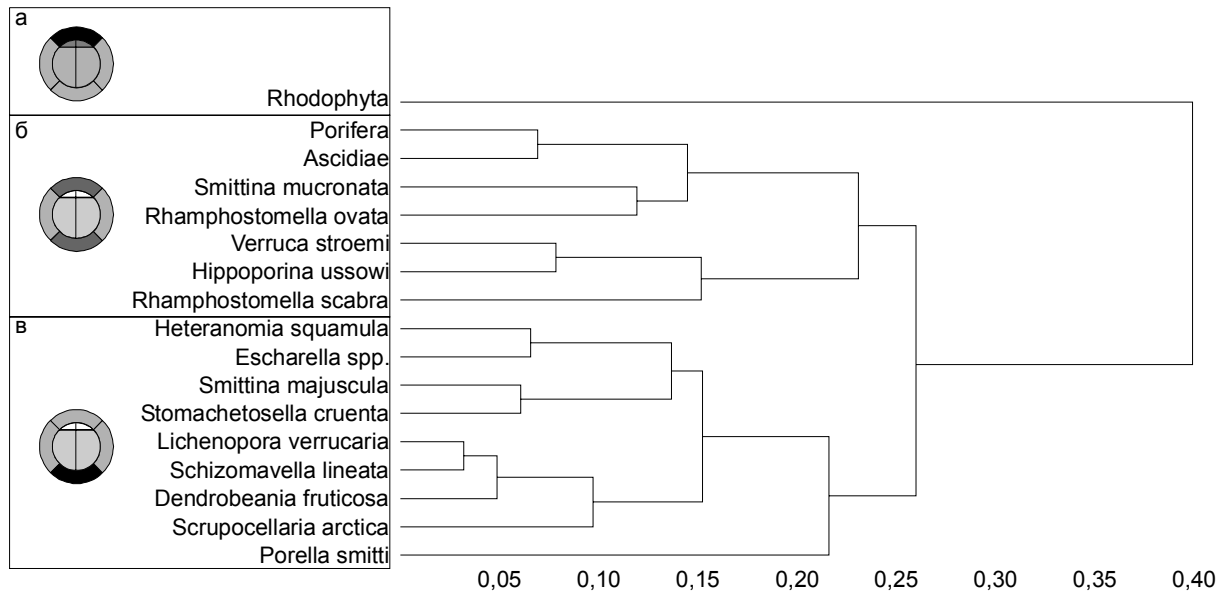


Рисунок 19. Результаты кластерного анализа массовых представителей неподвижного населения друз по встречаемости на разных участках поверхности домиков баянусов (эвклидово расстояние между распределениями встречаемости по шести секторам: тергальному, скутальному, каринальному, правому, левому и ростральному, см. таб. 12. **а - в** - выделенные группы видов, см. пояснения в тексте).

собственного вида чаще всего заселяют ростральный сектор, а остальные – сравнительно редко (таб. 14). По характеру размещения они напоминают представителей третьей группы эпибионтов, выделенной путем кластерного анализа (рис. 18в и 19в). Только на тергуме и скутуме баянусы практически не встречаются. Распределения рачков разного размера в некоторой степени отличны друг от друга. С увеличением размера *B. crenatus* встречаемость на роструме, максимальная у молодежи, падает, а встречаемость на карине, напротив, растет

Таблица 14. Распределение *Balanus crenatus* разного размера по участкам поверхности домиков *Balanus crenatus*, на которых они встречены.

длина апертуры, мм	carina	правый	rostrum	левый	scutum	tergum
1	0,17	0,20	0,43	0,19	0,01	0,00
2	0,13	0,14	0,45	0,24	0,03	0,01
3	0,16	0,30	0,33	0,21	0,00	0,00
4	0,19	0,19	0,42	0,21	0,00	0,00
5	0,28	0,18	0,32	0,23	0,00	0,00
6	0,18	0,21	0,41	0,21	0,00	0,00
7	0,26	0,22	0,35	0,17	0,00	0,00
8	0,27	0,14	0,37	0,22	0,00	0,00
9	0,22	0,26	0,31	0,21	0,00	0,00
10	0,20	0,20	0,38	0,22	0,00	0,00
11	0,29	0,21	0,32	0,18	0,00	0,00
Всего:	0,18	0,20	0,41	0,20	0,01	0,00

(таб. 14, рис. 20). Оба параметра демонстрируют корреляцию с длиной апертуры балянусов, первый отрицательную ($-0,58 \pm 0,201$, $p=0,06$), а второй положительную ($0,68 \pm 0,164$, $p=0,02$).

Особенности распределения рачков на поверхности домиков представителей своего вида не ограничиваются предпочтением молодью рostrального участка домика. В самом деле,

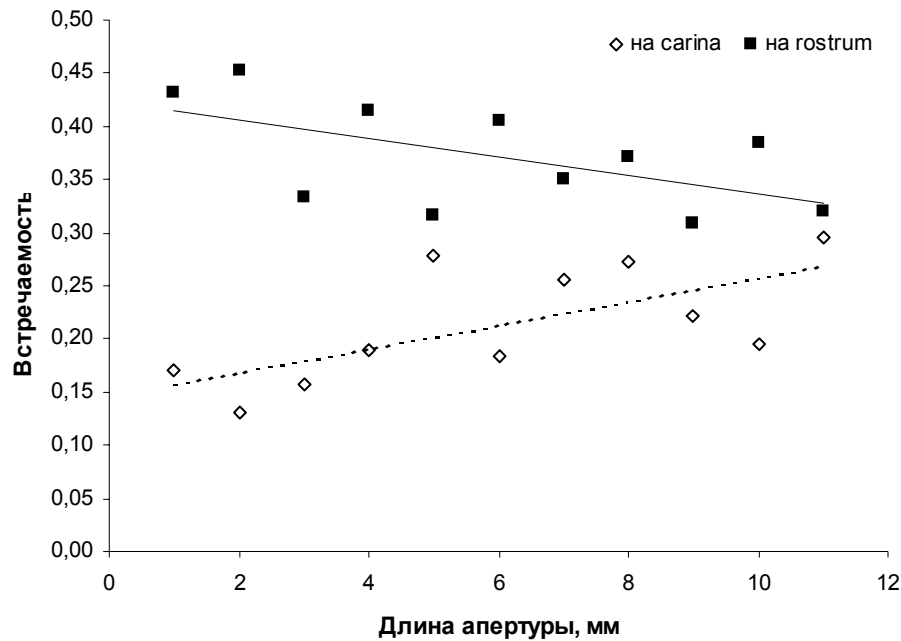


Рисунок 20. Зависимость встречаемости *Balanus crenatus* на разных участках поверхности домика представителей своего вида от размера первых.

можно обратить внимание на то, как изменяются по сторонам домика такие показатели, как средний размер *B. crenatus*, а также доля живых балянусов крупнее 9 мм (рис. 21). Значения перечисленных величин максимальны на карине (52% и 3,2 мм, соответственно). Средний размер живых рачков, как и доля крупных экземпляров, заметно убывает в направлении каринальный сектор – боковые сектора – рostrальный сектор (где они составляют 32% и 2,4 мм, соответственно). Указанные изменения статистически значимы. Таким образом, представляется, что, хотя молодью балянусов, осевших на взрослых представителях своего вида, и сосредоточена вблизи рostrума (где низка доля крупных рачков и мал их средний размер), крупные экземпляры оказываются распределены между рostrумом и кариной почти равномерно.

4.8. Обсуждение. Поверхность раковин или камней, на которых поселяются балянусы, по сравнению с поверхностью их домиков и туниками асцидий, скорее всего, представляет

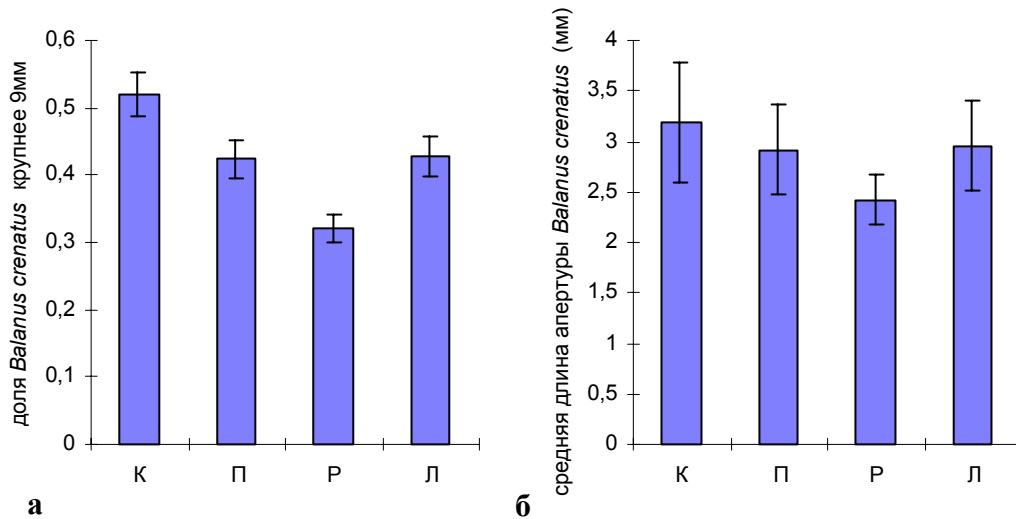


Рисунок 21. Размеры *Balanus crenatus* в разных секторах боковой поверхности домиков того же вида. **а** - доля крупных (длина апертуры более 9 мм); **б** - средняя длина апертуры.

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

собой в меньшей степени освещенное и подверженное воздействию течений местообитание. В самом деле, дистальные участки домиков рачков зачастую оказываются удалены от субстрата на 3-4 см. При наличии внешнего течения гидродинамическая напряженность у поверхности субстрата снижается 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 заметно выше, нежели степень заиления поверхности, предоставляемой эпибионтам рачками и асцидиями. Взмахивая своими конечностями в процессе питания, балянусы способствуют частичной очистке своих домиков от детрита. Туники асцидий, хотя и задерживают детрит благодаря наличию неровностей и шипов, никогда не бывают им покрыты полностью из-за способности асцидий к сокращению своего тела. Известно, что обилие осадка угнетает большинство фильтрующих организмов, и лишь немногие виды способны его переживать (Кузнецов, 1941; Hughes, 1975). Кроме того, скопление детрита на поверхности субстрата может непосредственно препятствовать

оседанию личинок прикрепленных организмов. Данные Гришанкова (1995а), равно как и полученные нами ранее сведения об относительном снижении обилия обрастателей первичного субстрата в заиленных местообитаниях (Яковис, 1997), указывают на важность этого фактора.

Влияние на распределение эпибионтов, вероятно, способна оказывать разница в фактуре поверхности домиков *Balanus* и туник асцидий, которая для обитателей друз может оказаться весьма существенной. В частности, для поверхности туник асцидий характерны шипы и неровности, а, кроме того, отсутствие жесткости. Последнее свойство обычно сильно сокращает список видов эпибионтов, способных поселиться на субстрате (Гришанков, 1995а). Нельзя не отметить, что среди асцидий широко распространена способность отпугивать хищников и эпибионтов с помощью репеллентов (Stoecker, 1978; 1980а; 1980б; Davis, Wright, 1990; Teo, Ryland, 1994). Правда, конкретно для встреченных нами видов такая особенность не установлена.

Среди эпибионтов, демонстрирующих значительную встречаемость на туниках асцидий, практически нет корковых мшанок. Все поселяющиеся здесь организмы либо за счет собственной эластичности (губки, гидроиды, асцидии, водоросли), либо за счет маленькой площади прикрепления (кустистые мшанки) способны обитать на податливом, неригидном субстрате. Единственная входящая в данную группу корковая мшанка *Lichenopora verrucaria* (Cyclostomata) образует мелкие круглые колонии, характерные, в частности, для эпибиоза макрофитов (Гришанков, 1995а). Можно сказать, что и этот вид обладает малой площадью прикрепления. Наиболее крупные и распространенные асцидии *Styela rustica* обитают исключительно друг на друге и на домиках балянусов. Поверхность их туник оказывается, сравнительно с другими субстратами, достаточно высоко над грунтом. Для видов, которые чувствительны к количеству света и отсутствию заиления, способных вынести гибкость субстрата, данный микробиотоп должен быть особенно привлекательным. Известно, в частности, что губки плохо переносят загрязненность воды частицами детрита (например, Hughes, 1975). В непосредственной зависимости от освещенности находятся сосредоточенные здесь фотосинтезирующие представители Rhodophyta. Список организмов, для которых поверхность туник асцидий представляет собой наиболее характерный субстрат, состоит исключительно из нитчатых или сильно рассеченных багрянок, талломы которых

чаще всего задерживаются обычными здесь шипами и неровностями. Заметим, что никаких особенностей распределения эпибионтов, которые бы с очевидностью объяснялись аллелопатическим воздействием асцидий, обнаружить не удастся.

Фактура поверхности основания друзы (чаще всего раковин моллюсков) и домиков баянусов отличаются между собой не так сильно, как туники асцидий от обоих этих субстратов. Условия, определяющие состав обитателей основания агрегации, по-видимому представляют собой сочетание высокой степени заиления и низкой освещенности. Действительно, на первичном субстрате практически не встречаются губки и багрянки, а наиболее характерные для этого микробиотопа виды корковых мшанок (*Electra crustulenta arctica* и *Stomachetosella cruenta*), судя по всему, малочувствительны к заилению (Гришанков, 1995а; Яковис, 1997). Кроме того, известно, что *Stomachetosella cruenta* и *Escharella ventricosa*, в случае, когда они поселяются на камнях, тяготеют к боковым и нижним поверхностям (Кузнецов, 1941), что, по-видимому, является следствием отрицательного фототаксиса личинок данных видов в момент оседания.

Впрочем, для некоторых форм различия сравнительно ровных и гладких пустых раковин и субстратов, покрытых щеткой баянусов, могут оказываться существенными. Так, об асцидиях *Molgula manhattensis* и мидиях *Mytilus edulis* известно, что они практически не оседают на поверхность до тех пор, пока она не оказывается покрытой трубками многощетинковых червей (*Hydroides dianthus*) и баянусами (*Balanus improvisus*). Последние два вида, при этом, предпочитают поселяться на сравнительно чистом и гладком субстрате (Dean, 1981). Наши данные, в той части, в которой они касаются наиболее массовых видов асцидий (*Styela spp.* и *Bolthenia echinata*) и баянусов *Balanus crenatus*, хорошо согласуются с этими наблюдениями.

Таким образом, непосредственно на основании друзы обычно поселяются баянусы и корковые мшанки 1-2 видов. Большинство других эпибионтов обитает на поверхности домиков усконогих и на туниках асцидий, которые, в свою очередь, поселяются на баянусах и друг на друге (рис. 22). Обнаруженная субстратная приуроченность ни одного из видов не является абсолютной. Очевидно, что значения таких факторов, как степень заиления, освещенность и гидродинамическая напряженность, могут значительно варьировать в зависимости от формы, размера и положения в грунте конкретной друзы. Вместе с ними

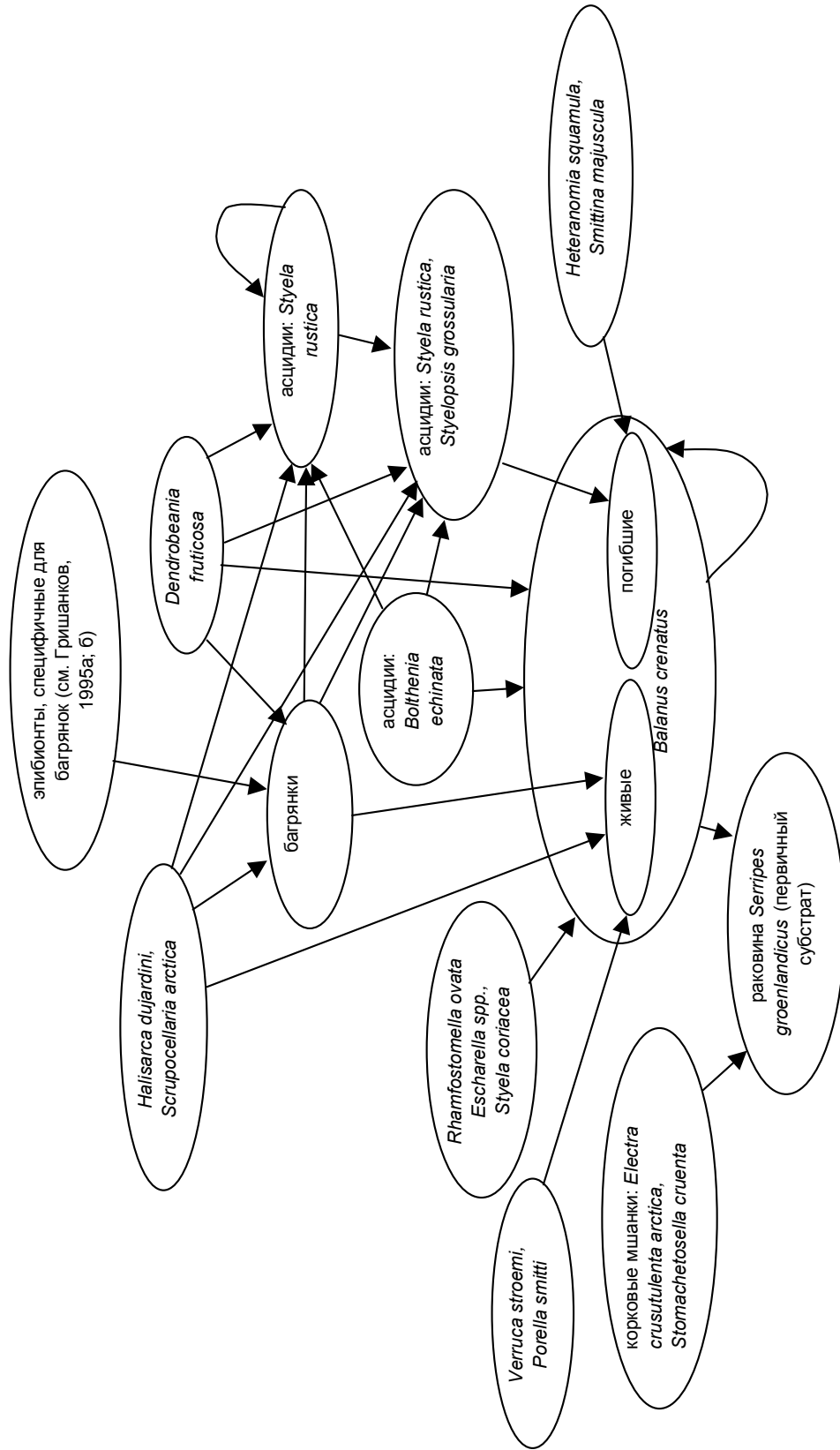


Рисунок 22. Обобщенная схема связей эпбионт-субстрат в агрегациях баянусов и асцидий (стрелочки указывают на субстраты; см. таб. 8 и пояснения в тексте)

варьирует и зависящее от них распределение эпибионтов.

Выяснено, что чем крупнее *Balanus crenatus*, тем реже они встречаются на представителях своего вида и чаще – на первичном субстрате. Можно предложить этому факту следующее объяснение. Размер рачков, скорее всего, отражает их возраст. Бальянус, играющий роль субстрата для другого, должен быть по крайней мере не младше его. Таким образом, учитывая что крупные рачки встречаются реже, чем мелкие, бальянусов, подходящих в качестве субстрата для крупного рачка, в друзьях тем меньше, чем крупнее бальянус-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 бальянусов, по-видимому, уменьшается за счет гибели рачков, играющих роль субстрата.

Интересно, что доля домиков, оставшихся от погибших *B. crenatus*, оказывается меньше, когда анализируется их поселение на представителях своего вида (если сравнивать с обитателями раковин и камней). Вполне вероятно, 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).

В качестве места поселения эпибионтов домики живых усоногих в значительной степени отличаются от домиков погибших. Относительно меньшее по сравнению с первичным субстратом количество осадка, специфика гидродинамического режима, связанная с движением усоножек животного – перечисленные условия следует считать характерными лишь для поверхности домиков живых бальянусов. Живые рачки, в отличие от погибших, не обтекаются набегающим водным потоком подобно любому неподвижному препятствию. При наличии достаточно сильного внешнего течения они локально замедляют его благодаря пассивной фильтрации, а отсутствие такового приводит к инициации активной фильтрации, когда бальянус сам становится генератором тока жидкости (см. например, Crisp, Southward, 1961). Следовательно, 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 усонюгих может свидетельствовать о том, что для него благоприятен комплекс условий среды, связанный с одним из этих двух типов субстратов. Кроме того, относительно более высокая частота регистрации представителей некоторого вида на домиках погибших баянусов может указывать на их способность к неблагоприятному воздействию на рачков, непосредственно приводящему гибели последних. На самом деле, такое предпочтение может иметь и иную природу. В разных друзах соотношение живых и погибших рачков оказывается разным. Таким образом, 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 губками, усонюгими *Verruca stroemi* и несколькими видами мшанок, по-видимому, свидетельствует о том, что фильтрационная деятельность *V. crenatus* действительно создает условия, благоприятные для данных форм. Возможно, что это справедливо и для некоторых других перечисленных в разделе “результаты” видов (гидроидов и мшанок), 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 (см. ниже), 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 усонюгих.

Тот факт, что *Smittina majuscula* (Bryozoa) и *Heteranomia squamula* (Lamellibranchia), 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, связанных с пищевым поведением *B. crenatus*.

Обнаруженную относительную приуроченность асцидий (в частности, *Styela rustica*) к домикам погибших рачков 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 асцидиями и баянусами (все они представляют собой достаточно крупных фильтраторов) может развиваться пищевая конкуренция. Способность первых угнетать расположенных поблизости неподвижных фильтраторов известна и из литературы (Frese, 1997). Более подробно на вопросе возможных взаимоотношений эдификаторов в друзах мы остановимся в 7 главе.

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 поверхности их домиков. В силу этого площадь субстрата, 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 установить, какие из перечисленных возможных причин 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, что связано с продолжительностью их жизни. 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. Степень воздействия на окружающую гидродинамическую обстановку крупных рачков при фильтрации, скорее всего, также выше, нежели у мелких. Однако разделить результаты воздействия перечисленных факторов на основании имеющихся данных невозможно.

Усоногий рачок *Verruca stroemi*, частота нахождения которого 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 13-15 мм потребляют слишком много пищевых частиц для того, чтобы такие фильтраторы, как *Verruca stroemi* могли не испытывать угнетения на их поверхности.

Мшанки из рода *Escharella* способны обрастать самых мелких баянусов целиком. Кроме них, молодь усоногих относительно нередко обрастает и гидроид *Obelia loveni*. Возможно, что это объясняется высокой встречаемостью *O. loveni* в концентре второго порядка, где средний размер рачков, играющих роль субстрата, невысок. Можно также отметить, что последний вид, вероятно, не влияет отрицательно на жизнедеятельность *Balanus crenatus*, а

первый, в случае полного обрастания усонного, убивает его (нам встречались экземпляры *Balanus crenatus*, апертура которых была полностью закрыта колонией мшанки, в то время как тергум и скутум – таблички, обычно утрачиваемые после гибели рачка – находились внутри домика).

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 баянусов ориентироваться на субстрате каринальной табличкой вверх, по направлению к источнику света (см. Обзор литературы), обычно 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 баянуса 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.

Любопытно, что, кроме красных водорослей, губок и мшанки *Porella smitti*, способной достаточно часто селиться на тергуме и скутуме баянусов, здесь же нередко можно встретить и молодых асцидий *Styela rustica*. Автору несколько раз доводилось наблюдать последствия подрастания таких экземпляров. Очевидно, 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*. Иногда, впрочем, асцидия может “зарастить” апертуру баянуса целиком, закрепившись по ее краям. С другой стороны, если рачок способен сбросить асцидию в ходе движения усоножек при фильтрации, то он получает возможность выжить, но *Styela* при этом, по-видимому, все равно гибнет.

Преимущественное размещение молодежи самих баянусов на роструме взрослых экземпляров вряд ли отражает отрицательный личиночный фото- или геотаксис, так как данные поведенческие реакции для достаточно подробно изученных усоножих не показаны. Здесь могут играть роль различия гидродинамического режима каринального и рострального секторов. Известно, что личинки баянусов предпочитают оседать в присутствии внешнего течения (Crisp, 1955). Можно предположить, что питающийся рачок в наибольшей степени обеспечивает присутствие водных токов у поверхности рострального 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 баянуса, существует меньше шансов достигнуть крупных размеров, нежели у рачка, личинка которого закрепилась вблизи *carina*. Можно предложить данному явлению следующее объяснение.

Представим себе, что на рачке, прикрепленном к первичному субстрату в типичном положении, каринальной табличкой вверх (рис. 23а), вырастает молодой экземпляр. Он также занимает типичное положение, то есть прикреплен вблизи роострума и тоже направлен кариной

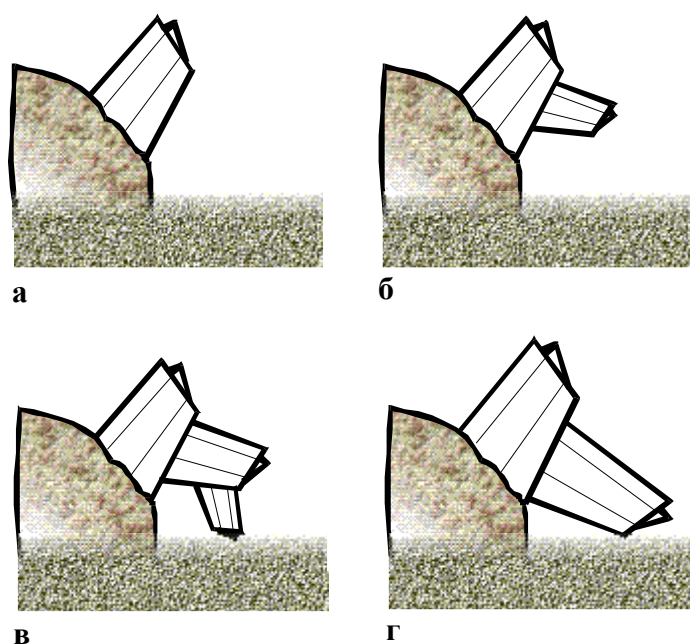


Рисунок 23. Схема, объясняющая относительно высокую частоту нахождения крупных *Balanus crenatus* в каринальном секторе поверхности домика баянуса-базибионта. **а, б** - положение рачков не препятствует нормальному питанию и росту; **в, г** - рост рачков ограничен близостью апертуры к поверхности грунта (см. пояснения в тексте).

вверх (рис. 23б). Нетрудно представить, что рачок, заселяющий третий или четвертый “этаж” уже не сможет нормально существовать, будучи прикрепленным к рооструму своего предшественника, так как его апертура войдет в соприкосновение с грунтом (рис. 23в). На самом деле, даже обитатель второго “этажа” может оказаться в проигрыше, закрепившись в роостральном секторе, сравнительно быстро достигнув грунта в ходе роста, как показано на рисунке 23г. *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.

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).

Сростки баянусов и асцидий на едином субстрате в сочетании с совокупностью связанных с ними эпибионтов, представляют собой комплексы, обладающие во многом закономерной пространственной организацией. В основе этой организации лежит предпочтение различными видами определенных специфических условий среды, а также топические связи между прикрепленными организмами и живыми (или 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. Прделанный 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.

Глава 5. Подвижное население агрегаций.

5.1. Вводные замечания. Кроме организмов, неподвижных во взрослом состоянии, характер заселения друз которыми был рассмотрен в предыдущей главе, здесь встречаются и в той или иной степени подвижные животные. Всего в 355 агрегациях были обнаружены представители 142 таксонов таких беспозвоночных (в основном определенных до ранга рода или вида). Их список, а также средние численности и встречаемость мы приводим в таблице 15. Пространство между домиками усонюгих и телами асцидий, а также внутренний объем домиков погибших баяннусов обычно оказываются заполнены илистыми и песчаными частицами осадка. Здесь формируется своеобразный микробиотоп, заселенный представителями инфауны, к которым и относится большая часть подвижного населения агрегаций. Как по частоте, так и по обилию лидируют многочетинковые черви. Чаще всего можно встретить *Harmothoe imbricata* (Polynoidae), *Pholoe minuta* (Sigalionidae), *Amphitrite cirrata* и *Polycirrus medusa* (Terebellidae), *Pygospio elegans* (Spionidae), *Cirratulus cirratus* (Cirratulidae), *Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis laminaria* (Capitellidae). Кроме того, во множестве друз обитают двустворчатые моллюски *Hiatella arctica*. Этих малоподвижных двустворок не удастся формально отнести к эпифауне, хотя образ жизни, который они ведут в друзьях, роднит их экологическую нишу с таковой баяннусов и асцидий.

Специфика описанного в предыдущей главе комплекса эпивионтов, связанного с агрегациями, определяется их уникальной для изучаемого биотопа физической структурой, наличием здесь субстратов для прикрепленных организмов, отсутствующих вне друз. Что же касается подвижного населения, то вопрос его специфичности нуждается в специальном изучении, сравнении с фауной окружения агрегаций.

5.2. Специфика подвижного населения друз. Сравнение с населением окружающего грунта. В пробах, собранных вплотную к друзам ("А") и на небольшом расстоянии от них ("В"), обитают подвижные беспозвоночные, видовой состав которых оказывается достаточно сходным с фауной агрегаций. Так, коэффициент видового сходства Жаккара, вычисленный между списками видов, встреченных в друзьях и пробах "А", а также в друзьях и пробах "В", составляет 61,3% и 52,9%, соответственно. При этом, соотношения, в которых наиболее обильные виды обнаружены в агрегациях и окружающем их грунте, оказываются

Таблица 15. Встречаемость и численность подвижных организмов в друзах.

1. Название таксона	2. Встречаемость, %	3. Средняя численность на друзу, экз.	4. Относительная численность, %
Turbellaria	3,38	0,03 ± 0,010	0,14
Nemertini	4,79	0,05 ± 0,013	0,22
Priapulida			
<i>Priapulus caudatus</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
Polychaeta			
<i>Eteone longa</i>	5,07 *	0,06 ± 0,014	0,23
<i>Eulalia viridis</i>	2,25	0,02 ± 0,008	0,09
<i>Eumida sanguinea</i>	5,63 *	0,06 ± 0,014	0,25
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	22,54 *	0,41 ± 0,055	1,65
<i>Gattyana cirrosa</i>	20,85 *	0,31 ± 0,037	1,23
<i>Harmothoe imbricata</i>	26,76 **	0,42 ± 0,045	1,67
<i>Lepidonotus squamatus</i>	3,94	0,05 ± 0,015	0,20
<i>Pholoe minuta</i>	56,06 **	3,10 ± 0,268	12,46 !
<i>Autolytus sp.</i>	7,61 *	0,11 ± 0,027	0,44
<i>Eusyllis blomstrandii</i>	4,79	0,06 ± 0,014	0,23
<i>Eusyllis sp.</i>	1,13	0,01 ± 0,006	0,05
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i>	26,20 *	0,47 ± 0,070	1,89
<i>Pterosyllis finmarchica</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Pterosyllis formosa</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Syllis armillaris</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Syllis oerstedii</i>	0,85	0,01 ± 0,005	0,03
<i>Syllis sp.</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Nereimyra punctata</i>	9,86 *	0,17 ± 0,034	0,68
<i>Micronephthys minuta</i>	8,73 *	0,11 ± 0,022	0,45
<i>Nephthys sp.</i>	3,94	0,04 ± 0,010	0,16
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	4,51	0,05 ± 0,014	0,20
<i>Scoloplos armiger</i>	24,51 *	0,49 ± 0,061	1,98
<i>Nainereis quadricuspida</i>	0,85	0,01 ± 0,005	0,03
<i>Apistobanchus tulbergi</i>	26,20 *	0,57 ± 0,078	2,29
<i>Microspio theeli</i>	6,76 *	0,15 ± 0,040	0,60
<i>Polydora ciliata</i>	1,13	0,01 ± 0,007	0,06
<i>Polydora quadrilobata</i>	1,97	0,02 ± 0,007	0,08
<i>Polydora sp.</i>	3,38	0,04 ± 0,013	0,17
<i>Pygospio elegans</i>	34,65 **	1,14 ± 0,141	4,59 !
<i>Spio filicornis</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Aricidea nolani</i>	10,99 *	0,18 ± 0,037	0,74
<i>Paraonis gracilis</i>	5,63 *	0,06 ± 0,012	0,23
<i>Cossura longicirrata</i>	3,10	0,03 ± 0,009	0,12
<i>Chaetozone setosa</i>	24,79 *	0,47 ± 0,060	1,89
<i>Cirratulus cirratus</i>	60,28 **	2,30 ± 0,198	9,24 !
<i>Tharyx marioni</i>	4,51	0,06 ± 0,015	0,23
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	1,13	0,01 ± 0,006	0,05
<i>Flabelligera affinis</i>	7,89 *	0,11 ± 0,026	0,43
<i>Scalibregma inflatum</i>	16,62 *	0,23 ± 0,030	0,92
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	3,10	0,03 ± 0,010	0,14
<i>Capitella capitata</i>	44,79 **	1,32 ± 0,130	5,31 !
<i>Heteromastus filiformis laminaria</i>	28,17 **	0,59 ± 0,070	2,35 !
<i>Notomastus latericeus</i>	0,28	0,01 ± 0,006	0,02
<i>Dorvillea kastjani</i>	13,80 *	0,17 ± 0,025	0,70
<i>Arenicola marina</i>	8,17 *	0,09 ± 0,017	0,35

см. продолжение

Таблица 15. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Leiochone polaris</i>	2,54	0,03 ± 0,013	0,14
<i>Neoamphitrite figulus</i>	1,97	0,03 ± 0,010	0,10
<i>Nicomache minor</i>	19,44 *	0,31 ± 0,040	1,26
<i>Praxillella praetermissa</i>	24,23 *	0,46 ± 0,055	1,83
<i>Rhodine sp.</i>	25,63 *	0,49 ± 0,059	1,98
<i>Ampharete balthica</i>	8,17 *	0,11 ± 0,022	0,44
<i>Ampharete goesi</i>	9,30 *	0,15 ± 0,031	0,61
<i>Ampharete sp.</i>	5,35 *	0,06 ± 0,014	0,24
<i>Amphitrite cirrata</i>	45,07 **	0,98 ± 0,084	3,93 !
<i>Terebellides stroemi</i>	1,41	0,01 ± 0,006	0,06
<i>Dodecaceria concharum</i>	3,66	0,07 ± 0,022	0,28
<i>Baffinia hesslei</i>	2,25	0,03 ± 0,010	0,11
<i>Laphania boeki</i>	11,27 *	0,14 ± 0,023	0,57
<i>Meline elisabethae</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Nicolea zostericola</i>	2,25	0,03 ± 0,010	0,11
<i>Pista maculata</i>	0,85	0,01 ± 0,005	0,03
<i>Polycirrus medusa</i>	34,65 **	0,81 ± 0,080	3,24 !
<i>Proclea malmgremi</i>	3,38	0,04 ± 0,012	0,16
<i>Chone infundibuliformis</i>	5,35 *	0,08 ± 0,023	0,34
<i>Chone murmanica</i>	2,25	0,03 ± 0,009	0,10
<i>Chone sp.</i>	13,24 *	0,26 ± 0,048	1,03
<i>Euchone sp.</i>	5,07 *	0,07 ± 0,019	0,29
<i>Fabricia sabella</i>	1,69	0,02 ± 0,008	0,08
<i>Laonome kroyeri</i>	2,25	0,02 ± 0,008	0,09
<i>Potamilla reniformis</i>	13,24 *	0,17 ± 0,027	0,69
<i>Myriochele oculata</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
Oligochaeta	16,06 *	0,36 ± 0,056	1,44
Sipunculida	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
Mollusca			
<i>Margarites costalis</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Margarites groenlandicus</i>	1,97	0,03 ± 0,010	0,10
<i>Ariadnaria borealis</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Buccinum cyaneum</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
<i>Buccinum undatum</i>	0,85	0,01 ± 0,005	0,03
<i>Neptunea despecta</i>	1,41	0,01 ± 0,006	0,06
<i>Boreothrophon clathratus</i>	8,73 *	0,10 ± 0,018	0,40
<i>Boreothrophon truncatus</i>	2,25	0,03 ± 0,009	0,10
<i>Onoba aculeas</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Admete couthouyi</i>	1,97	0,02 ± 0,007	0,08
<i>Oenopota sp.</i>	3,66	0,05 ± 0,014	0,19
<i>Cadlina laevis</i>	3,66	0,04 ± 0,012	0,17
<i>Coryphella sp.</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Axinopsida orbiculata</i>	1,69	0,02 ± 0,007	0,07
<i>Leionucula belottii</i>	1,41	0,02 ± 0,008	0,07
<i>Nuculana sp.</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Crenella decussata</i>	9,30 *	0,13 ± 0,025	0,51
<i>Yoldia amygdalea [hyperborea]</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
<i>Mytilus edulis</i>	1,41	0,01 ± 0,006	0,06
<i>Lyonsia arenosa</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Thracia myopsis</i>	1,13	0,01 ± 0,006	0,05
<i>Nicania montagui</i>	3,10	0,03 ± 0,010	0,14

см. продолжение

Таблица 15. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Thyasira gouldi</i>	9,86 *	0,15 ± 0,032	0,62
<i>Hiatella arctica</i>	38,31 **	0,99 ± 0,095	3,96 !
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
<i>Macoma calcarea</i>	2,25	0,02 ± 0,008	0,09
<i>Arctica islandica</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Mya truncata</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
Crustacea			
<i>Anonyx nugax</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Orchomenella groenlandica</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
<i>Orchomenella minuta</i>	1,13	0,14 ± 0,104	0,57
<i>Protomedea fasciata</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Oediceros borealis</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Paroediceros lynceus</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Apherusa bispinosa</i>	1,13	0,04 ± 0,022	0,16
<i>Monoculodes sp.</i>	0,85	0,01 ± 0,007	0,05
<i>Melita dentata</i>	0,85	0,02 ± 0,013	0,08
<i>Melita palmata</i>	0,56	0,01 ± 0,004	0,02
<i>Photis reinhardi</i>	0,85	0,01 ± 0,007	0,05
<i>Parapleustes assimilis</i>	3,66	0,15 ± 0,059	0,61
<i>Parapleustes monocuspis</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Corophium bonelli</i>	1,13	0,01 ± 0,007	0,06
<i>Dulichia spinosissima</i>	3,66	0,17 ± 0,079	0,67
<i>Andaniella pectinata</i>	1,13	0,06 ± 0,041	0,23
<i>Gitanopsis arctica</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Metopa alderi</i>	1,97	0,08 ± 0,035	0,32
<i>Gammaroidea f. gen. sp.</i>	31,83 **	2,39 ± 0,432	9,60 !
<i>Diastylis glabra</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Diastylis sulcata</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Brachydiastylis resima</i>	0,56	0,01 ± 0,006	0,03
<i>Leicon nasicooides</i>	1,69	0,04 ± 0,019	0,16
<i>Isopoda f. gen. sp.</i>	23,66 *	0,90 ± 0,128	3,60 !
<i>Leptognathia sarsi</i>	8,73 *	0,14 ± 0,033	0,54
<i>Hetairus polaris</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Hyas araneus</i>	5,07 *	0,08 ± 0,020	0,31
Pantopoda			
<i>Nymphon rubrum</i>	1,97	0,03 ± 0,012	0,11
<i>Pseudopallene circularis</i>	15,21 *	0,30 ± 0,047	1,21
<i>Pseudopallene spinipes</i>	6,20 *	0,12 ± 0,034	0,49
Echinodermata			
<i>Ophiopholis aculeata</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Asterias rubens</i>	0,28	0,00 ± 0,003	0,01
<i>Henricia sp.</i>	1,41	0,01 ± 0,006	0,06
Enteropneusta			
<i>Saccoglossus mereschkowski</i>	0,85	0,01 ± 0,005	0,03

* - встречаемость более 5%

** - таксон принадлежит десяти с наибольшей встречаемостью

! - таксон принадлежит десяти с наибольшей численностью

различными. Средняя относительная плотность в друзах и прилегающих пробах (“А”) достоверно отличается для большинства распространенных здесь таксонов (таб. 16), причем некоторые массовые виды преобладают в агрегациях, а некоторые – в грунте вокруг них. Так как население друз регистрируется на неопределенной площади, формализация количественного сравнения их фауны с окружающим населением возможна с помощью перехода к относительным плотностям. Именно вычисление таковых и нормализация их значений позволяет статистически сравнить соотношение плотностей различных видов беспозвоночных в грунте, окружающем агрегации, и в грунте, заполняющем пустоты внутри них. Из числа массовых видов к друзам тяготеют моллюски *Hiatella arctica* и многощетинковые черви *Pholoe minuta* (Sigalionidae), *Harmothoe imbricata* (Polynoidae), *Amphitrite cirrata* и *Polycirrus medusa* (Terebellidae), *Pygospio elegans* (Spionidae), *Cirratulus cirratus* (Cirratulidae) и *Capitella capitata* (Capitellidae), в то время как к окружающему грунту (пробам “А”) приурочены кольцецы *Aricidea nolani* и *Paraonis gracilis* (Paraonidae), *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Microspio theeli* (Spionidae), *Chaetozone setosa* (Cirratulidae), *Heteromastus filiformis laminaria* (Capitellidae), *Rhodine loveni* (Maldanidae) и неопределенные представители Oligochaeta. Хотя число видов, обнаруживших предпочтение окружающего грунта друзам по относительной плотности, сравнительно невелико, среди них высока доля наиболее обычных и обильных. Индекс видового разнообразия Шеннона, подсчитанный для подвижной фауны агрегаций (1,52) практически равен таковому для проб “А” (1,51).

Средний вес экземпляра также оказывается статистически достоверно различным в друзах и около них для двух десятков видов подвижных беспозвоночных (таб. 17). В частности, рассматривая массовые виды, следует отметить, что *Amphitrite cirrata* (Terebellidae) существенно крупнее вне друз, а *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis laminaria* (Capitellidae) и Oligochaeta демонстрируют более высокий средний вес экземпляра внутри агрегаций.

5.3. Разнообразие подвижного населения друз. Основная сложность, возникающая при изучении закономерностей формирования подвижной фауны агрегаций, связана с большим разнообразием размеров изученных нами объектов. Многие из них невелики, что можно проиллюстрировать распределением друз по количеству экземпляров (рис. 24) и биомассе (рис. 25) вагильных беспозвоночных. Такие агрегации, в которых обнаружено всего несколько

Таблица 16. Сравнение подвижного населения друз и окружающего их грунта по относительной численности.

1. Название таксона	φ-преобразованная относительная численность		4. Сравнение с помощью F-критерия (p)
	2. в друзах	3. в пробах «А»	
<i>Таксоны, связанные с друзами</i>			
Nemertini	0,03	0,01	0,000 ***
Polychaeta			
<i>Eteone longa</i>	0,03	0,02	0,000 ***
<i>Eumida sanguinea</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,06	0,01	0,000 ***
<i>Gattyana cirrosa</i>	0,05	0,01	0,000 ***
<i>Harmothoe imbricata</i>	0,08	0,01	0,000 ***
<i>Pholoe minuta</i>	0,20	0,02	0,000 ***
<i>Autolytus sp.</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Eusyllis blomstrandii</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Nereimyra punctata</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Nephtys sp.</i>	0,03	0,03	0,000 ***
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Polydora quadrilobata</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Polydora sp.</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Pygospio elegans</i>	0,06	0,05	0,016 **
<i>Spio filicornis</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Cossura longicirrata</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Cirratulus cirratus</i>	0,17	0,01	0,000 ***
<i>Flabelligera affinis</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Capitella capitata</i>	0,11	0,03	0,000 ***
<i>Dorvillea kastjani</i>	0,04	0,04	0,000 ***
<i>Arenicola marina</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Leiochone polaris</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Nicomache minor</i>	0,05	0,01	0,000 ***
<i>Ampharete goesi</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Ampharete sp.</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Amphitrite cirrata</i>	0,13	0,01	0,000 ***
<i>Terebellides stroemi</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Dodecaceria concharum</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Laphania boeki</i>	0,03	0,02	0,000 ***
<i>Polycirrus medusa</i>	0,11	0,01	0,000 ***
<i>Proclea malmgremi</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Chone infundibuliformis</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Chone sp.</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Laonome kroyeri</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Potamilla reniformis</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Myriochele oculata</i>	0,03	0,01	0,000 ***
Crustacea			
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Parapleustes assimilis</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Paroediceros lynceus</i>	0,03	0,01	0,000 ***
Gammaroidea f. gen. sp.	0,09	0,02	0,000 ***
<i>Lamprops fuscata</i>	0,03	0,01	0,000 ***

см. продолжение

Таблица 16. (продолжение)

1	2	3	4
Isopoda f. gen. sp.	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Hyas araneus</i>	0,03	0,01	0,000 ***
Pantopoda			
<i>Pseudopallene circularis</i>	0,05	0,01	0,000 ***
<i>Pseudopallene spinipes</i>	0,03	0,01	0,000 ***
Mollusca			
<i>Boreothrophon clathratus</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Boreothrophon truncatus</i>	0,04	0,01	0,000 ***
<i>Admete couthouyi</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Oenopota</i> sp.	0,05	0,01	0,000 ***
<i>Axinopsida orbiculata</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Crenella decussata</i>	0,04	0,03	0,000 ***
<i>Hiatella arctica</i>	0,14	0,01	0,000 ***
<i>Musculus</i> sp.	0,42	0,01	0,000 ***
<i>Nicania montagui</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Leionucula belottii</i>	0,03	0,01	0,000 ***
<i>Macoma calcarea</i>	0,03	0,02	0,000 ***
<i>Thracia myopsis</i>	0,03	0,01	0,000 ***
Таксоны, связанные с грунтом вблизи друз («А»)			
<i>Scoloplos armiger</i>	0,06	0,22	0,000 ***
<i>Microspio theeli</i>	0,03	0,17	0,000 ***
<i>Aricidea nolani</i>	0,03	0,09	0,012 **
<i>Paraonis gracilis</i>	0,03	0,04	0,001 ***
<i>Chaetozone setosa</i>	0,05	0,21	0,000 ***
<i>Heteromastus filiformis laminaria</i>	0,08	0,09	0,000 ***
<i>Rhodine loveni</i>	0,03	0,03	0,047 **
<i>Rhodine</i> sp.	0,05	0,16	0,000 ***
Oligochaeta	0,04	0,12	0,000 ***
Crustacea			
<i>Leptognathia sarsi</i>	0,03	0,04	0,005 ***
Таксоны, не показывающие достоверных различий в численности			
Polychaeta			
<i>Micronephthys minuta</i>	0,03	0,05	0,655
<i>Apistobranchnus tulbergi</i>	0,06	0,12	0,885
<i>Tharyx marioni</i>	0,03	0,04	0,443
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,04	0,03	0,321
<i>Praxillella praetermissa</i>	0,05	0,11	0,348
<i>Ampharete balthica</i>	0,04	0,06	0,207
Mollusca			
<i>Thyasira gouldi</i>	0,03	0,05	0,820

* - различия достоверны на уровне $p < 0,10$

** - различия достоверны на уровне $p < 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p < 0,01$

включены виды, встречаемость которых в пробах или друзах превышает 5%

Таблица 17. Средний вес экземпляра подвижных беспозвоночных в друзах и в окружающем грунте.

1. Название таксона	2. Средний вес экземпляра в друзах (г)	3. Средний вес экземпляра в пробах "А" (г)	4. p для t-критерия Стьюдента
Nemertini	0,0171 ± 0,01006	0,0021 ± 0,00036	0,155
Polychaeta			
<i>Eteone longa</i>	0,0029 ± 0,00078	0,0032 ± 0,00053	0,801
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,0028 ± 0,00031	0,0165 ± 0,01374	0,338
<i>Gattyana cirrosa</i>	0,0437 ± 0,00508	0,0685 ± 0,01609	0,155
<i>Harmothoe imbricata</i>	0,0190 ± 0,00206	0,0251 ± 0,00651	0,393
<i>Pholoe minuta</i>	0,0009 ± 0,00005	0,0012 ± 0,00011	0,074
<i>Autolytus sp.</i>	0,0018 ± 0,00027	0,0030 ± 0,00200	0,661
<i>Eusyllis blomstrandii</i>	0,0019 ± 0,00025	0,0011 ± 0,00013	0,008 **
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i>	0,0008 ± 0,00003	0,0010 ± 0,00000	0,000 **
<i>Nereimyra punctata</i>	0,0015 ± 0,00034	0,0016 ± 0,00031	0,738
<i>Micronephthys minuta</i>	0,0018 ± 0,00015	0,0017 ± 0,00014	0,701
<i>Nephthys sp.</i>	0,1676 ± 0,08072	0,2846 ± 0,03364	0,198
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,0032 ± 0,00058	0,0731 ± 0,03602	0,065
<i>Scoloplos armiger</i>	0,0023 ± 0,00058	0,0029 ± 0,00022	0,288
<i>Apistobranchnus tulbergi</i>	0,0016 ± 0,00019	0,0008 ± 0,00005	0,000 **
<i>Microspio theeli</i>	0,0009 ± 0,00004	0,0006 ± 0,00004	0,000 **
<i>Polydora quadrilobata</i>	0,0026 ± 0,00081	0,0010 ± 0,00010	0,099
<i>Polydora sp.</i>	0,0027 ± 0,00066	0,0013 ± 0,00013	0,069
<i>Pygospio elegans</i>	0,0006 ± 0,00003	0,0006 ± 0,00005	0,852
<i>Aricidea nolani</i>	0,0010 ± 0,00009	0,0008 ± 0,00007	0,111
<i>Paraonis gracilis</i>	0,0011 ± 0,00010	0,0009 ± 0,00006	0,051
<i>Cossura longicirrata</i>	0,0010 ± 0,00000	0,0008 ± 0,00006	0,011 **
<i>Chaetozone setosa</i>	0,0015 ± 0,00010	0,0015 ± 0,00011	0,985
<i>Cirratulus cirratus</i>	0,0037 ± 0,00044	0,0024 ± 0,00056	0,092
<i>Tharyx marioni</i>	0,0016 ± 0,00030	0,0013 ± 0,00012	0,331
<i>Flabelligera affinis</i>	0,0091 ± 0,00127	0,0063 ± 0,00225	0,400
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,0022 ± 0,00044	0,0022 ± 0,00028	0,970
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	0,0067 ± 0,00446	0,0059 ± 0,00200	0,873
<i>Capitella capitata</i>	0,0015 ± 0,00015	0,0009 ± 0,00008	0,001 **
<i>Heteromastus filiformis laminaria</i>	0,0011 ± 0,00005	0,0009 ± 0,00005	0,000 **
<i>Dorvillea kastjani</i>	0,0011 ± 0,00006	0,0008 ± 0,00006	0,003 **
<i>Arenicola marina</i>	0,0011 ± 0,00006	0,0030 ± 0,00300	-
<i>Leiochone polaris</i>	0,0017 ± 0,00024	0,0019 ± 0,00027	0,582
<i>Nicomache minor</i>	0,0065 ± 0,00102	0,0021 ± 0,00064	0,001 **
<i>Praxillella praetermissa</i>	0,0064 ± 0,00220	0,0101 ± 0,00138	0,150
<i>Rhodine sp.</i>	0,0014 ± 0,00012	0,0018 ± 0,00012	0,022 **
<i>Ampharete balthica</i>	0,0020 ± 0,00061	0,0010 ± 0,00008	0,116
<i>Ampharete goesi</i>	0,0061 ± 0,00137	0,0094 ± 0,00746	0,677
<i>Ampharete sp.</i>	0,0011 ± 0,00008	0,0019 ± 0,00092	0,422
<i>Amphitrite cirrata</i>	0,0935 ± 0,01484	0,6269 ± 0,17810	0,011 **
<i>Terebellides stroemi</i>	0,0020 ± 0,00077	0,0150 ± 0,00494	0,016 **
<i>Laphania boeki</i>	0,0081 ± 0,00200	0,0049 ± 0,00087	0,148
<i>Polycirrus medusa</i>	0,0103 ± 0,00208	0,0062 ± 0,00096	0,075
<i>Proclea malmgremi</i>	0,0032 ± 0,00061	0,0029 ± 0,00073	0,761
<i>Chone infundibuliformis</i>	0,2045 ± 0,05160	0,2191 ± 0,16526	0,936
<i>Chone sp.</i>	0,0013 ± 0,00019	0,0013 ± 0,00021	0,908
<i>Potamilla reniformis</i>	0,0298 ± 0,00536	0,0030 ± 0,00300	-
<i>Myriochele oculata</i>	0,0020 ± 0,00100	0,0020 ± 0,00024	1,000

см. продолжение

Таблица 17. (продолжение)

1	2	3	4
Oligochaeta	0,0007 ± 0,00004	0,0005 ± 0,00003	0,000 **
Mollusca			
<i>Boreothrophon clathratus</i>	0,2132 ± 0,06823	0,2039 ± 0,06458	0,922
<i>Admete couthouyi</i>	0,0843 ± 0,03563	0,1080 ± 0,03092	0,623
<i>Oenopota</i>	0,0442 ± 0,00814	0,0535 ± 0,01336	0,556
<i>Hiatella arctica</i>	0,2477 ± 0,03571	0,5501 ± 0,25021	0,254
<i>Leionucula belottii</i>	0,0089 ± 0,00640	0,0142 ± 0,00302	0,484
<i>Macoma calcarea</i>	0,0038 ± 0,00133	0,6986 ± 0,09984	0,000 **
<i>Nicania montagui</i>	0,0475 ± 0,03110	0,1647 ± 0,07265	0,149
<i>Crenella decussata</i>	0,0027 ± 0,00039	0,0478 ± 0,04338	0,304
<i>Thyasira gouldi</i>	0,0016 ± 0,00028	0,0073 ± 0,00098	0,000 **
Crustacea			
<i>Leptognathia sarsi</i>	0,0008 ± 0,00005	0,0008 ± 0,00006	0,747
<i>Isopoda</i>	0,0007 ± 0,00004	0,0010 ± 0,00004	0,000 **
<i>Gammaroidea</i>	0,0053 ± 0,00403	0,0028 ± 0,00129	0,561
<i>Hyas araneus</i>	1,0571 ± 0,61669	0,3638 ± 0,16752	0,291
Pantopoda			
<i>Pseudopallene circularis</i>	0,0042 ± 0,00058	0,0071 ± 0,00133	0,050 **
<i>Pseudopallene spinipes</i>	0,0056 ± 0,00131	0,0020 ± 0,00041	0,016 **

** - виды, различия в среднем весе экземпляра которых достоверны при уровне значимости 0,05. **Жирным** шрифтом обозначены наибольшие значения в паре средних весов экземпляра

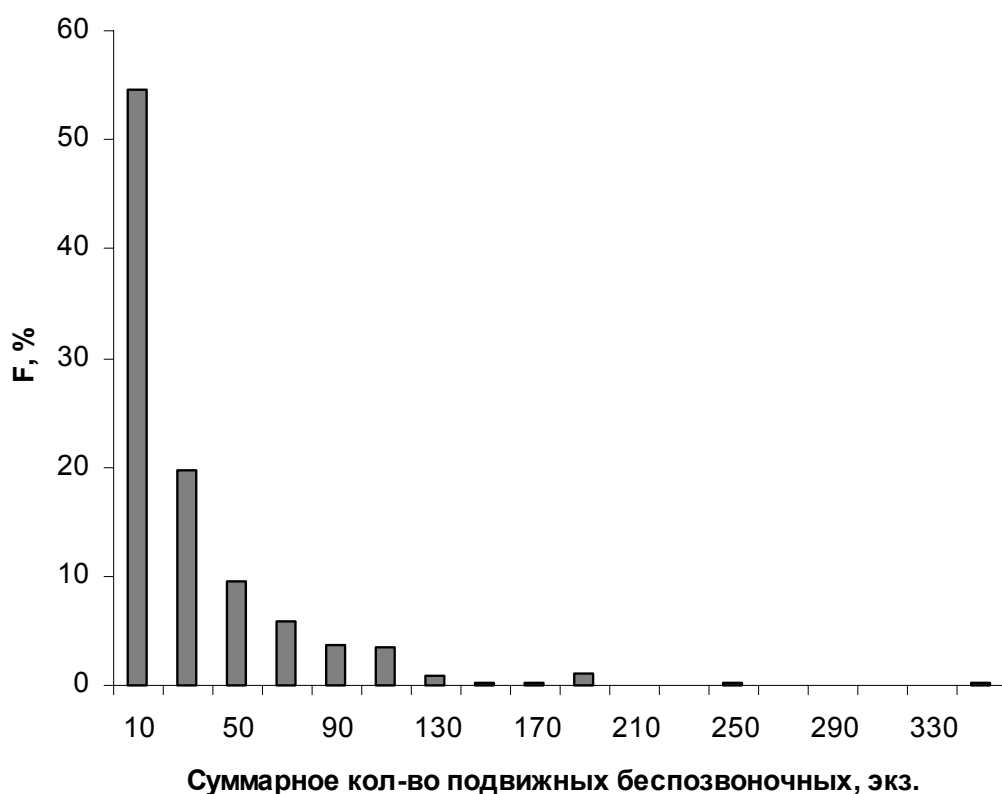


Рисунок 24. Распределение агрегаций по количеству экземпляров подвижных беспозвоночных. F - частота.

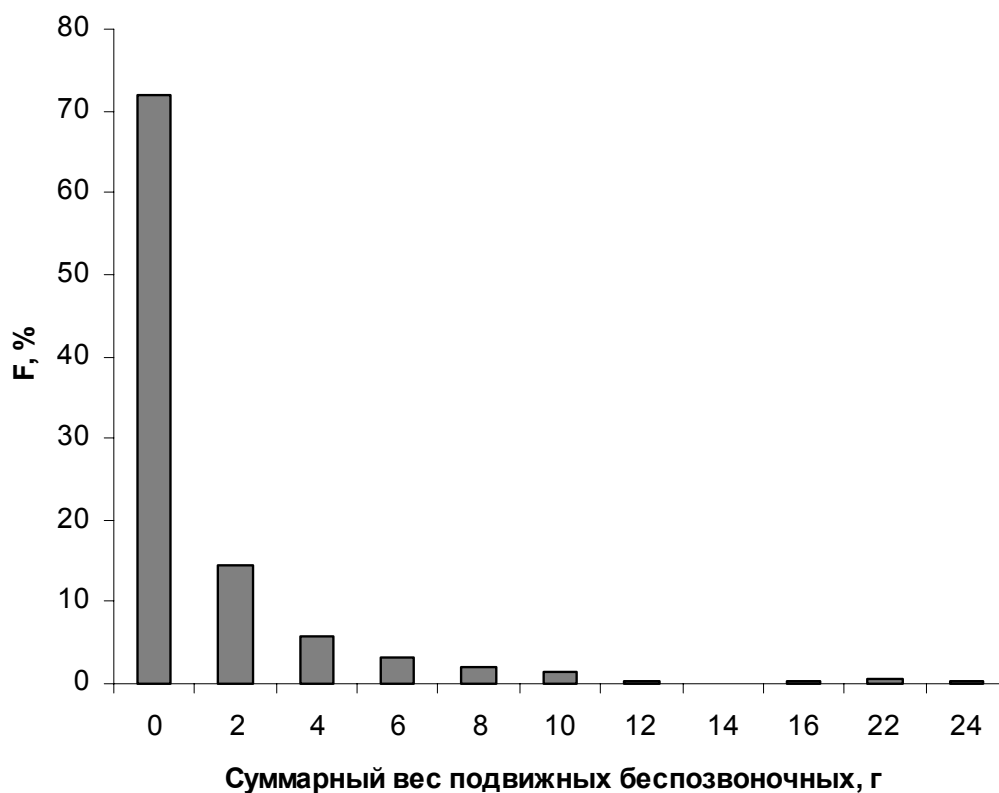
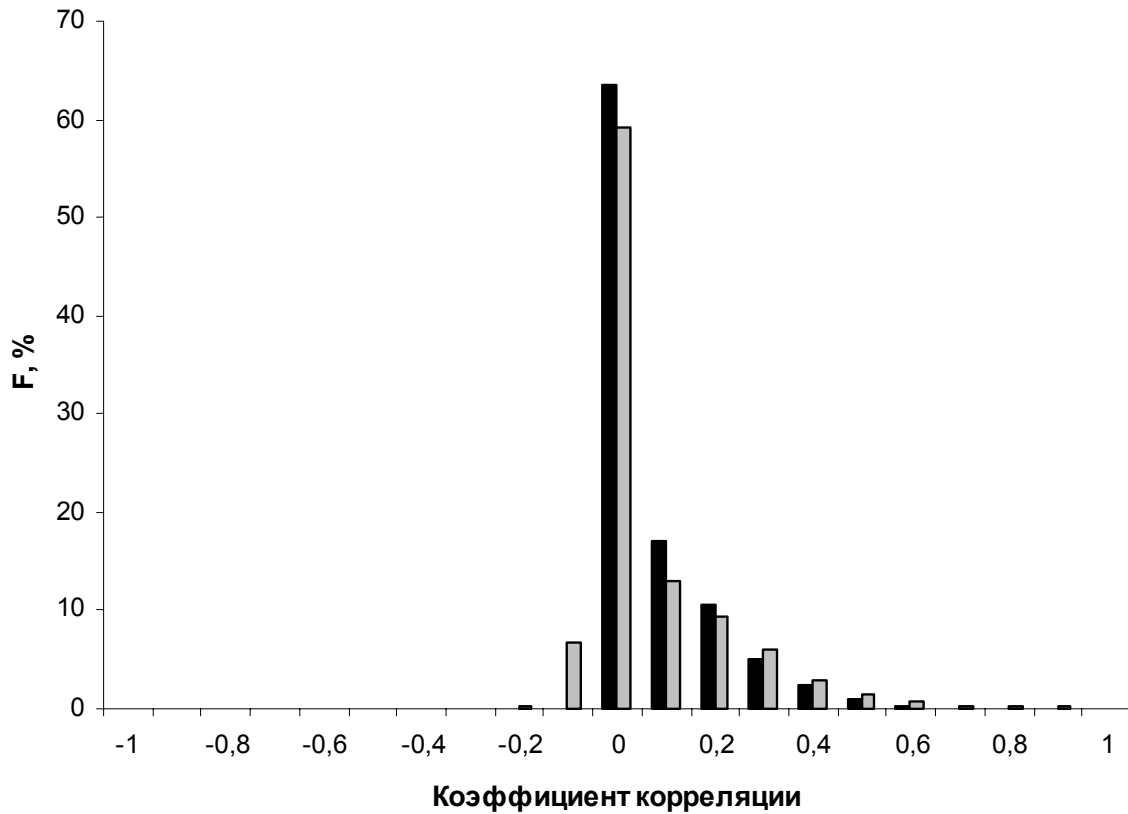


Рисунок 25. Распределение агрегаций по биомассе подвижных беспозвоночных. F - частота.

экземпляров подвижных обитателей, составляют больше половины от числа исследованных. Вообще, коэффициент видового разнообразия Шэннона, вычисленный для состава свободноживущих представителей населения друзы, принимает значения от 0 до 3,15. Этот показатель демонстрирует достоверную положительную корреляцию с суммарной биомассой асцидий ($0,29 \pm 0,059$), числом крупных (с длиной апертуры более 9 мм) живых ($0,42 \pm 0,053$) и погибших ($0,39 \pm 0,054$) баянусов.

Если подсчитать между показателями численности видов в друзах коэффициенты корреляции Браве-Пирсона, то их распределение оказывается различным в зависимости от того, все ли агрегации включены в расчет или только те, в которых встречено более 50 экземпляров свободноживущих беспозвоночных. Разброс коэффициентов существенно увеличивается при исключении из рассмотрения “малонаселенных” друз (рис. 26), в частности их среднее квадратичное отклонение возрастает от 0,106 до 0,142. В силу этого при корреляционном анализе подвижной фауны использовали лишь друзы, где число экземпляров ее представителей превышало 50. Чтобы выявить группы видов, чаще встречающихся совместно, нежели по отдельности, был проделан кластерный анализ. Совместно с



■ для всех друз □ только для друз, где встречено больше 50 экз. животных

Рисунок 26. Распределение коэффициентов корреляции между видами подвижных беспозвоночных, подсчитанных по их обилию в друзах. F - частота.

численностью беспозвоночных, исходными данными для него также послужили различные параметры друз, относящиеся к обилию и демографическому составу баянусов и асцидий. Результаты анализа иллюстрирует рисунок 27. Если отсечь ветви полученного дендрита по значению наименьшего коэффициента корреляции, достоверно отличающегося от нуля, то, помимо нескольких мелких, образуется пять относительно крупных классов (рис. 27, 1-5). В каждый из них входит ряд представителей подвижного населения наряду с теми или иными параметрами агрегации. Мелкие кластеры при этом включают по один-два таксона. Из 41 вида макрофауны, встречаемость которых в друзах превышает 5%, 30 распределяется между пятью крупными классами.

Из числа наиболее распространенных в агрегациях видов кольцецы *Pholoe minuta*, *Cirratulis cirratus*, *Polycirrus medusa*, *Capitella capitata*, *Heteromastus fiffiformis* и моллюск *Hiatella arctica* входят в первый кластер. Он содержит, кроме указанных форм, такие характеристики друз, как коэффициент видового разнообразия Шэннона, подсчитанный для

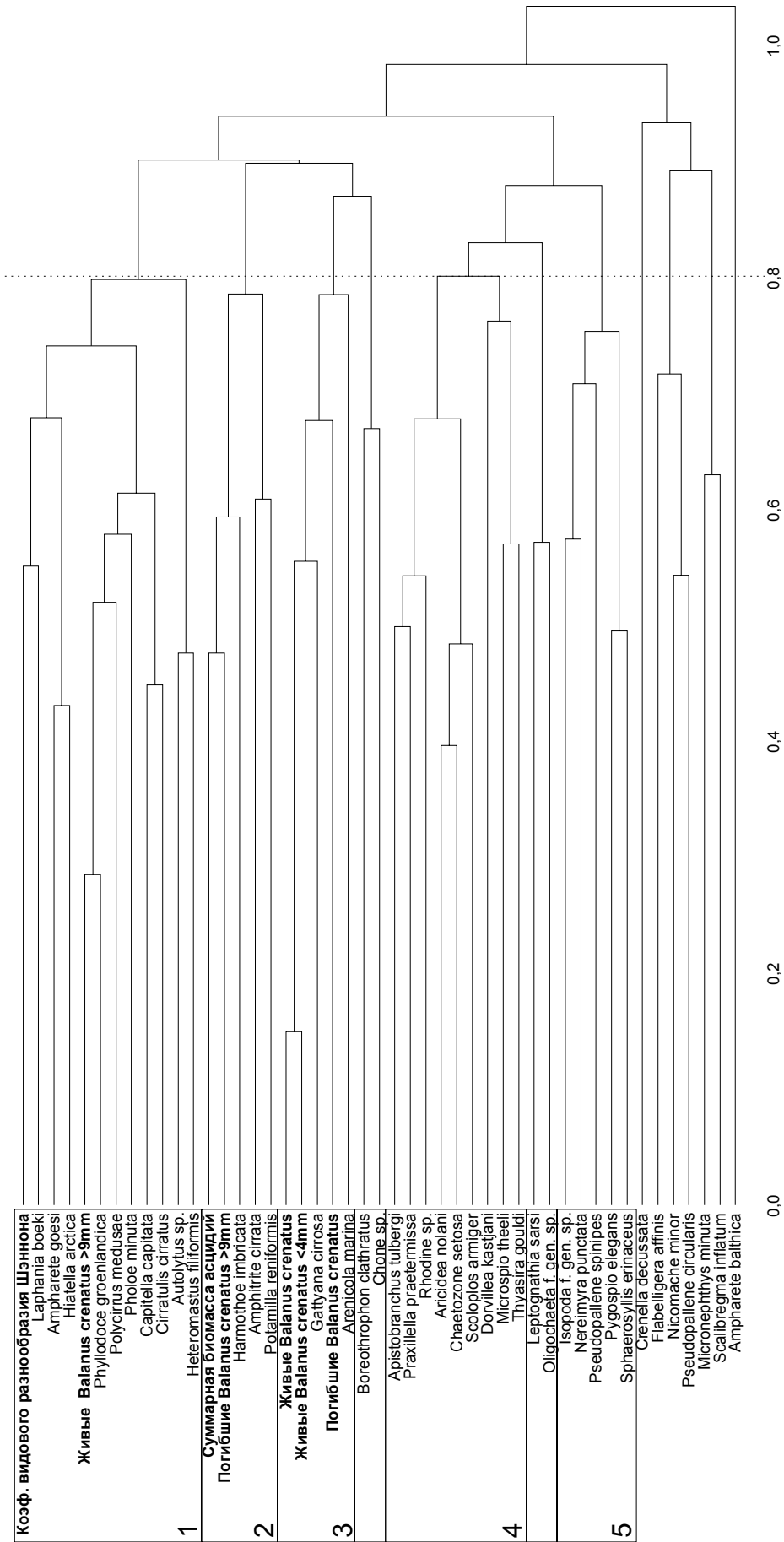


Рисунок 27. Результаты кластерного анализа подвижного населения друз по встречам в друзах $1-r$, где r - коэффициент корреляции между видами, подсчитанный по их обилиям в агрегациях. Включены виды, встречаемость которых в друзах превышает 5% и друзы, в которых встречено более 50 экземпляров подвижных беспозвоночных. 1 - 5 - выделенные группы видов, см. пояснения в тексте. За границу между группами принято значение r , достоверно отличающееся от 0 при $p=0,05$.

всего подвижного населения, и количество экземпляров живых *Balanus crenatus* с диаметром апертуры 9 мм и более. Многощетинковые черви *Harmothoe imbricata*, *Potamilla reniformis* и *Amphitrite cirrata* в составе второго кластера группируются совместно со значением суммарной биомассы асцидий в друзе и числом домиков, оставшихся от крупных (диаметр апертуры не меньше 9 мм) погибших баянусов. На основании качественных наблюдений, полученных нами в ходе разборки друз, можно утверждать, что *Potamilla reniformis* обычно встречается именно в составе сростков асцидий. Среди и внутри домиков погибших баянусов трубки этих червей обнаружены не были. С несколькими более редкими видами связан *Pygospio elegans*, входящий в состав пятого крупного кластера. Четвертый же представлен видами Polychaeta, встречаемость которых в друзах не столь высока, такими как *Chaetozone setosa*, *Apistobranthus tulbergi*, *Microspio theeli*, *Aricidea nolani* и *Scoloplos armiger*. При этом *Microspio theeli* существенно обособлен от иных перечисленных видов в пределах выделенной группы. Третий же кластер в основном содержит параметры друз, не обнаруживающие заметных корреляций с обилием представителей их подвижного населения, а именно: общее количество живых баянусов, количество их живой молодежи (рачки, диаметр апертуры у которых не превысил 3 мм) и общее количество домиков погибших *Balanus crenatus* вне зависимости от размера.

5.4. Обсуждение. Внутри друз усоногих и асцидий складывается своеобразный комплекс подвижных животных. Здесь доминируют виды, малочисленные в окружающем грунте, и наоборот, почти отсутствуют формы, для него характерные. Часть из приуроченных к данному микробиотопу видов, например брюхоногие моллюски и кольцецы из семейства Polynoidae, обычно встречаются на поверхности субстрата, но большинство представлено характерными обитателями толщи заиленного грунта. Подходящей для последних средой обитания, по-видимому, оказываются заполненные осадком и детритом полости, образованные первичным субстратом, домиками баянусов и асцидиями. Чтобы оценить специфику населения и установить возможные причины такой специфики, следует обратиться к исследованиям объектов, возможно более похожих на изученный в данной работе. Сходные микробиотопы могут быть связаны с погруженными в ил корнями или ризоидами донных макрофитов (Moore, 1974; Мягков, 1975; Bell, Westoby, 1986; Edgar, Robertson, 1992), а также с агрегациями двустворчатых моллюсков (Артемьева, 1997) и матами, состоящими из трубок

многощетинковых червей (Woodin, 1974; 1975; 1976). Действительно, о многих подобного рода биогенных образованиях известно, что их присутствие может определять состав населения мягкого грунта. Создание физической структуры, укрепляющей осадок, разделяющей его на “ячейки” и предоставляющей множество убежищ для мелких животных, а также способствующей накоплению детрита, признается одним из важных факторов воздействия эдификаторов на сообщество инфавны (например, Woodin, 1975; Crooks, Khim, 1999; Lee и др., 2001). Трубки *Diopatra cuprea* (Polychaeta, Onuphidae) влияние которых на инфавну было описано в последней из упомянутых работ, способствуют снижению пресса хищников. В результате высокая плотность этих трубок (вне зависимости от наличия самих червей) приводит к доминированию *Spio spp.* и *Streblospio benedicti* (Polychaeta, Spionidae), *Spiochaetopterus oculatus* (Polychaeta, Chaetopteridae) и *Tharix acutus* (Polychaeta, Cirratulidae). Заросли взморника (*Zostera japonica*) привлекают поверхностную фауну, как и искусственные аналоги таких зарослей, использованные в полевом эксперименте (Lee и др., 2001). Авторы наблюдали положительные зависимости между плотностью побегов *Zostera*, количеством детрита, обилием и видовым богатством донного населения. В таких местообитаниях, по видимому, физическая структура поселения эдификатора не защищает детритофагов от хищников (Bell, Westoby, 1986).

Будучи крупными организмами, баянусы и асцидии продуцируют существенные объемы фекалий. Собирая, путем активной фильтрации, корм в придонном слое воды, баянусы, например, концентрируют продукты дефекации в непосредственной близости от себя, не отбрасывая их далеко в сторону. В друзе, помещенной в аквариум, характерные фекалии усоногих появляются на поверхности их домиков быстро и в заметном количестве (собственные наблюдения). По отношению к асцидиям такие наблюдения отсутствуют; вполне возможно, что их фекалии выносятся за пределы друзы мощным током выводного сифона животного. Известно, что накопление продуктов дефекации и псевдофекалий других крупных фильтраторов – двустворчатых моллюсков – действительно приводит к изменениям донного населения (например, Reise, 1983; Rosenberg, Loo, 1983; Dumbauld, 1997).

Один из самых заметных способов воздействия сестонофагов на окружающее население связан с их способом питания. Количество пригодных в пищу частиц, взвешенных в придонном объеме воды, оказывается весьма ограниченным, что приводит к возникновению

конкуренции между соседствующими экземплярами. Различные фильтраторы часто угнетают друг друга (например, Buss, 1979; Best, Thorpe, 1986; Okamura, 1988), однако такие взаимоотношения характерны для прикрепленных организмов и, по-видимому, мало выражены среди подвижных животных. Следовательно, на условиях жизни детритофагов данный аспект влияния эдификаторов непосредственно сказываться не должен. Тем не менее, присутствие активных фильтраторов затрагивает инфауну, так как первые часто способны поглощать подвижных планктонных личинок обитателей грунта (например, Maurier, 1983; Hunt и др., 1987). Отмечена такая способность и для баянусов и асцидий, правда лишь по отношению к личинкам представителей эпифауны (Young, Cameron, 1989; Osman, Whitlatch, 1995). Едва ли, впрочем, в этом следует усматривать какую-либо специфику, так как упомянутые работы слишком малочисленны.

Таким образом, между условиями обитания подвижной фауны в друзе и вне ее обнаруживается ряд различий, каждое из которых способно, судя по примерам уже изученных систем, обусловить разницу в обилии подвижных беспозвоночных. Отметим, что даже для сравнительно подробно изученных поселений двустворчатых моллюсков-сестонофагов часто бывает сложно установить, какой именно из факторов, связанных с присутствием эдификатора, определяет плотность подвижной фауны: накопление продуктов жизнедеятельности, создание токов воды или формирование физической структуры микробиотопа (Ragnarsson, Raffaelli, 1999).

По-видимому, наиболее заметным результатом воздействия накопления в друзах продуктов дефекации *Balanus* следует считать нахождение здесь представителей Capitellidae (*Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis laminaria*), более крупных по сравнению с экземплярами, обитающими вне агрегаций (таб. 17). Действительно, наибольшая плотность и биомасса *Capitella capitata*, а также иных видов-оппортунистов с коротким жизненным циклом, достигается в условиях дефицита кислорода и избытка органического вещества. Именно такие условия сопутствуют естественным и искусственным плотным поселениям моллюсков-фильтраторов. Известно, что в обогащенных фекалиями сестонофагов биотопах происходят сукцессии в направлении доминирования Capitellidae (Mattison, Linden, 1983; Чивилев, Иванов, 2000).

Среди видов, приуроченность которых к агрегациям баянусов и асцидий может быть

связана с их физической структурой, следует назвать двустворчатого моллюска *Hiatella arctica*, а также многощетинковых червей *Cirratulis cirratus* (Cirratulidae) и *Pholoe minuta* (Sigalionidae). Перечисленные формы нам, как и нашим коллегам, часто случалось встречать в местообитаниях, богатых пустотами. Например, крупные *Cirratulis cirratus* в больших количествах обнаруживаются в полостях, создаваемых ветвящимися ризоидами донных макрофитов, таких как *Laminaria saccharina* (А.В. Гришанков, В.М. Хайтов, устное сообщение). Для *Hiatella arctica* характерно поселение в норках, которые этот моллюск способен сверлить, в случае, если найдется подходящий субстрат (например, Trudgill, Crabtree, 1987).

Привлекательность друз для представителей семейства Terebellidae объяснить сложнее. Единственное соображение, с нашей точки зрения заслуживающее внимания, связано с особенностями трубок, которые строят эти черви. И *Amphitrite cirrata*, и *Polycirrus medusa* прикрепляют свои трубки к твердому субстрату (собственные наблюдения), в роли которого в изучаемом биотопе и выступают друзы. В самом деле, иные твердые объекты подходящего размера, не занятые усоногими или асцидиями, здесь достаточно редки (см. гл. 3). Сравнительно крупные хищные черви *Harmathoe imbricata* и *Gattyana cirrosa* (Polynoidae) могут концентрироваться в агрегациях в связи с наличием здесь убежищ и подходящей пищи. Не изучая специально пищевые спектры указанных хищников, трудно выдвинуть более четкие предположения о природе их предпочтений. И в природе, и в лабораторных условиях эти животные явно предпочитают твердую неровную поверхность открытому грунту и часто обнаруживаются в иных заиленных структурах консортивной природы (таких, например, как ризоиды макрофитов).

Интересно, что для некоторых семейств многощетинковых червей, Cirratulidae, Capitellidae и Spionidae, мы наблюдаем четкую приуроченность различных их представителей к разным изучаемым местообитаниям. Так, *Cirratulis cirratus* преобладает в друзах, в то время как *Chaetozone setosa* – вне. Сходным образом, внутри агрегаций распространены *Capitella capitata*, а снаружи обильны *Heteromastus filiformis laminaria*. Наконец, в друзах обычен *Pygospio elegans*, а в пробах окружающего грунта доминирует *Microspio theeli*. При этом, показывающие здесь приуроченность к друзам формы встречаются в Белом море во множестве иных биотопов. Вероятно, что в каждом из этих семейств, в целом объединяющих

виды, сходные по способу питания и образу жизни, есть представители, в разной степени приспособленные к обитанию в насыщенной пустотами среде с относительным избытком органических веществ (каковой комплекс условий мы связываем с друзами). При этом, как будет показано ниже, при сравнении населения грунта, окружающего агрегации и удаленного от них, приуроченность представителей одного семейства здесь окажется чаще сходной, чем различной (см. гл. 6).

Стоит также обратить внимание на соотношение средней биомассы в друзах и окружающем грунте, показанное для кольцеца *Amphitrite cirrata* (Terebellidae). Средний вес этих червей в несколько раз выше в пробах "А". Наиболее крупные экземпляры, таким образом, концентрируются вокруг агрегаций (в пробах "В" этот вид представлен незначительно, см. гл. 6), в то время как большинство мелких, и, скорее всего, молодых амфитрит обитает в друзах. Впрочем, для детального анализа пространственного распределения разных размерно-возрастных групп подвижного населения необходимы результаты измерений каждого встреченного экземпляра, которыми мы пока не располагаем.

На основании фактов и рассуждений, изложенных выше, можно принять, что характерная для друз фауна формируется в связи с присутствием и физиологической активностью видов-эдификаторов – баянусов и асцидий. Поэтому неудивительно, что видовое разнообразие подвижного населения положительно коррелирует с показателями обилия этих организмов. Особый интерес вызывает наблюдение, указывающее, что домики, которые остаются от погибших усоногих, обладают, по-видимому, не менее мощным средообразующим воздействием, нежели живые экземпляры крупных фильтраторов.

Результаты поиска среди подвижного населения друз групп видов, чаще встречающихся совместно, чем порознь, оказываются достаточно очевидными. Характерные для агрегаций массовые формы распределены между первым и вторым кластерами. Численность большинства таких видов (сгруппированных в первый кластер) тем выше, чем больше в друзе крупных экземпляров *Balanus crenatus*. Эти подвижные животные, судя по всему, находятся в зависимости от усоногих, привлекаемые либо пустотами между их домиками, либо отходами их жизнедеятельности. Именно такой набор видов характерен для друзы, состоящей из множества живых *Balanus crenatus*, где нет крупных асцидий.

Оценить отдельно зависимость обилия видов от биомассы асцидий и количества

крупных домиков погибших баянусов не представляется возможным. Такое ограничение связано с характером варьирования агрегаций по значениям указанных параметров: они тесно скоррелированы друг с другом (см. подробное обсуждение в гл. 7). Положение *Potamilla* в одном кластере со значениями биомассы асцидий, скорее всего, объясняется предпочтением в качестве местообитания полостей между туниками *Styela spp.* (здесь бывают скрыты трубки, венчики же располагаются на поверхности агрегаций). Что касается *Amphitrite cirrata* и *Harmothoe imbricata*, то эти виды, скорее всего, ассоциированы с данным кластером благодаря потребности в крупных полостях (это сравнительно крупные черви). В качестве таких полостей как раз могут выступать пустые домики погибших баянусов.

Нет ничего удивительного в том, что обилие молодежи *Balanus crenatus*, живой либо погибшей, само по себе не оказывает существенного влияния на состав и количество обитающих в друзах подвижных животных. На самом деле, те агрегации, в которых неподвижные обитатели (в данном случае баянусы) представлены исключительно молодью, почти не содержат ни характерной инфауны, ни характерной эпифауны. Собственно, здесь даже нет условий для задержания заиленного грунта, к полостям, заполненным которым, и приурочены подвижные формы.

Наконец, в рамках четвертого кластера группируются виды, которые приурочены к окружающему друзы грунту, а в самих агрегациях малочисленны. Так как друзы извлекаются из проб вручную и не могут быть идеально очищены от прилегающего ила, в результатах подсчета их обитателей частично учитывается и внешнее население. Геометрия некоторых агрегаций такова, что в них встречаются заполненные илом участки значительного размера (хорошим примером могут служить комплексы, субстратом которых служат створки *Serripes groenlandicus*, лежащие на грунте *вогнутой* стороной вверх). Следовательно, иногда в друзах создаются условия, подходящие для характерной внешней фауны. Разделить подобные случаи и артефакты, возникающие в силу особенностей использованной методики, невозможно.

Таким образом, для агрегаций с разным соотношением живых *Balanus crenatus*, их пустых домиков и асцидий характерно несколько разное подвижное население, достаточно резко отличающееся от фауны окружающего друзы грунта.

Глава 6. Население грунта, окружающего агрегации.

6.1. Вводные замечания. Субстраты, на которых обитают баянусы и асцидии, образующие агрегации, окружены илисто-песчаным грунтом. Население этого биотопа составляет заметный компонент структуры изучаемого сообщества. Площадь же, на которой оно обитает, по приблизительным оценкам более чем на порядок превосходит площадь, занимаемую друзами. Если исключить из рассмотрения вертикальное распределение беспозвоночных в грунте, то пространственная структура поселений инфауны представляется более монотонной, нежели таковая эпибиозов. Здесь нет такого разнообразия микробиотопов, как в агрегациях крупных сестонофагов. Вследствие этого, а также в связи с преобладанием в грунте подвижных форм, для изучения топической организации окружения друз мы ограничились рассмотрением серий проб грунта, не прибегая к более точным методам регистрации местоположения организмов.

В 122 пробах было обнаружено 157 видов бентосных беспозвоночных, список которых с указанием встречаемости и средней численности в данном биотопе мы приводим в таблице 18. Как и среди подвижного населения друз, здесь преобладают многощетинковые черви. Доминируют по частоте и (или) по обилию такие виды, как *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Apistobranchnus tulbergi*, *Microspio theeli*, *Pygospio elegans* (Spionidae), *Aricidea nolani*, *Paraonis gracilis* (Paraonidae), *Chaetozone setosa*, *Tharyx marioni* (Cirratulidae), *Heteromastus fififormis laminaria* (Capitellidae), *Praxillella praetermissa*, *Rhodine loveni* (Maldanidae) и неопределенные представители Oligochaeta. В отличие от ситуации, наблюдаемой по отношению к подвижному населению самих друз, в окружающем их грунте массовые виды действительно встречаются практически в каждой пробе (рис. 28). Численность Spionidae (а именно *Pygospio elegans* и *Microspio theeli*) и Oligochaeta от пробы к пробе варьирует несколько сильнее, нежели численность других массовых видов.

6.2. Сравнение населения вблизи и вдали от агрегаций. Население, обнаруженное вблизи друз, по видовому составу очень мало отличается от фауны, найденной между ними. Коэффициент Жаккара, рассчитанный между списками видов всех проб "А" и "В", составляет 0,94. Видовое разнообразие (индекс Шэннона) выше вблизи агрегаций (1,57), чем в промежутках, их разделяющих (1,45). Количественное сравнение численности различных

Таблица 18. Встречаемость и численность населения грунта вокруг агрегаций балянусов и асцидий.

1. Название таксона	2. Встречаемость, %	3. Средняя численность, м ⁻²	4. Коэффициент вариации
Priapulida			
<i>Priapulus caudatus</i>	2,61	1,05 ± 0,518	6,1
Nemertini	22,22 *	13,76 ± 2,629	2,4
Polychaeta			
<i>Eteone longa</i>	48,37 *	38,14 ± 4,272	1,4
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	18,30 *	9,80 ± 1,929	2,4
<i>Antinoella sarsi</i>	0,65	0,52 ± 0,523	12,4
<i>Gattyana cirrosa</i>	13,73 *	8,50 ± 1,986	2,9
<i>Harmothoe imbricata</i>	7,84 *	3,79 ± 1,140	3,7
<i>Pholoe minuta</i>	43,79 *	32,20 ± 4,199	1,6
<i>Autolytus sp.</i>	1,31	0,26 ± 0,184	8,7
<i>Eusyllis blomstrandii</i>	13,73 *	11,71 ± 3,040	3,2
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i>	2,61	1,05 ± 0,518	6,1
<i>Nereimyra punctata</i>	16,34 *	17,12 ± 4,477	3,2
<i>Micronephthys minuta</i>	77,78 *	130,84 ± 10,187	1,0
<i>Nephthys sp.</i>	64,05 *	44,82 ± 4,392	1,2
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	35,95 *	24,67 ± 3,558	1,8
<i>Scoloplos armiger</i>	98,04 **	550,65 ± 23,476 !	0,5
<i>Apistobranchus tulbergi</i>	98,04 **	658,22 ± 48,104 !	0,9
<i>Microspio theeli</i>	64,71 *	727,12 ± 92,776 !	1,6
<i>Polydora sp.</i>	34,64 *	41,92 ± 6,636	2,0
<i>Polydora ciliata</i>	7,84 *	3,40 ± 0,978	3,6
<i>Polydora quadrilobata</i>	24,84 *	24,22 ± 4,588	2,3
<i>Pygospio elegans</i>	84,31 **	255,32 ± 26,739 !	1,3
<i>Spio sp.</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Spio filicornis</i>	22,88 *	19,28 ± 3,964	2,5
<i>Aricidea nolani</i>	93,46 **	272,69 ± 19,964 !	0,9
<i>Paraonis gracilis</i>	83,01 **	118,75 ± 9,448	1,0
<i>Cossura longicirrata</i>	32,68 *	30,82 ± 5,933	2,4
<i>Chaetozone setosa</i>	97,39 **	693,67 ± 41,748 !	0,7
<i>Cirratulus cirratus</i>	12,42 *	7,73 ± 2,057	3,3
<i>Tharyx marioni</i>	69,93 *	127,36 ± 16,806 !	1,6
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	5,23 *	3,95 ± 1,777	5,6
<i>Flabelligera affinis</i>	1,31	0,78 ± 0,583	9,2
<i>Scalibregma inflatum</i>	67,97 *	105,27 ± 12,647	1,5
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	32,03 *	19,39 ± 2,920	1,9
<i>Travisia forbessii</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Capitella capitata</i>	49,67 *	44,01 ± 4,889	1,4
<i>Heteromastus filiformis laminaria</i>	96,08 **	306,20 ± 18,561 !	0,7
<i>Notomastus latericeus</i>	1,31	1,45 ± 1,216	10,4
<i>Dorvillea kastjani</i>	77,78 *	151,44 ± 13,611	1,1
<i>Arenicola marina</i>	1,96	0,78 ± 0,450	7,1
<i>Leiochone polaris</i>	37,25 *	37,39 ± 5,575	1,8
<i>Nicomache minor</i>	5,88 *	2,35 ± 0,828	4,4
<i>Praxillella praetermissa</i>	96,73 **	335,74 ± 14,252	0,5
<i>Rhodine loveni</i>	98,04 **	737,01 ± 40,978 !	0,7
<i>Ampharete sp.</i>	15,69 *	18,07 ± 4,484	3,1
<i>Ampharete balthica</i>	81,70 *	190,41 ± 14,949	1,0
<i>Ampharete finmarchica</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4

см. продолжение

Таблица 18. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Ampharete goesi</i>	6,54 *	4,33 ± 1,594	4,6
<i>Amphitrite cirrata</i>	9,80 *	5,62 ± 1,674	3,7
<i>Terebellides stroemi</i>	31,37 *	21,11 ± 3,745	2,2
<i>Arctacama proboscidea</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Baffinia hesslei</i>	1,31	0,52 ± 0,369	8,7
<i>Laphania boeki</i>	22,88 *	17,54 ± 3,234	2,3
<i>Meline elisabethae</i>	1,96	0,65 ± 0,390	7,4
<i>Nicolea zostericola</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Pista cristata</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Polycirrus medusa</i>	15,03 *	11,93 ± 2,782	2,9
<i>Proclea malmgremi</i>	29,41 *	23,23 ± 4,382	2,3
<i>Anobothrus gracilis</i>	1,31	0,39 ± 0,292	9,2
<i>Laonice cirrata</i>	9,15 *	3,66 ± 0,989	3,3
<i>Chone sp.</i>	7,84 *	6,42 ± 2,580	5,0
<i>Chone infundibuliformis</i>	7,19 *	5,52 ± 2,006	4,5
<i>Chone murmanica</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Euchone sp.</i>	3,27	1,44 ± 0,645	5,6
<i>Fabricia sabella</i>	8,50 *	8,43 ± 3,206	4,7
<i>Laonome kroyeri</i>	16,34 *	13,28 ± 3,132	2,9
<i>Manajunkia aestuarina</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Potamilla reniformis</i>	1,31	1,45 ± 1,216	10,4
<i>Myriochele oculata</i>	33,99 *	25,37 ± 4,307	2,1
<i>Owenia fusiformis</i>	1,31	0,52 ± 0,369	8,7
Oligochaeta	91,50 **	381,06 ± 37,104 !	1,2
<i>Tubificoides benedeni</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
Sipunculida			
<i>Golfingia margaritacea</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
Crustacea			
<i>Ostracoda f. gen. sp.</i>	2,61	1,57 ± 0,820	6,5
<i>Onisimus plautus</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Anonyx nugax</i>	1,31	0,52 ± 0,369	8,7
<i>Socarnes vahlii</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Orchomenella minuta</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Ampelisca macrocephala</i>	26,14 *	14,51 ± 2,281	1,9
<i>Oediceros sp.</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Paroediceros lynceus</i>	28,76 *	23,06 ± 3,819	2,0
<i>Apherusa tridentata</i>	1,96	1,05 ± 0,637	7,5
<i>Monoculodes</i>	7,19 *	2,48 ± 0,749	3,7
<i>Parapleustes assimilis</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Melita dentata</i>	1,31	0,52 ± 0,369	8,7
<i>Melita palmata</i>	1,31	5,75 ± 5,251	11,3
<i>Photis reinhardi</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Eurystheus melanops</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Corophium sp.</i>	1,31	0,78 ± 0,583	9,2
<i>Corophium bonelli</i>	1,96	1,57 ± 0,973	7,7
<i>Corophium crassicorne</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Dulichia spinosissima</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Erythrope erythrophtalma</i>	2,61	1,31 ± 0,686	6,5
<i>Harpinia antennaria</i>	1,96	0,78 ± 0,450	7,1

см. продолжение

Таблица 18. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Gammaroidea f. gen. sp.</i>	33,99 *	45,18 ± 9,529	2,6
<i>Diastylis glabra</i>	1,96	0,65 ± 0,390	7,4
<i>Diastylis scorpioides</i>	0,65	0,52 ± 0,523	12,4
<i>Brachydiastylis resima</i>	1,96	0,65 ± 0,390	7,4
<i>Lamprops fasciata</i>	0,65	1,19 ± 1,190	12,4
<i>Lamprops fuscata</i>	7,84 *	3,01 ± 0,845	3,5
<i>Leicon nasicooides</i>	1,96	1,05 ± 0,637	7,5
<i>Campylaspis costata</i>	1,96	0,78 ± 0,450	7,1
<i>Leptostyllis ampullacea</i>	1,31	1,32 ± 1,196	11,2
<i>Cumacea f. gen. sp.</i>	1,96	0,65 ± 0,390	7,4
<i>Jaera albifrons</i>	0,65	0,52 ± 0,523	12,4
<i>Isopoda f. gen. sp.</i>	22,22 *	16,82 ± 3,742	2,8
<i>Leptognathia sarsi</i>	73,86 *	113,83 ± 11,622	1,3
<i>Mysidacea f. gen. sp.</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Spirontocaris turgida</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Hetairus polaris</i>	1,31	0,39 ± 0,292	9,2
<i>Eualis gaimardi</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Pandalus borealis</i>	1,31	0,78 ± 0,583	9,2
<i>Hyas araneus</i>	14,38 *	7,45 ± 1,678	2,8
Insecta			
<i>Cricotopus vitripennis</i>	1,31	0,78 ± 0,583	9,2
Pantopoda			
<i>Nymphon rubrum</i>	2,61	1,05 ± 0,518	6,1
<i>Pseudopallene circularis</i>	15,69 *	8,90 ± 2,096	2,9
<i>Pseudopallene spinipes</i>	3,27	1,57 ± 0,731	5,8
Mollusca			
<i>Margarites costalis</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Margarites groenlandicus</i>	1,31	0,52 ± 0,369	8,7
<i>Solariella obscura</i>	6,54 *	4,60 ± 1,848	5,0
<i>Ariadnaria borealis</i>	8,50 *	3,93 ± 1,412	4,4
<i>Cryptonatica clausa</i>	2,61	0,92 ± 0,467	6,3
<i>Pseudopolynices nanus</i>	6,54 *	2,48 ± 0,772	3,8
<i>Neptunea despecta</i>	3,27	1,31 ± 0,577	5,5
<i>Buccinum ciliatum</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Buccinum cyaneum</i>	1,96	0,78 ± 0,450	7,1
<i>Buccinum undatum</i>	3,27	1,31 ± 0,577	5,5
<i>Boreothrophon clathratus</i>	5,23 *	2,09 ± 0,722	4,3
<i>Boreothrophon truncatus</i>	2,61	0,92 ± 0,467	6,3
<i>Admete couthouyi</i>	31,37 *	18,31 ± 2,693	1,8
<i>Oenopota sp.</i>	22,88 *	11,65 ± 2,052	2,2
<i>Turitellopsis acicula</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Skeneopsis planorbis</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Palio dubia</i>	1,96	0,78 ± 0,450	7,1
<i>Axinopsida orbiculata</i>	15,69 *	11,95 ± 3,295	3,4
<i>Leionucula belottii</i>	25,49 *	14,01 ± 2,409	2,1
<i>Crenella decussata</i>	69,93 *	72,08 ± 6,604	1,1
<i>Yoldia amygdalea [hyperborea]</i>	1,96	1,58 ± 1,222	9,6
<i>Musculus sp.</i>	11,76 *	9,41 ± 2,695	3,5
<i>Mytilus edulis</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4

см. продолжение

Таблица 18. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Lyonsia arenosa</i>	3,92	1,83 ± 0,773	5,2
<i>Pandora glacialis</i>	4,58	2,76 ± 1,337	6,0
<i>Thracia myopsis</i>	18,30 *	10,46 ± 2,058	2,4
<i>Elliptica elliptica</i>	2,61	1,57 ± 0,820	6,5
<i>Nicania montagui</i>	40,52 *	31,74 ± 4,108	1,6
<i>Hiatella arctica</i>	11,76 *	6,67 ± 1,669	3,1
<i>Thyasira gouldi</i>	79,08 *	112,07 ± 9,315	1,0
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	5,23 *	2,09 ± 0,722	4,3
<i>Serripes groenlandicus</i>	9,15 *	4,46 ± 1,462	4,1
<i>Macoma calcarea</i>	56,21 *	39,16 ± 3,902	1,2
<i>Arctica islandica</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Mya truncata</i>	5,88 *	1,96 ± 0,663	4,2
Echinodermata			
<i>Henricia sp.</i>	0,65	0,26 ± 0,261	12,4
<i>Pteraster militaris</i>	0,65	0,13 ± 0,131	12,4
<i>Stegophiura nodosa</i>	14,38 *	7,19 ± 1,665	2,9
Enteropneusta			
<i>Saccoglossus mereschkowski</i>	3,92	3,16 ± 1,719	6,7

* - встречаемость более 5%

** - таксон принадлежит десяти с наибольшей встречаемостью

! - таксон принадлежит десяти с наибольшей численностью

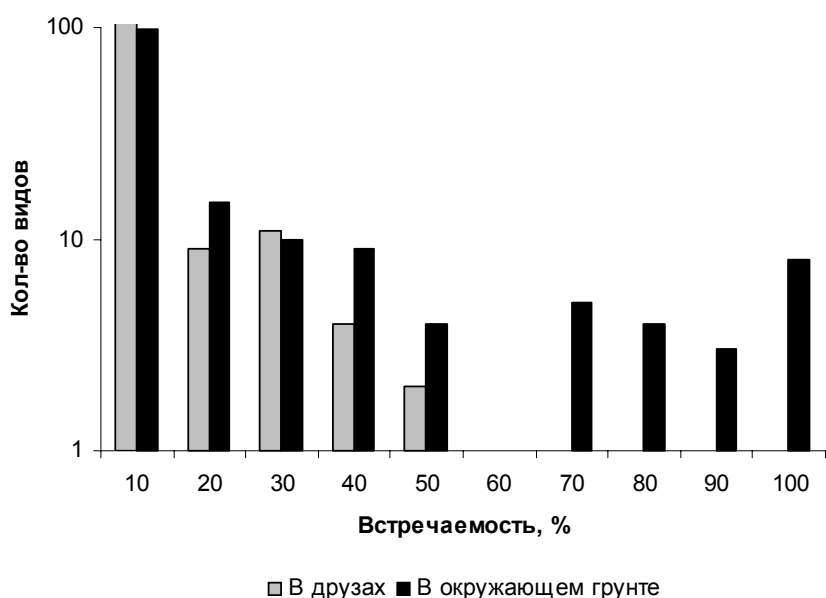


Рисунок 28. Распределение подвижного населения агрегаций и окружающего грунта по встречаемости.

видов, обнаруженных в пробах “А” и “В”, собранных дночерпателем Петерсена, производили на основании подсчитанных значений относительных обилий. Это было необходимо, чтобы компенсировать уменьшение площади пробы “А” после извлечения из нее друзы. Полученные таким образом результаты были проверены путем сравнения населения пар проб “А” и “В”, собранных с помощью рамок. В последнем случае площадь парных сборов была в точности равной. Это позволило выполнить сопоставление уже с использованием значений абсолютной плотности видов.

Из числа видов, встречаемость которых превысила 5%, а таких всего оказалось 78, 42 показывают статистически значимые различия между относительной плотностью поселения вблизи друз и вдали от них (таб. 19). В частности, малощетинковые черви, а также Polychaeta из семейств Ampharetidae, Terebellidae, Capitellidae и Cirratulidae и, кроме того, *Scoloplos armiger* (Ariciidae), *Aricidea nolani* (Paraonidae), *Gattyana cirrosa* (Polynoidae), *Nephtys sp.* (Nephtyidae), *Nereimyra punctata* (Hesionidae) и *Pholoe minuta* (Sigalionidae) демонстрируют достоверно большую плотность вблизи друз, в пробах типа “А”. Таким же образом размещаются в пространстве многоколенчатые, крабы и большинство моллюсков (всего 28 видов). Напротив, многощетинковые черви из семейств Spionidae, Maldanidae а также некоторые ракообразные, иглокожие и моллюски (всего 14 видов) преобладают вдали от агрегаций. Еще 36 видов не показывают значимых различий по относительной плотности в пробах “А” и “В”.

Сравнение по значениям абсолютной численности, основанное на небольшом числе проб сравнительно малой площади, демонстрирует чрезвычайно сходный с рассмотренным выше характер пространственных предпочтений бентосных видов. В то же время, сам список обитателей окружающего друзы грунта, которые показывают статистически значимые различия абсолютной плотности вблизи и вдали от друз, существенно короче полученного при сравнении относительных обилий (таб. 20). Как и в результате предыдущего сравнения, оказывается, что *Microspio theeli* (Spionidae) и *Leiochone polaris* (Maldanidae) в большем количестве встречаются в пробах типа “В”, а *Scoloplos armiger*, *Aricidea nolani*, *Ampharete balthica*, *Heteromastus filiformis laminaria*, *Chaetozone setosa*, *Nereimyra punctata* и малощетинковые черви преимущественно селятся вблизи друз. Есть, впрочем, заметные детали, в которых результаты двух способов сравнения не согласуются. В частности, это касается *Macoma calcarea* (Bivalvia) и *Leptognathia sarsi* (Crustacea), для которых получены

Таблица 19. Сравнение населения вблизи и вдали от друз по относительной численности.

1. Название таксона	φ-преобразованная относительная численность		4. Сравнение с помощью F-критерия (р)
	2. в пробах «А»	3. в пробах «В»	
<i>Таксоны, связанные с пробами вокруг агрегаций («А»)</i>			
Polychaeta			
<i>Gattyana cirrosa</i>	0,13	0,03	0,000 ***
<i>Pholoe minuta</i>	0,18	0,13	0,000 ***
<i>Nephtys ciliata</i>	0,18	0,15	0,000 ***
<i>Nereimera punctata</i>	0,09	0,05	0,000 ***
<i>Fabricia sabella</i>	0,06	0,03	0,000 ***
<i>Ampharete balthica</i>	0,35	0,32	0,006 **
<i>Ampharete goesi</i>	0,08	0,01	0,000 ***
<i>Ampharete sp.</i>	0,14	0,11	0,006 **
<i>Amphitrite cirrata</i>	0,09	0,01	0,000 ***
<i>Laphania boeki</i>	0,15	0,09	0,000 ***
<i>Polycirrus medusa</i>	0,12	0,05	0,000 ***
<i>Capitella capitata</i>	0,21	0,15	0,000 ***
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,43	0,41	0,015 *
<i>Chaetozone setosa</i>	0,65	0,59	0,000 ***
<i>Cirratulus cirratus</i>	0,10	0,06	0,000 ***
<i>Aricidea nolani</i>	0,43	0,37	0,000 ***
<i>Scoloplos armiger</i>	0,64	0,54	0,000 ***
Oligochaeta	0,49	0,40	0,000 ***
Crustacea			
<i>Hyas araneus</i>	0,12	0,03	0,000 ***
Pantopoda			
<i>Pseudopallene circularis</i>	0,11	0,05	0,000 ***
<i>Pseudopallene spinipes</i>	0,06	0,03	0,000 ***
Mollusca			
<i>Axinopsida orbiculata</i>	0,07	0,04	0,000 ***
<i>Boreothrophon clathratus</i>	0,07	0,01	0,000 ***
<i>Hiatella arctica</i>	0,09	0,05	0,000 ***
<i>Leionucula belottii</i>	0,12	0,08	0,000 ***
<i>Macoma calcarea</i>	0,18	0,15	0,000 ***
<i>Musculus sp.</i>	0,09	0,05	0,000 ***
<i>Thyasira gouldi</i>	0,30	0,24	0,000 ***
<i>Таксоны, связанные с пробами между агрегациями («В»)</i>			
Polychaeta			
<i>Eusyllis sp.</i>	0,03	0,05	0,001 **
<i>Dorvillea coeca</i>	0,24	0,27	0,004 **
<i>Apistobranchnus tulbergi</i>	0,49	0,55	0,000 ***
<i>Microspio theeli</i>	0,68	0,96	0,000 ***
<i>Polydora quadrilobata</i>	0,13	0,15	0,000 ***
<i>Pygospio elegans</i>	0,36	0,38	0,001 **
<i>Spio filicornis</i>	0,07	0,12	0,000 ***
<i>Rhodine loveni</i>	0,26	0,30	0,000 ***
<i>Leiochone polaris</i>	0,12	0,15	0,000 ***
Crustacea			
<i>Ampelisca macrocephala</i>	0,08	0,13	0,000 ***
<i>Leptognathia sarsi</i>	0,25	0,27	0,004 **
Mollusca			
<i>Ariadnaria borealis</i>	0,03	0,05	0,001 **

см. продолжение

Таблица 19. (продолжение)

1	2	3	4
<i>Lyonsia arenosa</i>	0,03	0,05	0,023 *
Echinodermata			
<i>Stegophiura nodosa</i>	0,05	0,10	0,000 ***
<i>Таксоны, не показывающие достоверных различий в численности</i>			
Nemertini	0,10	0,09	0,602
Polychaeta			
<i>Eteone longa</i>	0,16	0,16	1,000
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	0,10	0,10	1,000
<i>Harmothoe imbricata</i>	0,07	0,05	0,079
<i>Micronephthys minuta</i>	0,28	0,28	1,000
<i>Polydora ciliata</i>	0,05	0,07	0,537
<i>Laonice cirrata</i>	0,05	0,05	1,000
<i>Paraonis gracilis</i>	0,25	0,26	0,974
<i>Tharyx marioni</i>	0,27	0,28	1,000
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,15	0,16	1,000
<i>Rhodine sp.</i>	0,49	0,48	0,912
<i>Praxillella praetermissa</i>	0,45	0,43	0,752
<i>Ammotrypane aulogaster</i>	0,11	0,12	1,000
<i>Chone infundibuliformis</i>	0,06	0,05	1,000
<i>Chone sp.</i>	0,07	0,08	0,996
<i>Cossura longicirrata</i>	0,15	0,14	1,000
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,11	0,12	1,000
<i>Diplocirrus longisetosus</i>	0,04	0,05	1,000
<i>Proclea malmgremi</i>	0,08	0,10	0,269
<i>Terebellides stroemi</i>	0,10	0,10	1,000
<i>Laonome kroyeri</i>	0,07	0,06	0,995
<i>Myriochele oculata</i>	0,08	0,10	0,269
Crustacea			
Isopoda f. gen. sp.	0,07	0,09	0,438
<i>Lamprops fuscata</i>	0,06	0,05	0,997
<i>Monoculodes sp.</i>	0,04	0,05	1,000
<i>Paroediceros lynceus</i>	0,13	0,13	1,000
Mollusca			
<i>Admete couthouyi</i>	0,11	0,12	0,891
<i>Oenopota sp.</i>	0,10	0,08	0,623
<i>Pseudopolynices nanus</i>	0,06	0,05	0,997
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	0,05	0,05	1,000
<i>Crenella decussata</i>	0,20	0,20	1,000
<i>Mya truncata</i>	0,04	0,03	0,995
<i>Nicania montagui</i>	0,13	0,13	1,000
<i>Pandora glacialis</i>	0,04	0,04	1,000
<i>Serripes groenlandicus</i>	0,05	0,05	1,000
<i>Thracia myopsis</i>	0,10	0,10	1,000

* - различия достоверны на уровне $p < 0,10$

** - различия достоверны на уровне $p < 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p < 0,01$

включены виды, встречаемость которых в пробах превышает 5%

Таблица 20. Сравнение населения вблизи и вдали от друз по абсолютной численности.

Название таксона	Сравнение с помощью t-критерия (p)	Численность (м ⁻²)	
		в пробах «А»	в пробах «В»
Polychaeta			
<i>Ampharete balthica</i>	0,029	323,56 **	149,88
<i>Chaetozone setosa</i>	0,005	1324,56 ***	588,82
<i>Heteromastus filiformis</i>	0,041	515,67 **	353,29
<i>Nereimyra punctata</i>	0,046	80,89 **	21,41
<i>Aricidea nolani</i>	0,017	546,00 **	289,06
<i>Scoloplos armiger</i>	0,000	798,78 ***	385,41
<i>Microspio theeli</i>	0,023	0,00	160,59 **
<i>Leiochone polaris</i>	0,044	20,22	85,65 **
<i>Lumbriconereis fragilis</i>	0,014	10,11	64,24 **
Crustacea			
<i>Leptognathia sarsi</i>	0,047	202,22 **	85,65
Oligochaeta	0,001	1051,56 ***	289,06
Mollusca			
<i>Macoma calcareo</i>	0,032	10,11	53,53 **
<i>Nicania montagui</i>	0,047	20,22	64,24 **

** - различия достоверны на уровне $p < 0,05$

*** - различия достоверны на уровне $p < 0,01$

включены виды, демонстрирующие достоверные различия по численности в пробах вблизи и вдали от друз

прямо противоположные результаты. Кроме того, ряд многощетинковых червей и моллюсков показывает достоверные различия численности по абсолютным ее значениям и не показывает – по относительным.

Из десяти наиболее обильных в окружающем друзы грунте видов только один, а именно *Praxillella praetermissa* (Polychaeta, Maldanidae) не демонстрирует статистически значимых различий относительной плотности вблизи и вдали от агрегаций. Шесть видов из этой десятки обнаруживают достоверные различия в абсолютных значениях плотности (таб. 21). Несмотря на некоторые противоречия между результатами двух методов сравнения, приложенных к двум разным наборам проб, в отношении десяти наиболее обильных видов оба этих метода хорошо согласуются.

На рисунке 29 представлены результаты ординации проб с использованием метода главных компонент. В качестве признаков здесь выступают относительные численности видов, встреченных в пробах. При этом в расчет включены только виды, встречаемость которых превышает 5%. Диаграмма показывает распределение проб в осях двух первых компонент, из которых первой соответствует 22,2% от общей дисперсии, а второй – 6,9%

Таблица 21. Характер размещения вблизи друз массовых видов населения грунта (разные методы сравнения).

Название таксона (в порядке убывания средней численности)	тип проб, где численность достоверно выше	
	по результатам сравнения относительных обилий	по результатам сравнения абсолютных обилий
<i>Microspio theeli</i>	B	B
<i>Chaetozone setosa</i>	A	A
<i>Scoloplos armiger</i>	A	A
<i>Apistobranchnus tulbergi</i>	B	-
<i>Rhodine sp.</i>	B	-
<i>Oligochaeta f. gen. sp.</i>	A	A
<i>Praxillella praetermissa</i>	-	-
<i>Heteromastus filiformis laminaria</i>	A	A
<i>Aricidea nolani</i>	A	A
<i>Pygospio elegans</i>	B	-

(всего 29,2% дисперсии). Можно заметить, что точки, представляющие пробы типа “B”, концентрируются в левой части диаграммы. Значения первой компоненты для этих точек низки и составляют в среднем $-0,52 \pm 0,10$. Отображения проб типа “A” сгруппированы в меньшей степени, но среднее значение первой компоненты для них относительно высокое: $0,53 \pm 0,15$. Указанные средние значения демонстрируют достоверные различия (t-критерий,

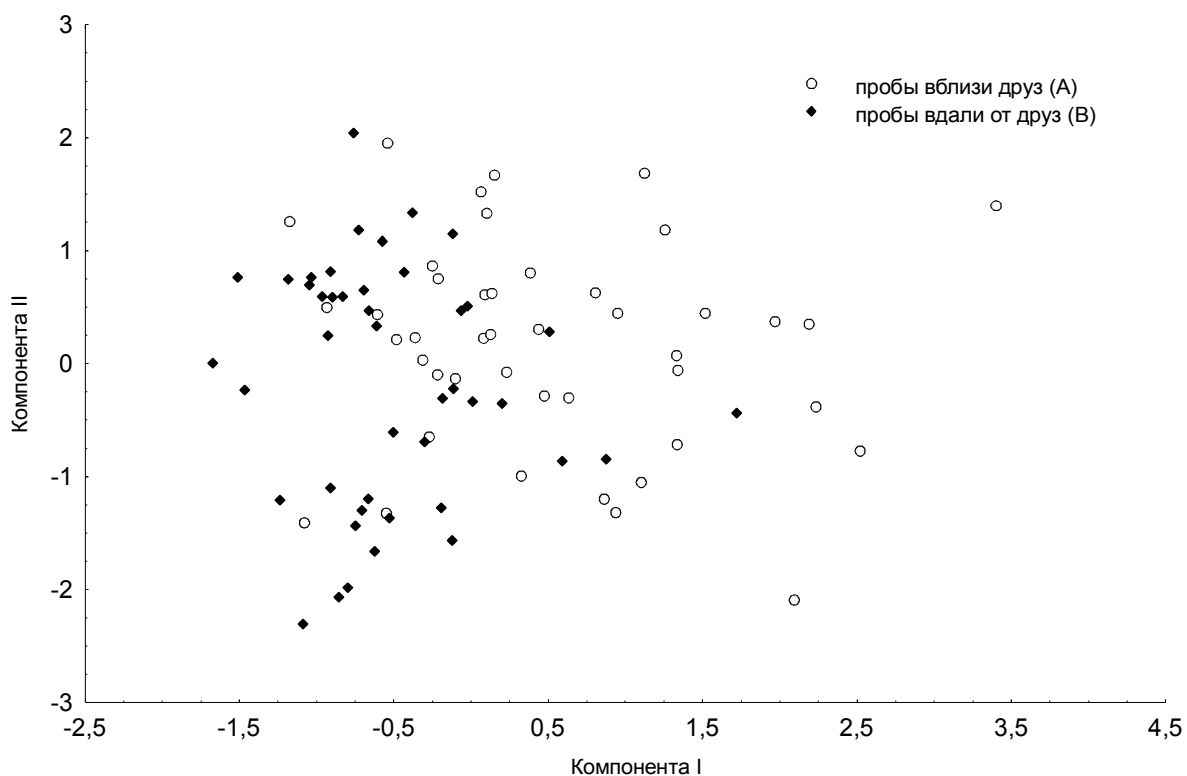


Рисунок 29. Результаты ординации проб, собранных вокруг и между агрегаций, по методу главных компонент (в качестве признаков использованы значения относительной численности видов в пробах).

$p \leq 0,001$).

6.3. Обсуждение. В большинстве работ, авторы которых стремились оценить степень воздействия потенциальных эдификаторов на обитающие совместно с ними виды, использованы полевые эксперименты. В ходе этих опытов группы экземпляров вида, влияние которого требуется исследовать, пересаживают в такие места, где данный вид отсутствует. По прошествии некоторого периода население модифицированных площадок сравнивают с таковым контрольных (т.е. таких, на которые не подсаживали “чужеродных” организмов). По результатам такого сравнения и характеризуют степень воздействия эдификатора, например крупного двустворчатого моллюска (Ragnarsson, Raffaelli, 1999; Reise, 1983). Такой техникой можно успешно пользоваться лишь при изучении литоральных сообществ, тогда как полевые эксперименты в сублиторали трудноосуществимы. Напротив, при сравнении небольших природных площадок, расположенных вблизи друг друга, но характеризующихся разной плотностью вида-детерминанта, работая в пределах литоральной зоны, трудно получить однозначно интерпретируемые результаты. Разнообразие значений абиотических факторов, которое здесь сравнительно велико, своим влиянием на донное население маскирует результат биотических взаимодействий (А. В. Артемьева, устное сообщение). Даже на примере полевого эксперимента можно заметить, что фауна в пробах с различной плотностью крупного моллюска-сестонофага обнаруживает зависимость от обилия данного вида только вне прибойных районов (Cummins и др., 2001).

Результаты же нашего исследования, выполненного в сублиторали путем сравнения пар небольших по площади проб, показывают, что пространственная структура поселений видов инфавуны вокруг друз балянусов и асцидий находится в существенной зависимости от их наличия. Действительно, из десяти наиболее обильных видов больше чем у половины плотность вблизи и вдали от агрегаций различается почти в два раза. В то же время, компонентный анализ показывает, что фактор, связанный с положением пробы относительно ближайшей друзы, объясняет существенную долю варьирования численности животных. Собственно, природа такого явления может быть двоякой. Во-первых, в пробах типа “А”, из которых перед разборкой их населения извлекали друзы, следует ожидать сравнительно высокой плотности подвижных видов, характерных для агрегаций (см. гл. 5). Эти животные могут как “наносить визиты” в окружающее их местообитание, так и просто падать с друз в

процессе их извлечения, создавая в последнем случае артефакт, присущий используемой методике. Во-вторых, некоторые виды могут быть подвержены влиянию агрегаций и распределяться в грунте в соответствии со своими предпочтениями. В данной главе нас главным образом интересуют последние, в силу чего две этих группы важно логически разделить. В начале постараемся выявить те из них, которые демонстрируют приуроченность к пробам “А”, будучи характерными представителями населения друз.

Такие животные, как *Pantopoda*, *Musculus* sp. и *Hiatella arctica* (Mollusca) очевидно являются компонентами эпифауны, которая сконцентрирована в друзах. В частности, *Pseudopallene* spp. (Pantopoda) вероятно питается здесь колониальными беспозвоночными, населяющими поверхность асцидий, баянусов и багрянок (King, 1973). Виды рода *Musculus* широко известны как комменсалы асцидий. Взрослые моллюски врастают их тунику таким образом, что снаружи остается лишь сифональный конец раковины для вентиляции и питания (например, Bertrand, 1971). В то же время, молодь этих двустворок обитает на поверхности тела своих будущих хозяев и легко может быть смыта оттуда как в природных условиях, так и в ходе извлечения друзы из пробы. *Hiatella arctica* представляет собой вид, часто встречающийся внутри агрегаций (см. гл. 5). Моллюски обитают между домиков живых баянусов и внутри домиков погибших. Некоторые подвижные обитатели илистого грунта, приуроченные к пробам “А”, уже отмечены нами в качестве характерного населения собственно друз (см. гл. 5). Это многощетинковые черви *Pholoe minuta* (Sigalionidae), *Cirratulus cirratus* (Cirratulidae) и *Capitella capitata* (Capitellidae).

Вполне возможно, что все перечисленные виды в природе не характерны для непосредственно окружающего агрегации грунта. Серьезным аргументом в пользу такой идеи являются результаты парного сравнения проб площадью 55 см² по абсолютной численности донного населения. В самом деле, ни один из указанных видов не обнаруживает приуроченности к пробам “А” малой площади, а в то же время при разборке последних не происходило извлечения друз (проба бралась рядом с агрегацией).

Вне зависимости от различий между населением, найденным в пробах вблизи и вдали от друз, которые обусловлены находками видов, приуроченных непосредственно к друзам, существуют представители инфауны, не обнаруженные либо редкие внутри агрегаций, которые достоверно преобладают в пробах “А” или “В”. Ряд хищных кольцецов (таких как

Nereimyra punctata и *Gattyana cirrosa*), роющих детритофагов (олигохет, капителлид, *Scoloplos armiger* и *Aricidea nolani*), а также теребелломорфных червей приурочены к пробам, расположенным вблизи друз. Вдали от друз преобладают Spionidae и родственные им Polychaeta, а также представители Maldanidae.

В соответствии с результатами экспериментов, размещение в пространстве представителей Spionidae, которые являются поверхностными детритофагами (Eckman, 1979), сильно зависит от стабильности субстрата. *Pygospio elegans*, как показано в ряде работ (Brenchley, 1981; Wilson, 1981; Zuhlke, Reise, 1994; Ragnarsson, Raffaelli, 1999), избегает селиться в таких местах, где крупные подвижные беспозвоночные или сестонофаги нарушают стабильность осадка. Например, авторы последней работы переселяли мидий (*Mytilus edulis*) на песчаный пляж, где вследствие этого уменьшалось обилие спионид. Сходные результаты были получены при пересадке групп двустворок *Macoma balthica* и *Cerastoderma edule* (Reise, 1983). Падение численности Spionidae вдоль трансекты, проложенной от мидиевой банки к песчаному пляжу было также отмечено Дитман (Dittman, 1990).

Роющих детритофагов обычно привлекает осадок, обогащенный органическими веществами, причем состав населения сильно зависит от степени такого обогащения. Общее увеличение плотности детритофагов наблюдается, например, под плантациями мидий в подвесной культуре (Rosenberg, Loo, 1983). Известно, что грунты с особенно высоким содержанием органических веществ предпочитают капителлиды, в частности *Capitella capitata*, тогда как Cirratulidae и *Scoloplos armiger* обычно связаны со средней ее концентрацией (Pearson, Rosenberg, 1978; Hily, 1987; Gray и др., 1990).

В той части, в которой наши результаты касаются моллюсков, они оказываются противоречивы. В частности, *Macoma balthica* показывает приуроченность к пробам, взятым вблизи друз по данным, основанным на анализе сборов с площади 0,025 м² по относительной плотности, и, в то же время, демонстрирует противоположные предпочтения, судя по результатам сравнения проб площадью 55 см² по абсолютной плотности. Надо полагать, что площадь рамки в 55 см² слишком мала для того, чтобы изучать локализацию сравнительно крупных моллюсков, плотность которых невелика.

С нашей точки зрения, существует четыре главных пути возможного влияния агрегаций баянусов и асцидий на окружающее подвижное население. Фильтрация, с помощью которой

эти животные добывают себе пищу, может приводить к (i) уменьшению концентрации взвешенных пищевых частиц и (ii) уничтожению планктонных личинок каких-либо представителей донной фауны. Продукты жизнедеятельности, фекалии и псевдофекалии (по крайней мере в той степени, в какой это характерно для любых крупных сестонофагов), аккумулируясь, могут вызывать обогащение грунта органическими веществами (iii) благодаря своему составу и уменьшать его стабильность (iv) благодаря своему размеру (отличающемуся от такового частиц грунта), физической структуре и характеру поступления. Что касается двух первых путей влияния усоногих и асцидий, то их реальный вклад в создание внутри- и межвидовой конкуренции в бентосных сообществах показан в ряде работ (Young, Gotelli, 1988; Young, Cameron, 1989; Pullen, LaBarbera, 1991; Osman, Whitlatch, 1995; Frese, 1997; Navarette, Vieters, 2000). Хотя было изучено только воздействие баянусов и асцидий на представителей эпифауны, нет сомнений, что подобным же образом присутствие этих сестонофагов сказывается и на населении илистого грунта. Накопление органических веществ, вероятно, дополнительно усиливается определенной физической структурой друз, способствующей задержанию частиц. Скорее всего, наблюдаемые закономерности пространственной организации населения вокруг агрегаций обусловлены совокупным воздействием всех четырех перечисленных факторов. В то время как третий из них, по-видимому, в наибольшей степени влияет на размещение роющих детритофагов, таких как *Oligocheta*, *Capitellidae*, *Maldanidae*, *Scoloplos armiger* и *Aricidea nolani*, первый, должно быть, воздействует в основном на поверхностных – *Spionidae*, *Ampharetidae* и *Terebellidae*. Если распределение спионид согласуется с предлагаемой гипотезой, то представители двух последних таксонов демонстрируют неожиданную приуроченность к пробам, взятым вблизи от друз. Разрешить противоречие можно, если, например, предположить, что строящие трубки амфаретиды и теребеллиды привлекаются физической структурой агрегаций, а негативное воздействие баянусов и асцидий они переживают благодаря относительно большой длине щупалец. Данная морфологическая особенность может с легкостью позволить этим животным собирать пищу вне зоны неблагоприятного влияния населения друз, что неосуществимо для спионид. Мы не можем предложить никаких объяснений наблюдаемому пространственному распределению представителей *Maldanidae*, в частности в связи с отсутствием сколько-нибудь подробных и непротиворечивых данных об образе жизни и

экологических предпочтениях как всей этой группы, так и отдельных встреченных нами видов.

Результаты ординации проб показывают, что зависимость особенностей донного населения в пределах изучаемого биотопа от близости к агрегации баянусов и асцидий действительно здесь представляет собой главный аспект его разнообразия. Вне всяких сомнений, на обилие того или иного вида на том или ином участке морского дна оказывает влияние множество неучтенных нами и не обсуждавшихся выше факторов. В то же время, по сравнению с воздействием друз, все остальные эффекты, судя по их структурообразующему результату, отступают на второй план.

Принимая во внимание выполненную нами оценку среднего расстояния между агрегациями (см. гл. 3) и расстояния между пробами в сравниваемых парах, можно отметить, что вся мозаика размещения населения илисто-песчаного грунта на исследованном участке морского дна в большой степени подчинена мозаике размещения друз баянусов и асцидий. Предполагая смешанную природу воздействия этих крупных сестонофагов на окружающее их агрегации сообщество и не имея возможности оценить вклад каждого из возможных путей такого влияния, мы, в то же время, можем утверждать что такое влияние существует и что оно велико. Соответственно, и самих фильтраторов, агрегации которых в такой степени организуют поселения других видов, следует считать сильными эдификаторами.

Глава 7. Взаимоотношения видов-эдификаторов и динамика сообщества, связанного с их агрегациями.

7.1. Вводные замечания. Материал, изложенный в предшествующих главах, указывает на ту заметную роль, которую баянусы и одиночные асцидии играют в организации изучаемого сообщества. При этом мы намеренно характеризовали комплекс, состоящий из этих представителей разных таксонов, как единое целое. Мы оценивали отношения между потенциальными эдификаторами и окружающим их донным населением, отвлекаясь от возможных взаимодействий между усоногими и асцидиями и от специфики влияния этих разнородных организмов. Между тем, в той степени, в которой изучаемое сообщество находится в зависимости от эдификаторов, условия их существования, динамика их популяций и взаимоотношения между разными их видами должны существенным образом определять состояние этого сообщества и характер его изменения во времени. Вопросы о продолжительности существования агрегаций, об их природе и о наличии либо отсутствии закономерных изменений, возникающих с течением времени в их структуре, представляются центральными при попытке реконструкции динамики связанного с друзьями комплекса.

Отношения между баянусами и асцидиями в совместных агрегациях развиваются на протяжении сроков, сравнимых с продолжительностью жизни этих животных (и возможными сроками существования самих агрегаций). Такие сроки могут составлять от трех до десяти лет для отдельных организмов и в несколько раз больше для многоярусных агрегаций (см. ниже). Поэтому, а также потому, что находящиеся на глубине 12 м агрегации сложно непосредственно наблюдать на протяжении длительных отрезков времени, изучать закономерности динамики связанного с ними сообщества удобнее путем реконструкций. Это означает, что существующие друзья мы будем рассматривать как находящиеся на разных стадиях процессов изменения их населения. Представляя себе аутоэкологические характеристики ключевых видов изучаемого сообщества, можно установить, какие стадии могут с необходимостью или с некоторой вероятностью сменять друг друга.

Основные различия между внешним обликом разных агрегаций, а также условиями, в которых обитает их население, находятся в зависимости от того, в каком количестве и качестве здесь представлены основные формы крупных эпибионтов – баянусы и асцидии.

Соотношения между демографическими параметрами этих видов должны информативно описывать агрегации, а также указывать на взаимоотношения между эдификаторами. Ниже мы анализируем такие соотношения и на их основе пытаемся построить схему изменений, предположительно протекающих в друзах.

7.2. Размерная структура живых экземпляров и домиков погибших *Balanus crenatus* в друзах. На гистограмме (рис. 30) показано распределение всех баянусов, найденных на протяжении четырех лет в агрегациях, по длине апертуры домика. Здесь же для сравнения мы приводим распределение по тому же параметру домиков погибших рачков. В обоих случаях можно различить один ярко выраженный пик, отражающий преобладание самых мелких баянусов как среди живых, так и среди погибших. Относительно велико, кроме того, количество и живых, и погибших усонюгих, длина апертуры которых 9-14 мм.

На небольшой выборке было сопоставлено количество колец остановки роста на домиках рачков с размерами животных (рис. 31). Выяснилось, что как длина апертуры, так и высота домика обнаруживают с числом колец остановки роста высокую положительную корреляцию ($0,80 \pm 0,039$ и $0,84 \pm 0,031$, соответственно). Если, вслед за Кузнецовым (1964) считать, что этот последний параметр характеризует возраст *Balanus crenatus*, то получим, что самые старые из встреченных в друзах баянусов прожили 8-9 лет. Самые крупные из найденных

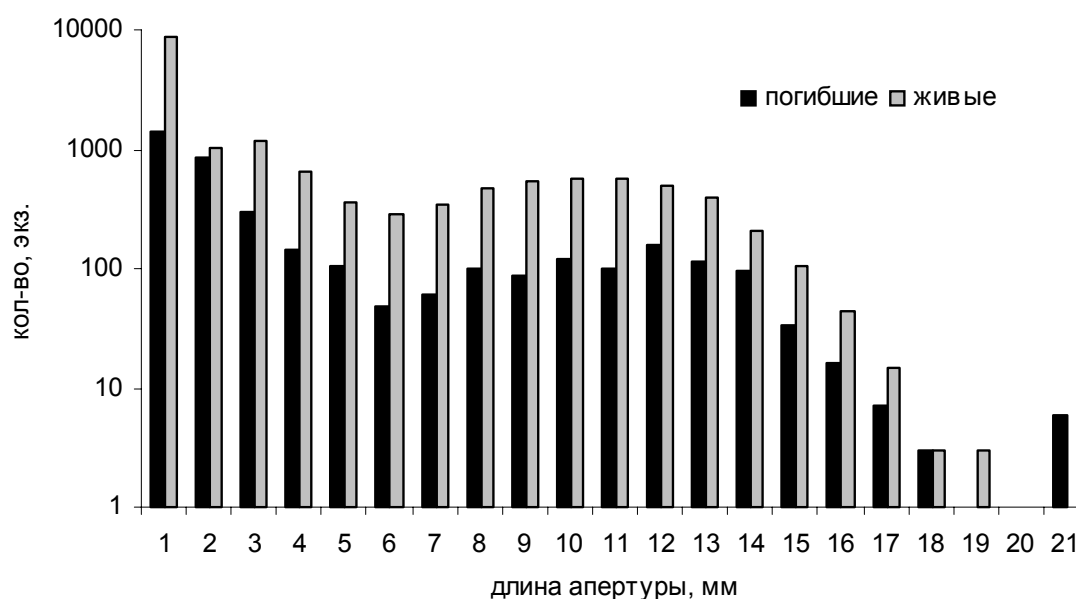


Рисунок 30. Размерная структура всех живых экземпляров и домиков погибших *Balanus crenatus*, встреченных в друзах.

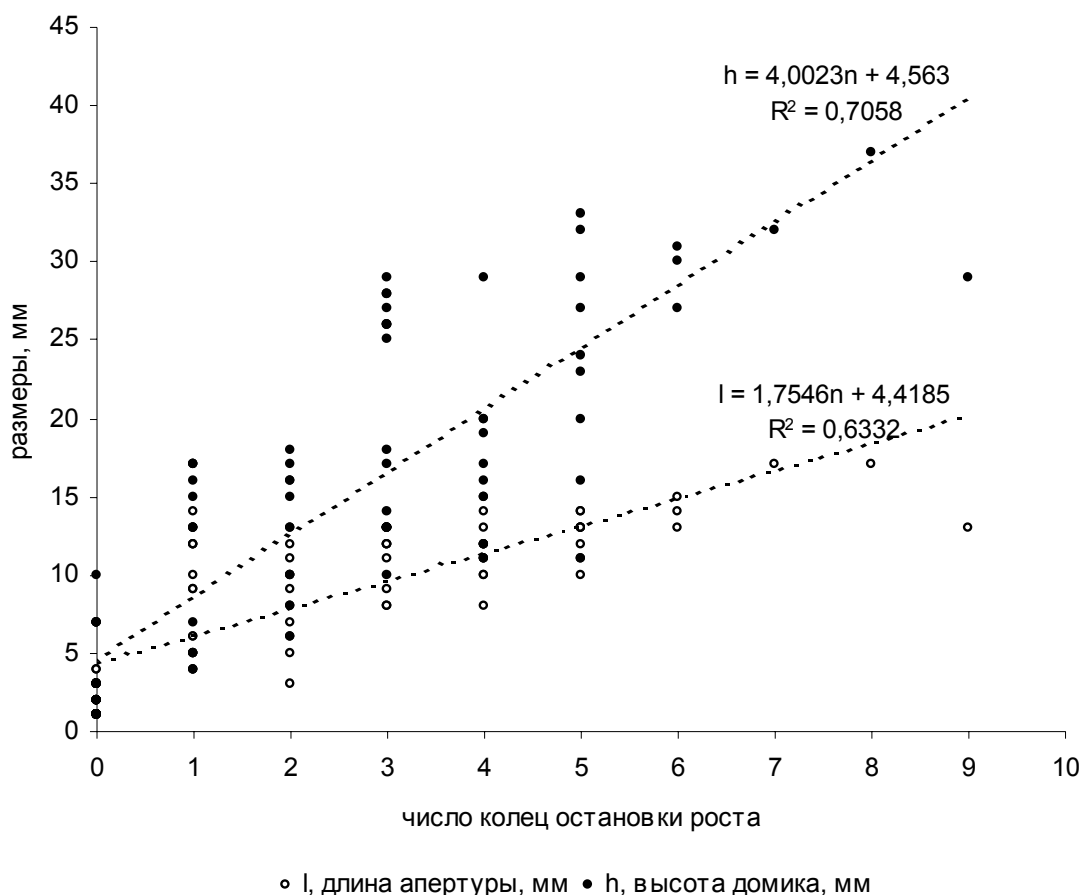


Рисунок 31. Зависимость между размерами и числом колец остановки роста у *Balanus crenatus*.

нами домиков, в таком случае, принадлежали балянусам, погибшим в возрасте 9-10 лет.

Изменения размерной структуры *B. crenatus* в течение четырех лет исследований (рис. 32а-г) оказались достаточно заметными. В 1998 году количество молоди (экземпляров, длина апертуры которых составила 1 мм) в процентном отношении к общему числу измеренных особей почти на порядок превзошло уровень, зарегистрированный в другие годы, составив 84% против 11-20%. На гистограммах, где изображена размерная структура, отражающая состояние поселения балянусов в течение двух последующих лет, можно наблюдать пик, соответствующий длине апертуры в 2-3 мм в 1999 г. (рис. 32в) и 3-4 мм (рис. 32г). Кроме того, в 1997 г. отмечено сравнительно много усоногих размером 4-6 мм и 8-9 мм (рис. 32а). В 1998 г. подобный пик можно заметить на размерах в 7-9 мм (рис. 32б), в 1999 г. – на 9-11 мм (рис. 32в), а в 2000 г. – на 10-13 мм (рис. 32г).

Можно подсчитать, какую долю составляют домики погибших *B. crenatus* от суммарного количества таких домиков и живых особей данного вида. Данный показатель изменяется с

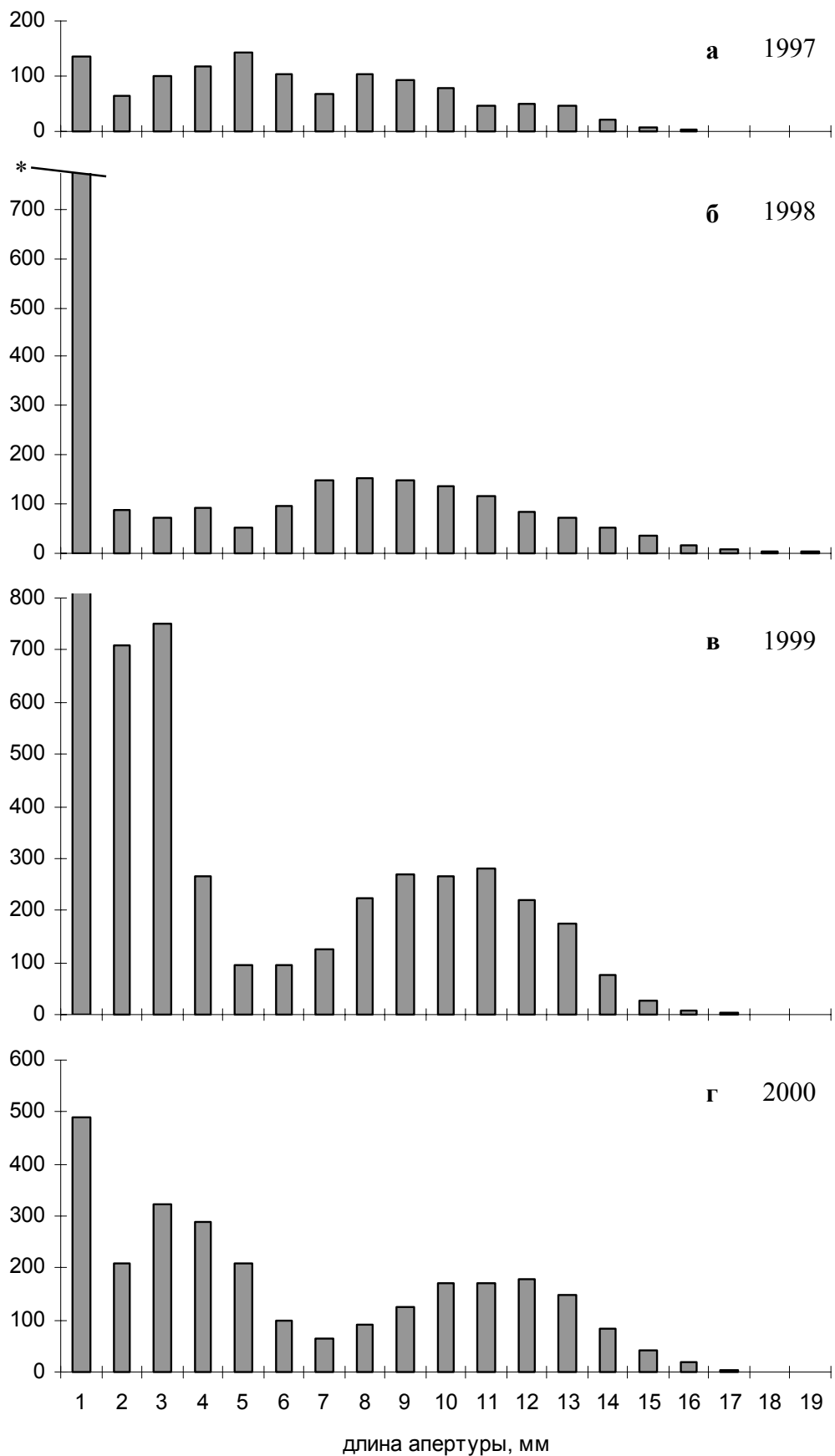


Рисунок 32. Размерная структура живых *Balanus crenatus*, встреченных в друзах, по годам. * - всего в 1998 году встречено 7502 экз. с размером апертуры 1 мм. а - г - годы 1997-2000.

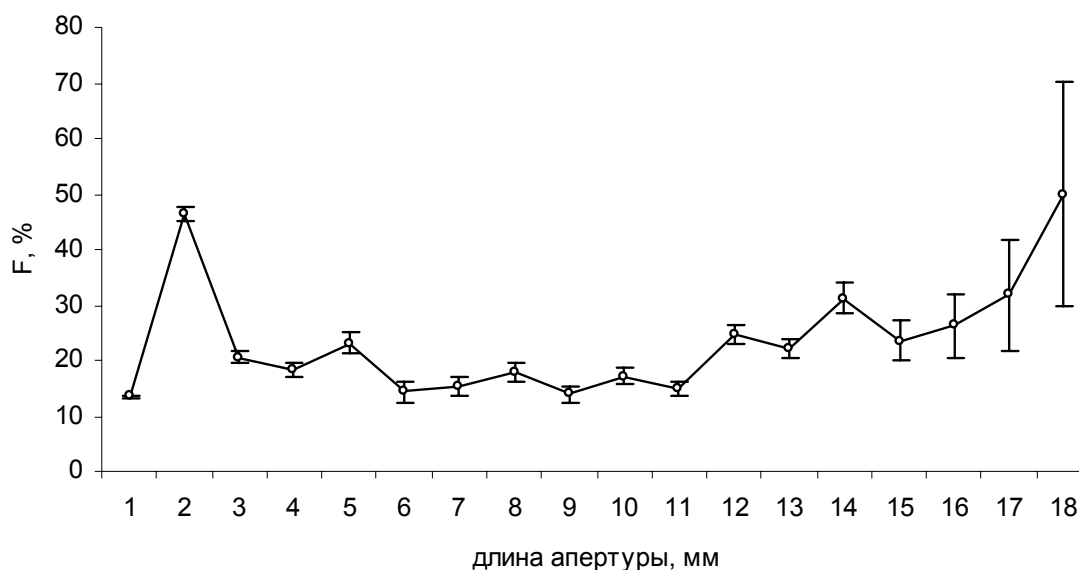


Рисунок 33. Зависимость между длиной апертуры и долей домиков погибших *Balanus crenatus* от общего числа живых экземпляров и домиков погибших. F - частота.

изменением длины апертуры баянусов (рис. 33). Доля погибших оказывается велика для сравнительно мелких (с длиной апертуры 1-3 мм) и крупных усонюгих (12 мм и крупнее). Заметим, что величина обсуждаемого показателя находится в зависимости от значения смертности баянусов соответствующего размера, скорости разрушения их опустевших домиков и времени, прошедшего с момента гибели соответствующих рачков.

7.3. Сравнение демографических параметров *Balanus crenatus* в друзах, где присутствуют и где отсутствуют асцидии. Размерная структура баянусов различается в тех агрегациях, где есть асцидии, и в тех, где эти животные не встречены (рис. 34). В друзах, где присутствуют асцидии, относительно низка доля мелких усонюгих, и, соответственно, велика доля крупных. Средняя длина апертуры живых *Balanus crenatus* в таких агрегациях достоверно выше ($5,65 \pm 0,234$ мм), нежели в свободных от асцидий ($1,88 \pm 0,059$ мм). Соотношение живых баянусов и домиков, оставшихся от погибших рачков, также различается в агрегациях, где обнаружены или не обнаружены асцидии. Во втором случае доля погибших составляет $1,7 \pm 0,14\%$, а в первом случае значение данного показателя выше и достигает $14,6 \pm 0,37\%$ (использование F-критерия показывает, что эти отличия статистически достоверны). Степень указанных различий изменяется с размером баянусов: если для двухмиллиметровых экземпляров (соответствующих первому пику величины доли погибших) и усонюгих с длиной апертуры 14 мм разница практически отсутствует, то при размере от 3 до 13 мм процент

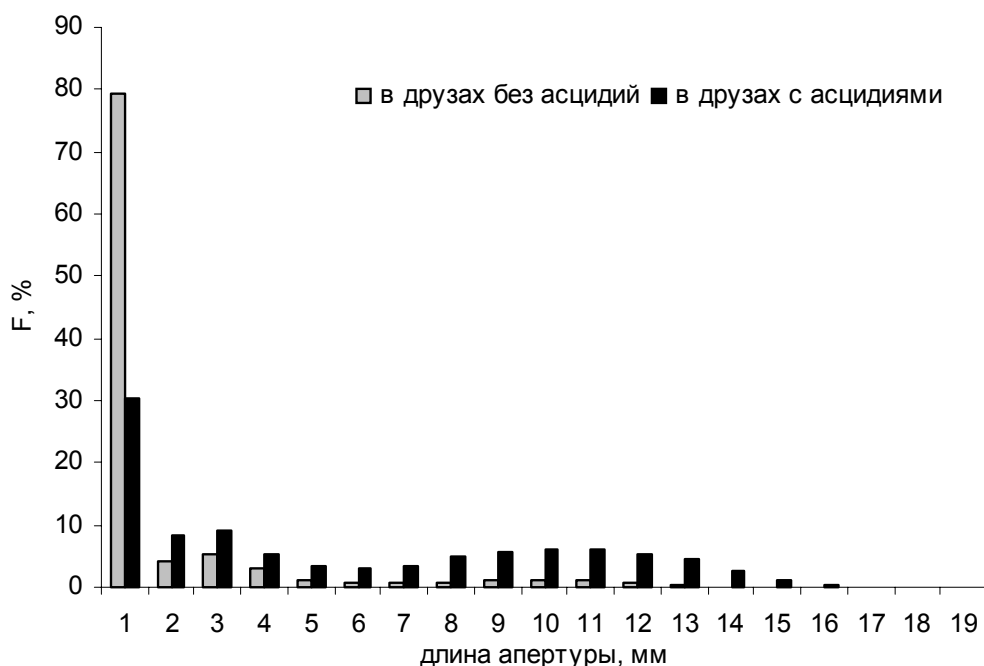


Рисунок 34. Размерная структура *Balanus crenatus* в друзах, где присутствуют и отсутствуют асцидии. **F** - частота.

пустых домиков в друзах, где обитают асцидии, остается сравнительно высоким (рис. 35).

7.4. Соотношение количества *Balanus crenatus* разного размера и биомассы асцидий в друзах. Попытаемся установить, как соотносится ряд параметров, характеризующих состояние баянусов и асцидий в агрегациях. Крупными (“старыми”) экземплярами *Balanus crenatus* мы считаем такие, длина апертуры которых превышает 9 мм. Дело в том, что по достижении примерно такого размера эти усонogie начинают играть существенную роль в

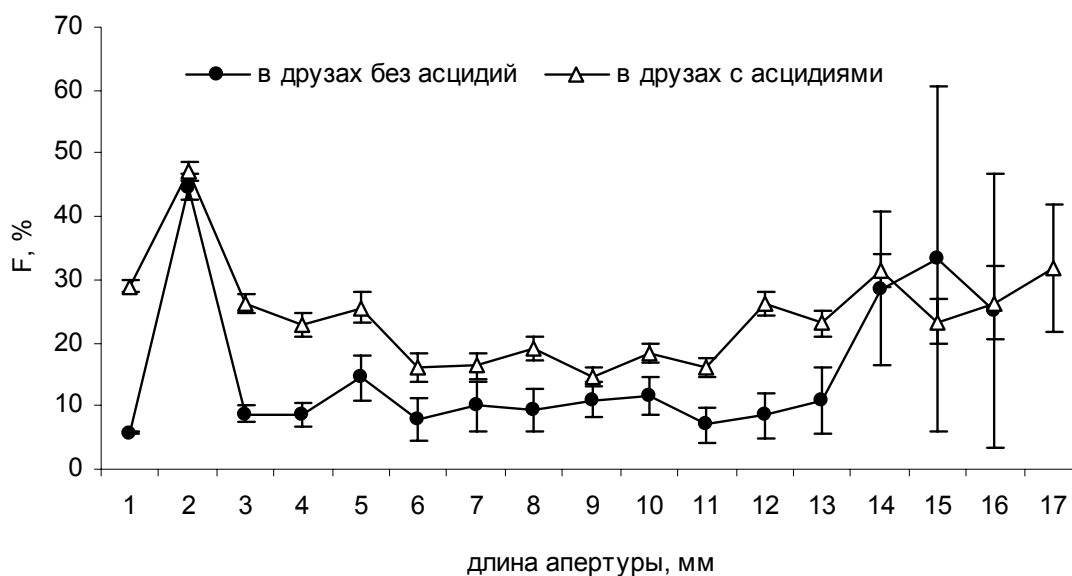


Рисунок 35. Зависимость между длиной апертуры и долей домиков погибших *Balanus crenatus* в друзах, где присутствуют и отсутствуют асцидии. **F** - частота.

качестве субстрата для эпибионтов, в частности для асцидий (см. главу 4, рис. 17). Мелкими (“молодыми”) экземплярами при этом мы условно считаем таких усоногих, длина апертуры которых не превышает 4 мм. Судя по количеству колец остановки роста (см. выше), как и по предварительным результатам начатых нами экспериментов по изучению развития эпибиоза на искусственно очищенных субстратах, в течение первого года жизни длина апертуры *B. crenatus* не превышает четырехмиллиметровую отметку. В качестве характеристики обилия асцидий мы используем суммарную биомассу всех встреченных в друзе экземпляров *Styela rustica*, *Styela coriacea*, *Styelopsis grossularia*, *Bolthenia echinata* и *Molgula retortiformis*.

Прежде всего, отметим, что общее число живых баянусов в друзе связано с суммарной биомассой асцидий незначительной отрицательной корреляцией (рис. 36, $r=-0,14\pm 0,063$). Если при этом рассмотреть долю молодежи от общего количества живых рачков, то обнаруживается, что данный параметр тоже отрицательно коррелирует с биомассой асцидий, демонстрируя существенно большее по модулю значение коэффициента (рис. 37, $r=-0,26\pm 0,060$). Количество же молодых баянусов, в отличие от их доли от общего числа, показывает с весом асцидий небольшую отрицательную корреляцию (рис. 38, $r=-0,14\pm 0,063$).

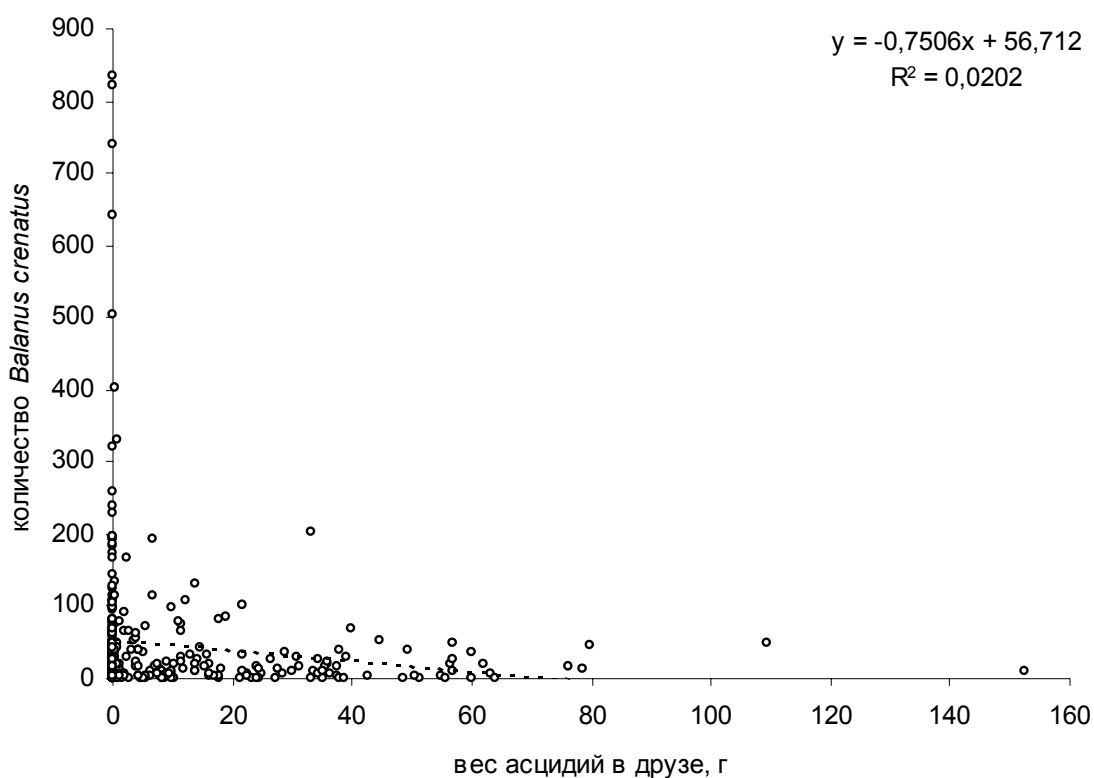


Рисунок 36. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и количеством живых *Balanus crenatus* в друзах.

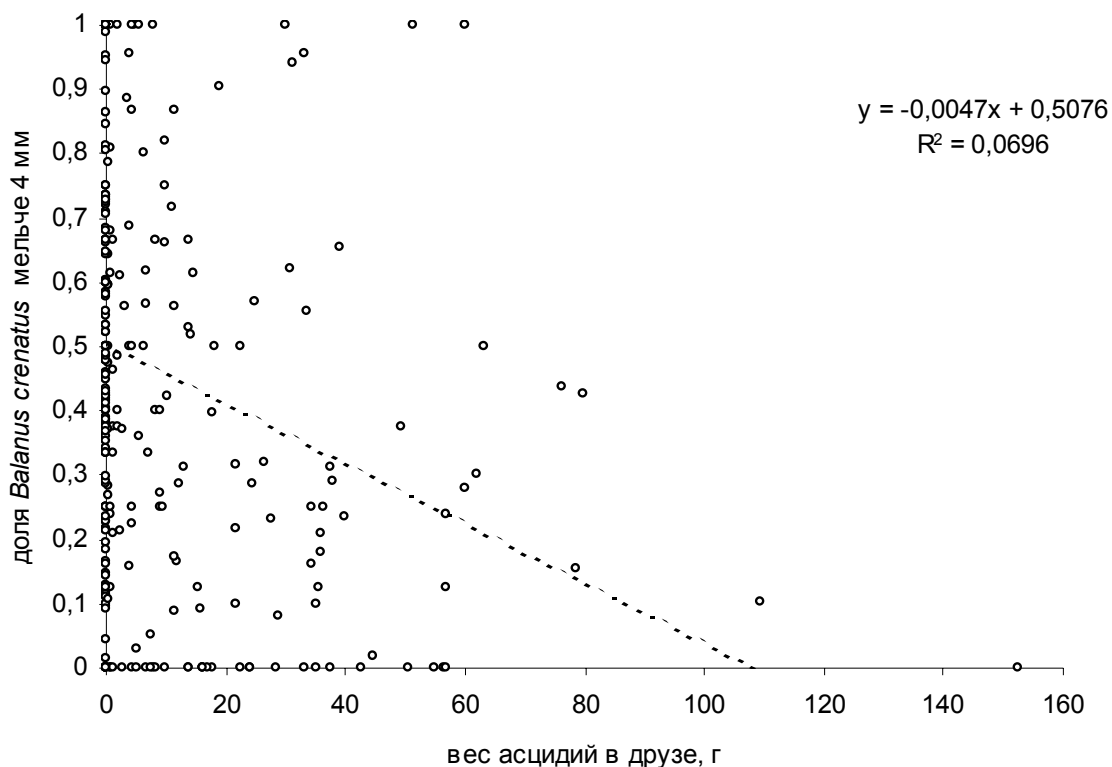


Рисунок 37. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и долей особей с длиной апертуры менее 4 мм среди живых *Balanus crenatus* в друзах.

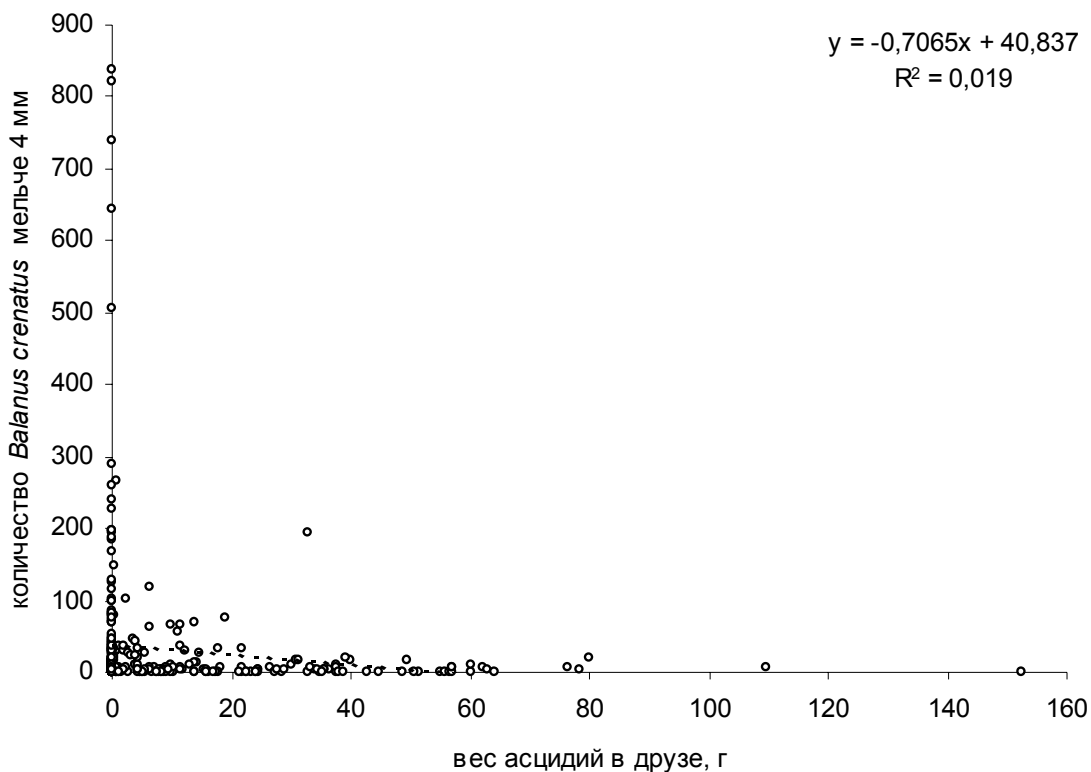


Рисунок 38. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и количеством особей с длиной апертуры менее 4 мм среди живых *Balanus crenatus* в друзах.

Все три перечисленных значения коэффициента достоверно отличаются от нуля.

Количество крупных живых *B. crenatus* в друзах практически не зависит от биомассы асцидий (рис. 39, $r=0,09\pm 0,064$). В то же время, количество крупных домиков, оставшихся от погибших баянусов, связано с ней ярко выраженной положительной зависимостью (рис. 40, $r=0,62\pm 0,040$). Существенную положительную корреляцию можно также наблюдать между весом асцидий и долей погибших баянусов от общего числа крупных экземпляров этих животных (рис. 41, $r=0,38\pm 0,055$). Остается добавить, что линейная зависимость между количеством крупных и мелких экземпляров *B. crenatus* в друзах не обнаруживается (рис. 42, $r=-0,04\pm 0,064$). От нуля статистически значимо отличаются второй и третий из вышеперечисленных коэффициентов.

7.5. Распределение одиночных асцидий по типам субстрата. Если сравнить субстратные распределения асцидий, построенные по численности (таб. 22) и по биомассе (таб. 23), то можно заметить, что характер использования разных субстратов отличается при рассмотрении этими двумя методами. В частности, и в том, и в другом случае большая часть (и большая биомасса) асцидий обнаруживается на поверхности домиков живых либо погибших *Balanus crenatus*, а также на *Styela rustica* (рис. 43). Если наибольшее число асцидий

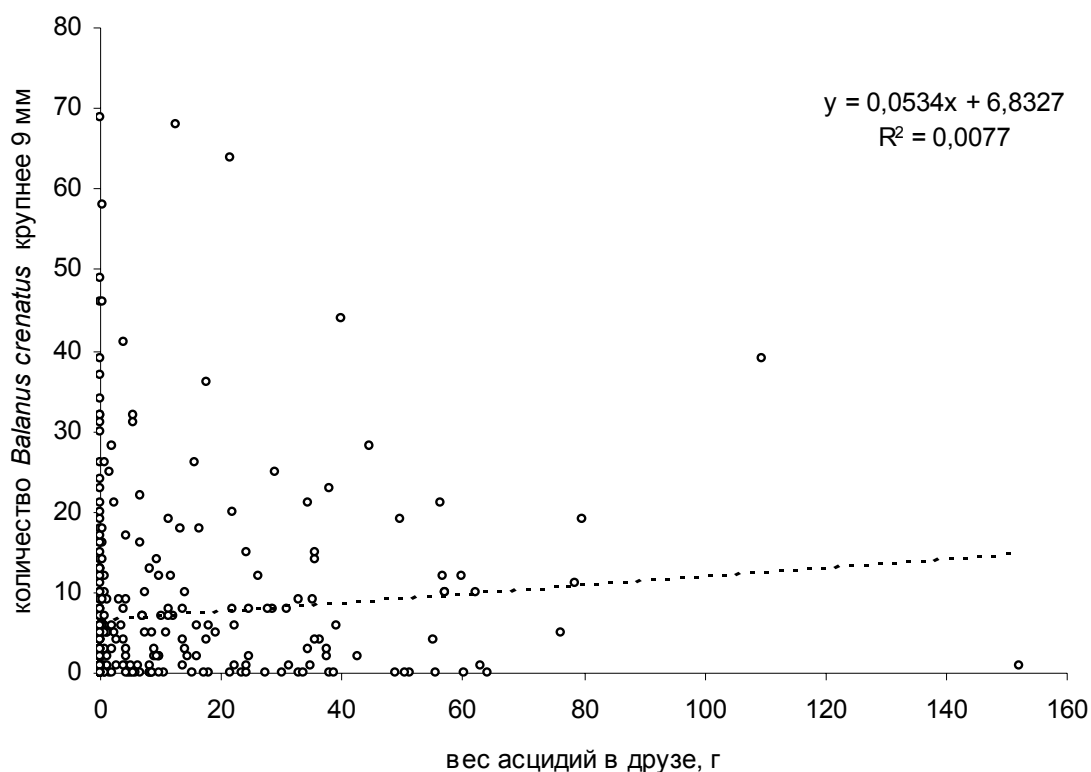


Рисунок 39. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и количеством особей с длиной апертуры более 9 мм среди живых *Balanus crenatus* в друзах.

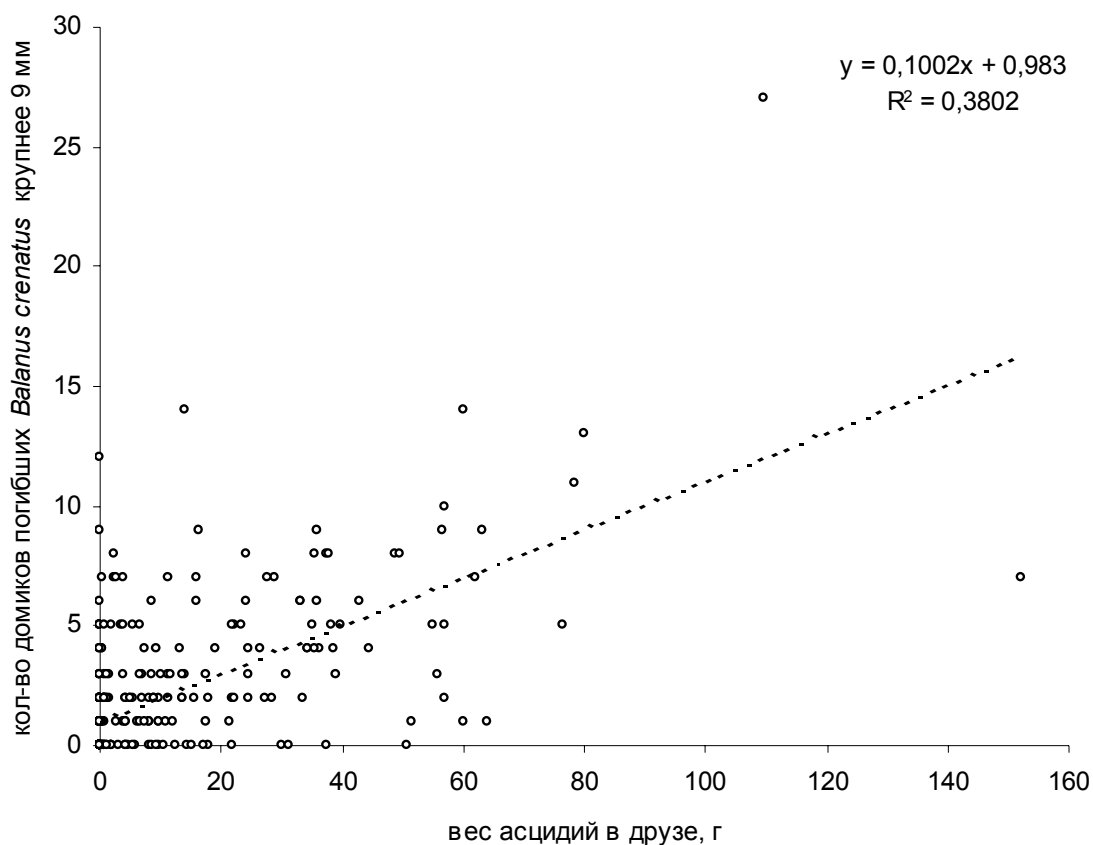


Рисунок 40. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и количеством домиков погибших *Balanus crenatus* с длиной апертуры более 9 мм в друзах.

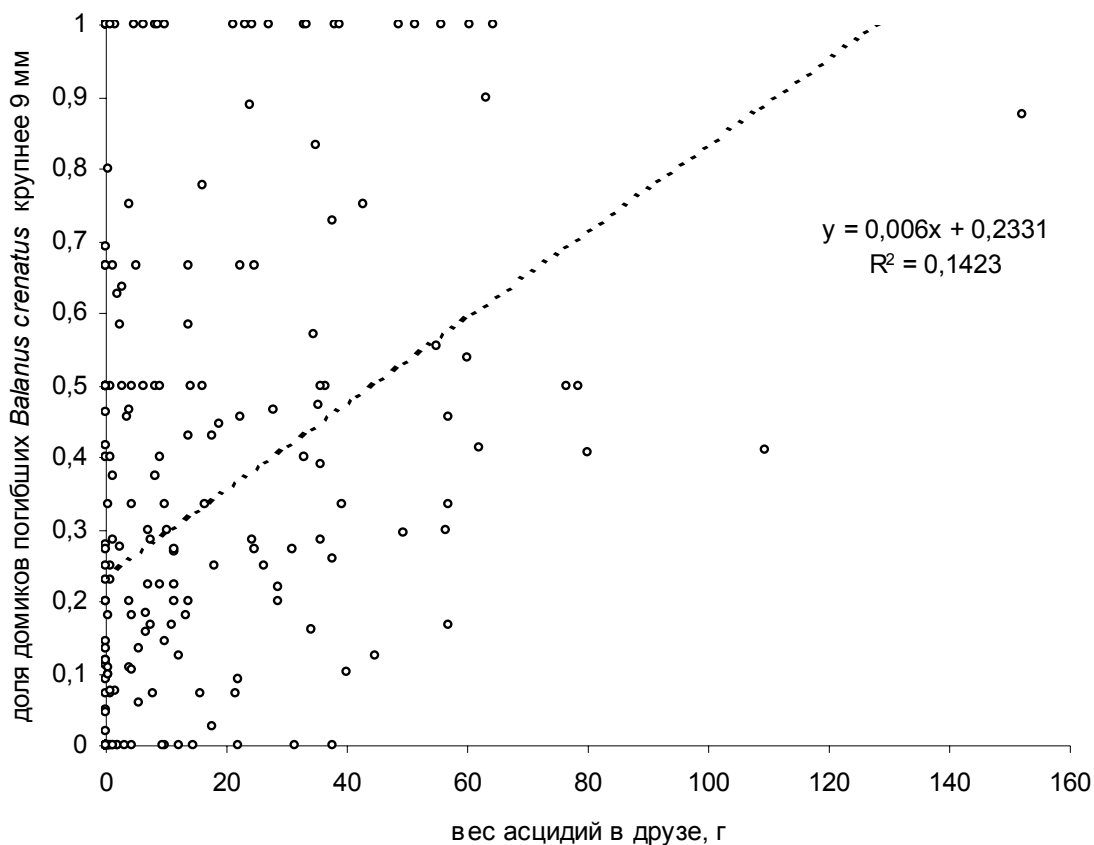


Рисунок 41. Зависимость между суммарной биомассой асцидий и долей домиков погибших *Balanus crenatus* с длиной апертуры более 9 мм от общего числа живых и погибших баянусов таких размеров в друзах.

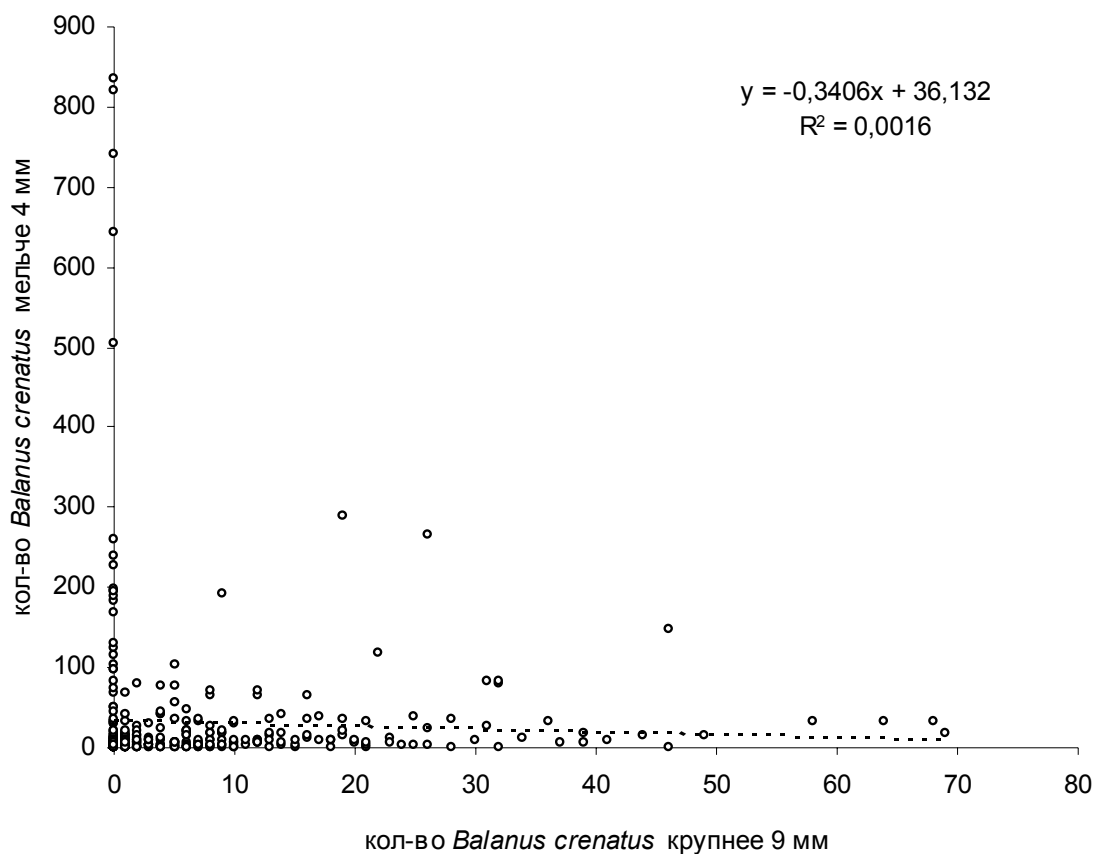


Рисунок 42. Зависимость между количеством *Balanus crenatus* с длиной апертуры более 9 мм и менее 3 мм в друзах.

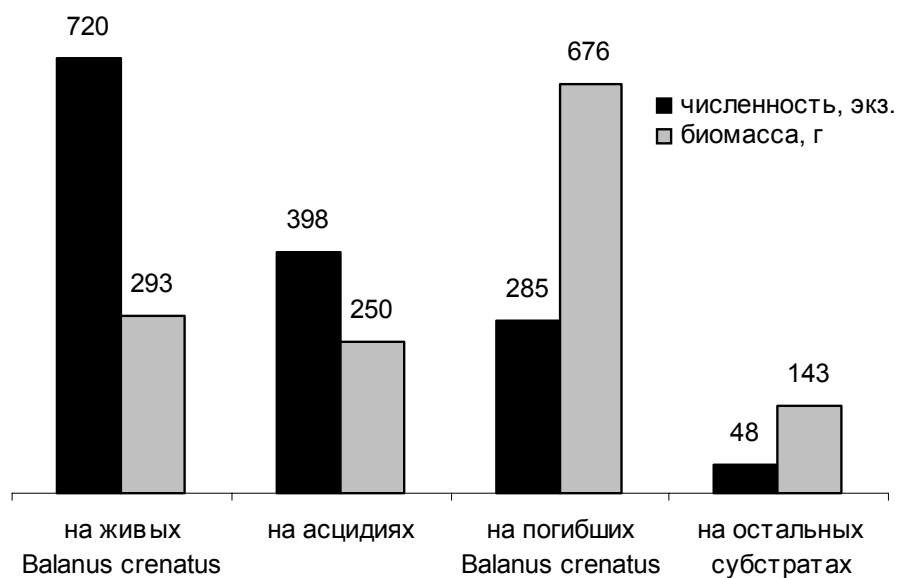


Рисунок 43. Распределение суммарной численности и биомассы асцидий по субстратам разного типа.

Таблица 22. Число экземпляров асцидий, встреченных на разных типах субстрата.

вид одиночных асцидий \ тип субстрата	<i>Ascidia</i> sp.	<i>Bolthenia echinata</i>	<i>Halocynthia pyriformis</i>	<i>Molgula</i> sp.	<i>Molgula arctica</i>	<i>Molgula retortiformis</i>	<i>Styela coriacea</i>	<i>Styela rustica</i>	<i>Styelidae</i> gen. sp. (juv.)	<i>Stylopsis grossularia</i>	<i>Synoicum pulmonaria</i>
<i>Balanus balanus</i>			1					10			
домики погибших <i>Balanus balanus</i>		5				1	8	9		3	
<i>Balanus crenatus</i>	4	145	1	28	1	9	522	382	273	43	13
домики погибших <i>Balanus crenatus</i>		22	2	2		11	120	192	24	13	5
<i>Verruca stroemi</i>		1					1				
<i>Borephtrophon clathratus</i>										1	
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>		2		5							1
<i>Bolthenia echinata</i>		6		4		2	6	32			
туники погибших <i>Bolthenia echinata</i>		2				1	1	3			
<i>Molgula retortiformis</i>		14		1		3	4	18	3	1	2
туники погибших <i>Molgula retortiformis</i>							1	4			
<i>Styela coriacea</i>		1		1			1	7	1		
<i>Styela rustica</i>		241		21		12	45	228	25		5
<i>Phycodris rubens</i>		6		20		1	1		5	7	
<i>Phyllophora interrupta</i>				5							
<i>Ptilota plumosa</i>		1		2							
<i>Musculus</i> sp.		1		2		1	2	3			2
<i>Mytilus edulis</i>		1							1		
камни						1	2	6		1	
раковины <i>Buccinum undatum</i>										1	
раковины <i>Neptunea despecta</i>										1	
раковины <i>Arctica islandica</i>			1								
раковины <i>Serripes groenlandicus</i>		14				2	6	1	7	2	

встречено на живых баянусах, несколько меньше – на *S. rustica*, и еще меньше найдено на домиках погибших усоногих, то большая часть биомассы приходится как раз на домики погибших баянусов и гораздо меньше – на домики живых и *S. rustica* (рис. 43). На других субстратах, кроме трех вышеперечисленных, асцидии встречаются чрезвычайно редко и их биомасса там невелика. В частности, как уже было отмечено в главе 4, первичный субстрат друзы обычно практически свободен от этих животных.

Средний вес экземпляра встреченных в друзах распространенных видов одиночных асцидий по результатам дисперсионного анализа (таб. 24) значительно различается для особей, встреченных на трех основных типах субстрата (рис. 44). Средний вес для всех видов наиболее велик у экземпляров, обнаруженных на домиках погибших баянусов. На “втором месте” в большинстве случаев стоит поверхность домиков живых усоногих. На тунике *Styela rustica*, встречаются наиболее мелкие представители большинства видов.

Из одиночных асцидий в агрегациях в наибольшей степени распространены

Таблица 23. Биомасса асцидий, встреченных на разных типах субстрата.

тип субстрата	Ascidia sp.	Bolethenia echinata	Halocynthia purpuriformis	Molgula sp.	Molgula arctica	Molgula retortiformis	Styela coriacea	Styela rustica	Styelidae gen. sp. (juv.)	Stylopsis grossularia	Synoniscum pulmonaria
<i>Balanus balanus</i>		0,024	0,002			29,950	0,974	44,120		0,058	
домики погибших <i>Balanus balanus</i>	0,266	21,285	0,024	1,873	0,001	17,777	47,025	39,275	0,357	0,106	0,572
<i>Balanus crenatus</i>		21,222	1,463	2,977		181,502	33,308	392,878	0,028	0,034	1,912
домики погибших <i>Balanus crenatus</i>		0,001					0,004	650,046			
<i>Verruca stroemi</i>											
<i>Vorethropon clathratus</i>		0,004		0,009		0,029	0,121	5,911		0,001	0,010
<i>Dendrobeatia fruticosa</i>		0,118		3,493		16,700	0,006	0,023			
<i>Bolethenia echinata</i>		4,690				29,834	0,392	19,255	0,003	0,002	1,201
тунки погибших <i>Bolethenia echinata</i>		4,197		0,002				15,020			
<i>Molgula retortiformis</i>								1,174	0,002		
тунки погибших <i>Molgula retortiformis</i>								118,609	0,034		0,063
<i>Styela coriacea</i>		0,001		0,001		65,247	0,002		0,005		
<i>Styela rustica</i>		42,046		0,640		0,002	2,479			0,009	
<i>Phycodris rubens</i>		0,010		0,024			0,001				
<i>Phyllophora interrupta</i>				0,005							
<i>Ptilota plumosa</i>		0,001		0,002		20,100	0,441	8,050	0,003		0,034
<i>Musculus sp.</i>		0,010		0,903							
<i>Mytilus edulis</i>		0,002				11,050	0,905	23,610		0,001	
камни										0,003	
раковины <i>Buccinum undatum</i>										0,003	
раковины <i>Neptunea despecta</i>										0,003	
раковины <i>Arctica islandica</i>			0,331							0,003	
раковины <i>Serripes groenlandicus</i>		0,025				35,550	0,710	0,001	0,008	0,003	

суммарный вес асцидий указан в граммах

представители *S. rustica*. Их выборка в использованном нами материале представляется достаточной для сравнения весовой структуры экземпляров этого вида, найденных на разных субстратах. Соответствующие

гистограммы мы приводим на рисунке 45. Все три изображенных здесь распределения попарно достоверно различаются по критерию χ^2 . Можно

заметить, что большая часть молодежи асцидий обнаруживается только на поверхности домиков живых баянусов и представителей своего вида. В то же время, наиболее крупные экземпляры в абсолютном большинстве найдены на домиках погибших *Balanus crenatus*, а также, в

Таблица 24. Результаты дисперсионного анализа веса экземпляра асцидий в зависимости от типа субстрата, где они встречаются.

Название таксона	F	p
<i>Styela rustica</i>	144,98	0,000 ***
<i>S. coriacea</i>	22,88	0,000 ***
<i>Molgula retortiformis</i>	9,04	0,001 ***
<i>Bolthenia echinata</i>	17,73	0,000 ***

*** - различия достоверны на уровне $p \leq 0,01$ в анализ включены три типа субстрата, на которых встречено абсолютное большинство асцидий: домики живых и погибших баянусов, а также *Styela rustica* см. средний вес экземпляра асцидий на разных типах субстрата на рис. 44

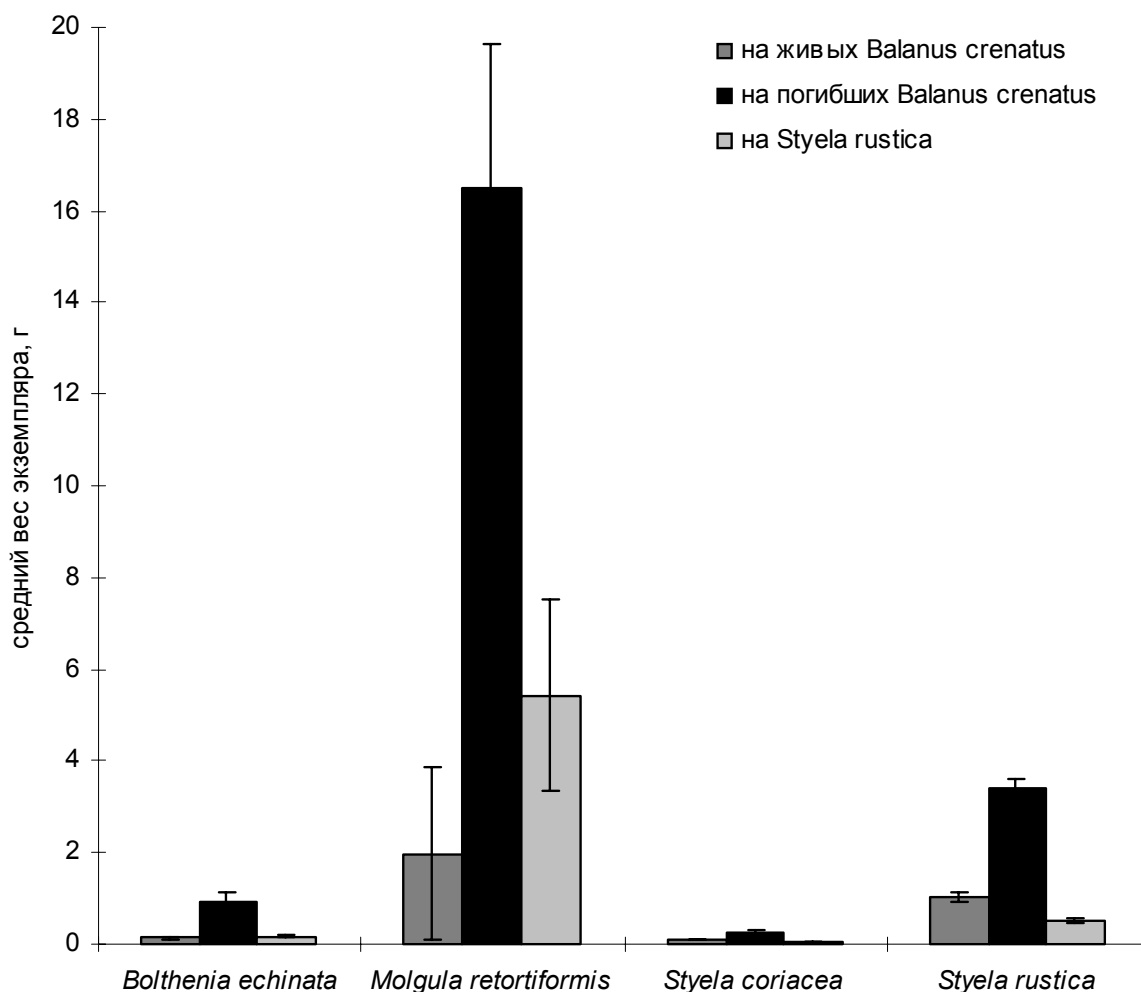


Рисунок 44. Средний вес экземпляра разных видов асцидий, найденных на субстратах разного типа.

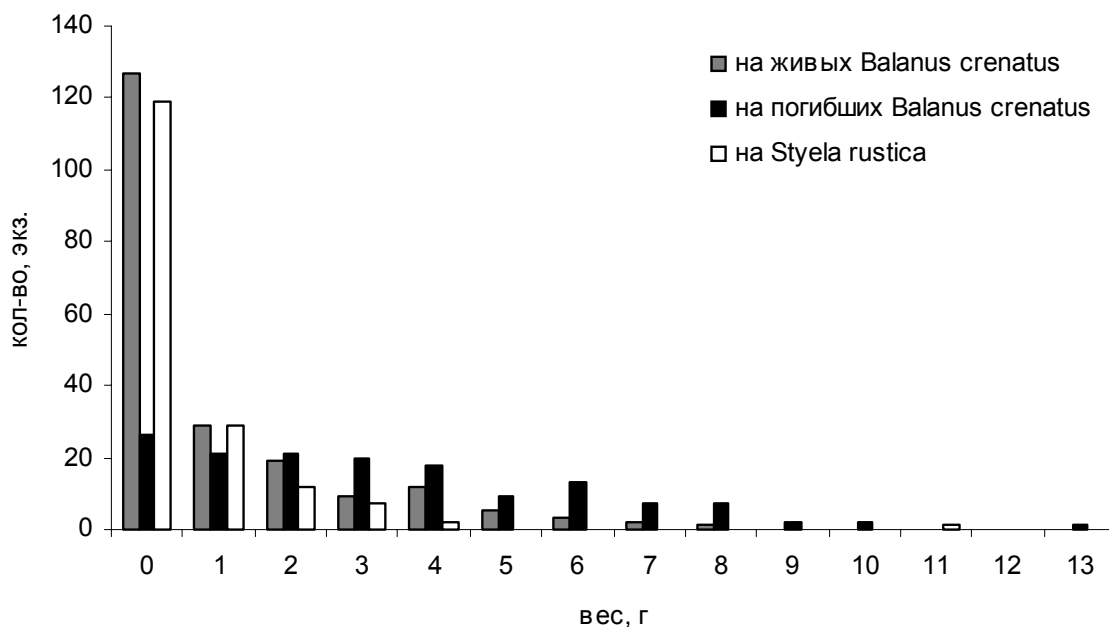


Рисунок 45. Распределение *Styela rustica* по весу экземпляра на субстратах разного типа.

единичном количестве, на тунике асцидий. Рисунок 46 демонстрирует, как изменяется соотношение числа живых и погибших усоногих, выступающих в роли субстрата для стиел, с увеличением веса последних. Доля живых баянусов практически монотонно уменьшается, тогда как доля умерших, соответственно, растет.

7.6. Обсуждение. Используемые нами методы оценки возраста *Balanus crenatus*, хотя и базируются на косвенных данных, по результатам хорошо согласуются с полученными ранее (Кузнецов, 1964). Это дает возможность ими пользоваться. Морфометрические параметры

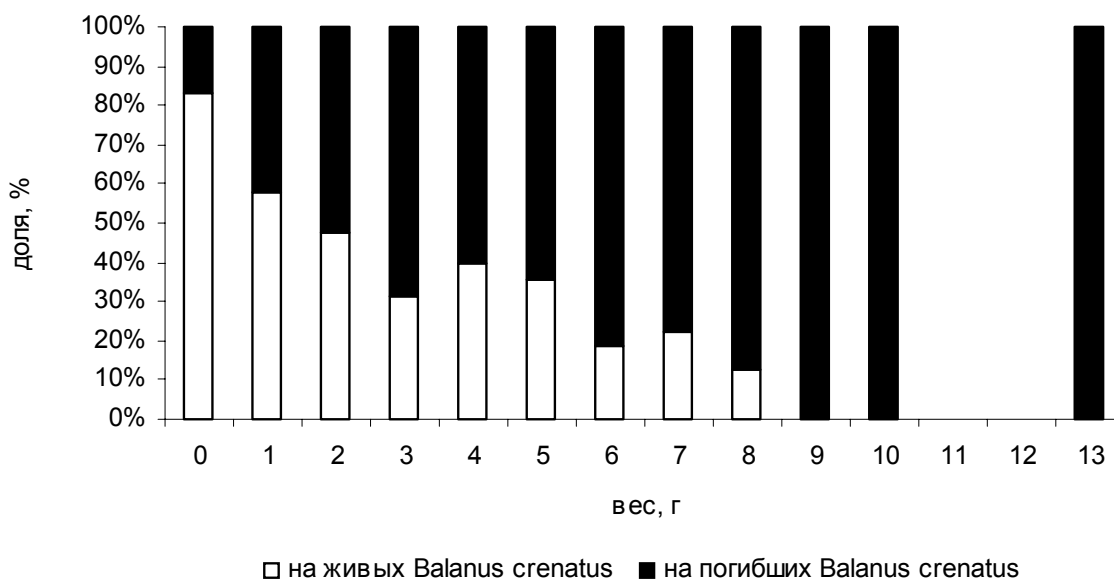


Рисунок 46. Распределение *Styela rustica*, встреченных на домиках *Balanus crenatus* по весу экземпляра на домиках живых и погибших баянусов.

домиков баянусов одного и того же возраста могут демонстрировать достаточно сильный разброс (рис. 31). Такое разнообразие связано с тем, что эти животные обнаруживают различные формы роста, в том числе и в зависимости от условий обитания. Домики могут быть вытянутой цилиндрической или конической формы, показывая различные соотношения между диаметром и высотой (например, Ельфимов и др., 1995). Тем не менее, так как в нашем исследовании измерения длины апертуры выполнялись на выборках *Balanus crenatus* существенного объема, то мы считаем выявленные значения корреляции между размером и числом колец остановки роста достаточными для использования длины апертуры в качестве оценки возраста усоногих.

Наблюдаемые в течение четырех лет изменения размерной структуры баянусов свидетельствуют, что интенсивное пополнение изучаемого поселения этих животных молодью происходит не каждый год. Такая особенность воспроизводства, по-видимому, характерна для представителей рода *Balanus*. В частности, Барнс и Пауэлл (Barnes, Powell, 1950) в течение нескольких лет наблюдали демографические последствия особенно обильного пополнения псевдопопуляций *Balanus crenatus* и *Semibalanus balanoides*.

В результате такого неравномерного пополнения, в поселении баянусов существуют хорошо различимые размерно-возрастные группы. В частности, рассматривая распределение животных по размеру в 2000 г. (рис. 32а), таких групп можно обнаружить три. Первая из них представлена молодью, длина апертуры которой составляет 1 мм. Баянусы, личинки которых осели в 1998 г., что можно проследить по распределениям, характеризующим 1998 и 1999 г.г. (рис. 32б и в), формируют вторую группу. Их размеры находятся в диапазоне от 2 до 5 мм. Третья группа включает в себя усоногих с длиной апертуры от 9 до 13 мм. Исходя из преобладания размерно-возрастной структуры, наблюдаемой в разные годы, можно заключить, что представители этой последней категории в течение четырех лет увеличивали средний размер на 1-2 мм в год. Если полагать среднюю скорость роста *Balanus crenatus* на исследуемом участке морского дна постоянной, можно использовать для оценки возраста сопоставление с группой, сроки оседания которой уже установлены – а именно второй из числа обсуждаемых. Можно предположить, что интересующая нас размерно-возрастная категория баянусов в 1997 г. по среднему размеру отстоит от наблюдаемого в 2000 г. состояния группы “двухлеток” приблизительно на годовой прирост. Такая реконструкция

предсказывает, что возраст представителей третьей группы может составить приблизительно 6 лет. Пользуясь полученной ранее зависимостью между размером и числом колец остановки роста (рис. 31) и ориентируясь на размеры усоногих, можно вычислить иное значение возраста, соответствующее примерно 4 годам. Наблюдаемые изменения размерной структуры за последние четыре года убеждают, что первая из полученных оценок более справедлива.

Типичная друза развивается на субстрате, представленном раковиной *Serripes groenlandicus* (гл. 3, таб. 3). Появлению такого субстрата, по-видимому, обычно предшествует десятилетняя жизнь моллюска и его гибель. Оказывается ли раковина при жизни погруженного в грунт моллюска на поверхности сразу после этого (возможно, что моллюски перед смертью покидают толщу илистого субстрата), или прежде проходит еще несколько лет, нам неизвестно. Неизвестно, кроме того, какая доля от числа гибнущих серрипесов дает начало развитию эпибиозов, снабжая прикрепленные организмы субстратами. В то же время, порядок и продолжительность дальнейших событий, связанных с существованием вновь образующихся агрегаций усоногих и асцидий, мы можем обсудить достаточно подробно.

Важно, что, по всей видимости, процесс образования все новых и новых друз (по крайней мере, на основе раковин моллюсков) происходивший несколько лет назад, имеет место и по сей день. И живые серрипесы, и свободные субстраты, как и субстраты на предположительно ранних стадиях развития эпибиоза, продолжают присутствовать в изучаемом сообществе. При изучении закономерностей динамики сообщества прикрепленных организмов, обитающих на живых моллюсках, используют возраст детерминантов (в частности, количество колец остановки роста на раковине) в качестве оценки срока существования образованных на их основе консорциев (Наумов, Федяков, 1985б). Так как подобная методика в случае настоящего исследования неприменима, последовательность стадий при образовании агрегаций баянусов и асцидий можно представить себе лишь на основе косвенных данных.

Сравнительно велико число друз, первичный субстрат которых отсутствует. Так как все они в основном состоят из прикрепленных организмов, следует обратить особое внимание на структуру таких агрегаций. Обычно здесь можно встретить несколько крупных живых либо погибших баянусов или асцидий, закрепляющих все образование в грунте, по-видимому, за счет почти полного в него погружения. Ни те, ни другие животные не могут

оседать и развиваться из личинки на илисто-песчаном грунте в отсутствие твердого субстрата. Следовательно, такой субстрат у баянусов и асцидий, образующих основу обсуждаемых друз, следует считать утраченным. Базальная часть домиков *Balanus crenatus* обычно оказывается повреждена (вероятно, скорее химическим, нежели механическим путем), и остатки их субстрата наблюдать невозможно. В то же время, на поверхности туники извлеченных из грунта крупных асцидий часто можно заметить след области прикрепления с фрагментами табличек баянусов. При этом во всех изученных друзах субстратом для усонюгих служит или основание друзы, или домики живых представителей своего вида. Абсолютное большинство асцидий обитает или на домиках баянусов, или на других асцидиях (см. гл. 4). Нет оснований полагать, что те крупные эпибионты, которые субстрат утратили, представляют собой исключение. Таким образом, история всех друз начинается с заселения ее будущего основания (раковины или камня), которое в дальнейшем может быть утрачено.

Возможный механизм исчезновения первичного субстрата мы можем обсудить лишь в предположительной форме. В зависимости от окислительно-восстановительных характеристик грунта, в разных его приповерхностных слоях известь может либо сохраняться, либо разлагаться. На многих раковинах *Serripes groenlandicus* и других моллюсков, изученных нами в процессе выполнения данного исследования, заметны характерные повреждения поверхности, не напоминающие следы механических воздействий или деятельности сверлящих организмов. Сходным образом эродированы и домики многих крупных баянусов, живых и погибших, в нижней своей части. В то же время, нами не обнаружено никаких принципиальных ограничений на увеличение количества ярусов и числа эпибионтов в друзе. По мере оседания и роста все новых и новых обитателей агрегации растут ее линейные размеры и вес, под воздействием которого основание может начать погружаться в илисто-песчаный грунт. Вероятно, что в результате субстрат друзы, часто представленный известковой раковиной, может переместиться в слой заиленного песка, где химические условия неблагоприятны для сохранения извести. Если предложенный механизм действительно имеет место, то вероятность утери основания растёт с увеличением агрегации, и, следовательно, с течением времени ее существования. В качестве альтернативной гипотезы можно предложить разрушение крупных друз в результате физических возмущений, в

частности штормовых волнений. Правда, хотя в ходе исследования бентосные работы неоднократно случалось выполнять после продолжительных штормов, аквалангистам не удалось заметить на дне в районе исследований заметных следов волновой активности. В то же время известно, что наиболее продолжительные и интенсивные шторма обычно приходится на осенние месяцы года, в то время как мы наблюдали изучаемое сообщество лишь летом. На самом деле, вполне вероятно, что реальный путь утери агрегациями основания представляет собой комбинацию описанных выше механизмов.

Первыми представителями макробентоса, которых можно обнаружить на поверхности основания будущих друз, представляются виды, проявившие себя либо как относительно индифферентные к типу доступного жесткого субстрата, либо как избегающие поселяться на домиках баянусов. Кроме самих *Balanus crenatus*, молодь которых найдена абсолютно во всех друзах, где есть твердое основание, здесь следует назвать *Electra crustulenta arctica*, *Stomachetosella cruenta* (Bryozoa), *Chitinopoma fabricii*, *Bushiella quadriangularis* (Polychaeta) и *Heteranomia squamula* (Mollusca). Специально отметим, что в таких “молодых” агрегациях нет и, по-видимому, не может быть массовых видов асцидий (*Styela spp.* и *Bolthenia echinata*), которые практически не встречаются на первичном субстрате (см. гл. 4, таб. 8). Самые большие возможности для роста существуют на данном этапе развития комплекса у баянусов, так как их взрослые экземпляры многократно крупнее особей и колоний других перечисленных выше видов. Случаи же губительного для *Balanus crenatus* обрастания их домиков колониями *Electra crustulenta arctica* и *Stomachetosella cruenta* в ходе топической конкуренции нам неизвестны ни из собственных наблюдений, ни по литературным данным. Доминирование усоногих как характерная стадия развития эпибиозов раковин моллюсков в Онежском заливе Белого моря уже было отмечено рядом исследователей (Гришанков, устное сообщение; Наумов, Федяков, 1985б). При этом, когда *Balanus crenatus* достигают длины апертуры в 9–10 мм, резко возрастает значение их поверхности как субстрата для других прикрепленных организмов (рис. 17). Возраст животных к этому моменту в зависимости от выбранного способа оценки можно полагать равным 4–6 годам. Из ныне наблюдаемой стопроцентной встречаемости баянусов того или иного возраста на твердых субстратах следует, что срок существования относительно “молодых” агрегаций, скорее всего, часто совпадает с возрастом самого старого экземпляра *B. crenatus*, который в ней присутствует.

Правда, в случае, когда все представители группы первых поселившихся на субстрате усоногих уже успели погибнуть, а их домики – разрушиться, такая оценка окажется ошибочной.

Видовое разнообразие как подвижного (см. главу 5), так и неподвижного (см. главу 4) населения агрегаций, в которых множество *B. crenatus* достигает размеров в 9 мм и более, растет по сравнению с таковым в друзах, история эпибиоза которых насчитывает по нашим оценкам 1–3 года. Характерный комплекс подвижных видов, связанный с наличием крупных живых усоногих, который включает *Pholoe minuta*, *Polycirrus medusa*, *Amphitrite cirrata*, *Cirratulis cirratus*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis laminaria* (Polychaeta) и моллюска *Hiatella arctica* (рис. 27), по-видимому, появляется именно на этом этапе развития агрегаций. Множество прикрепленных организмов, в том числе *Verruca stroemi* (Crustacea), *Heteranomia squamula* (Mollusca), и мшанки *Bowerbankia sp.*, *Porella sp.*, *Smittina majuscula*, *Schizomavella lineata*, *Hippoporina ussovi* и *Rhamphostomella scabra* (рис. 14), приуроченные к домикам крупных баянусов, дополняют описание данной стадии в динамическом пути друзы.

Как было замечено выше, есть основания полагать, что существенное пополнение поселения *Balanus crenatus* молодью случается не каждый год. В момент, когда появляются очередные сеголетки, они распределяются между свободным первичным субстратом в существующих либо новообразующихся агрегациях и поверхностью домиков представителей своего вида примерно поровну (рис. 15). В результате в друзах растет количество ярусов и увеличивается общая площадь их поверхности, доступная для оседания личинок других эпибионтов.

Весьма вероятно, что дальнейшая судьба агрегации находится в зависимости от того, в какой степени здесь разовьется поселение одиночных асцидий. В значительной части друз, где присутствует большое число сравнительно крупных живых баянусов (что свидетельствует о большем возрасте этих эпибиозов), эта группа практически не представлена (рис. 39). Нам неизвестно, встречаются ли агрегации, весь срок существования которых проходит без “участия” асцидий. Действительно, те друзы, в которых мы в данный момент не наблюдаем этих эпибионтов, возможно не избежали бы их поселения в будущем. Технической же возможности проследить судьбу репрезентативной выборки друз на протяжении многих лет нам пока не представилось. В то же время, в большей части изученных

нами агрегаций одиночные асцидии в том или ином количестве представлены (см. гл. 3). Оставим в форме предположения тезис о том, что часть друз следует по пути продолжительного существования без иных крупных фильтраторов, кроме *Balanus crenatus*. Рассмотрим взаимоотношения в тех агрегациях, в которых совместно обитают эдификаторы обоих типов.

Главный факт, которому нам предстоит найти объяснение, представляет собой выявленную зависимость между количеством крупных погибших *Balanus crenatus* и их долей от общего числа баянусов в друзе и суммарной биомассой асцидий (рис. 40, рис. 41). Доля погибших усоногих, в особенности принадлежащих таким размерным классам, на представителях которых обычно (рис. 17) селятся асцидии, оказывается высокой в друзах, где они обитают (рис. 35). Существует ли между гибелью баянусов и существованием асцидий причинно-следственная связь?

Прежде всего, следует обратить внимание на распределение *Styela rustica*, *S. coriacea*, *Styelopsis grossularia*, *Molgula spp.* и *Bolthenia echinata* по типу субстрата (таб. 8, таб. 22, таб. 23). Так как эти животные практически не поселяются на основании агрегаций, для их появления необходимо присутствие домиков живых или погибших баянусов. Мелкие асцидии обнаруживаются в основном на домиках живых *Balanus crenatus* длиной апертуры от 9 мм и на крупных асцидиях (рис. 17, рис. 45). Таким образом, в истории развития агрегаций появление вначале молодых, а затем и крупных асцидий относится к более поздним стадиям, нежели заселение субстрата баянусами. И те, и другие эпибионты используют в качестве субстрата в том числе и поверхность тела представителей своего и родственных видов, вследствие чего рост их количества только способствует дальнейшему разрастанию друз. О скорости роста беломорских видов асцидий известно немного. По-видимому, *Styela rustica* живут до 8-10 лет, достигая веса в несколько грамм и половозрелости не раньше третьего года (В. В. Халаман, устное сообщение). В то же время, продолжительность жизни *Molgula retortiformis* явно меньше, а скорость роста – явно выше: нам случалось на поверхности *Styela rustica* весом менее 1 г встречать экземпляры *Molgula retortiformis* весом в 10 г и более.

По ходу роста асцидий обитающие с ними совместно баянусы гибнут. Только в случае справедливости этого утверждения может увеличиваться доля погибших усоногих среди субстратов асцидий с ростом их веса при условии преимущественного оседания этих

животных на домики живых рачков (рис. 46). Сама по себе гибель усоногих может не быть связана с внешним воздействием. Баянусы, например, могут гибнуть от старости. Действительно, вероятность поселения асцидий на поверхности домика *Balanus crenatus* растет с его возрастом. Естественно, что от старости чаще погибают наиболее крупные баянусы, и на их же поверхности чаще всего должны встречаться крупные асцидии, в распоряжении которых был самый большой срок для достижения таких размеров. Однако изучение доли крупных погибших усоногих от общего их числа и ее зависимости от параметров агрегаций указывает на иную причину их гибели. Если бы такой причиной было естественное старение баянусов, то указанная доля была бы одинаковой в друзах, где присутствуют или отсутствуют асцидии; она бы не зависела от их суммарной биомассы. На самом деле, наблюдается обратная ситуация (рис. 41). Из этого следует, что существуют причины, увеличивающие смертность *B. crenatus*, связанные с присутствием асцидий. Соответственно, существование антагонистических отношений между разными формами эдификаторов в агрегациях можно считать доказанным.

Механизмы угнетения баянусов асцидиями, с нашей точки зрения, могут в описываемом случае быть трех типов. Во-первых, возможна пищевая интерференция этих животных. Прямых указаний на такие взаимоотношения в литературе нет, зато есть много упоминаний о конкуренции за взвешенные в толще воды частицы между усоногими, а также между асцидиями и другими эпибионтами (Pullen, La Barbera, 1991; Osman, Whitlatch, 1995; Frese, 1997). Во-вторых, асцидии, поселяясь на домиках баянусов и разрастаясь, оказываются способны частично или полностью блокировать апертуру рачка, изолируя его от источников пищи. Такое явление, в частности особенно характерное для случаев прикрепления асцидий к тергуму или скутуму усоногого, мы неоднократно наблюдали на примере собственного материала (см. гл. 4). Наконец, третьим возможным способом отрицательного воздействия представляется погружение баянусов в грунт под действием веса их крупных эпибионтов (или наносов, связанных с гидродинамической активностью асцидий). Аквалангистам неоднократно удавалось наблюдать агрегации, на поверхности грунта представленные исключительно телами асцидий, в то время как при извлечении этих друз выяснялось, что первичный субстрат и баянусы, обычно погибшие, были захоронены в заиленном песке. Таким образом, взаимоотношения усоногих и асцидий в агрегациях, по нашему мнению,

представляют собой взаимодействие конкуренции за пищу и за пространство, которое показано и для других прикрепленных сестонофагов (Buss, 1979).

Отметим, что погружение агрегаций в толщу грунта возможно не только для тех из них, в которых обитают крупные *Styela spp.* и *Molgula spp.* (а именно представители этих родов достигают в друзах наибольших размеров). Нам случалось встречать и агрегации, в которых из числа крупных эпибионтов присутствовали только баянусы, частично захороненные в заиленном песке. Иногда обнаруживали субстраты, покрытые домиками погибших *Balanus crenatus*, целиком находящиеся под поверхностью грунта. Чаще же друзы, где множество усоногих образуют большое количество ярусов, погружаются своей нижней частью, представленной основанием и крупными баянусами первого яруса, которые обычно оказываются погибшими. Мы не обладаем количественными данными, позволяющими оценить долю агрегаций, гибель *Balanus crenatus* в которых бывает обусловлена их перемещением ниже поверхности грунта. Вместе с тем, можно констатировать, что такое погружение друз может происходить и в случае присутствия в них крупных асцидий, и в случае их отсутствия. Ключевым фактором здесь представляется соотношение скорости роста баянусов и асцидий. Отсутствие обызвествления и высокая эффективность фильтрации (например, Holmes, 1973), по-видимому дает возможность последним набирать вес с гораздо большей скоростью, нежели позволяет физиология усоногих. В результате, увеличение веса агрегации благодаря росту асцидий должно осуществляться существенно быстрее, чем в их отсутствие. В связи с нерегулярностью (по крайней мере, не ежегодной повторяемостью) пополнения возраст многоярусной агрегации усоногих представляется достаточно большим. Действительно, сеголетки *Balanus crenatus* (длиной апертуры в 1 мм) практически никогда не становятся субстратом для представителей своего вида (см. гл. 4). Если появление очередного яруса происходит в среднем раз в два-три года, то возраст четырехярусной агрегации может существенно превосходить 10 лет. При этом площадь первичного субстрата всегда ограничена и, по крайней мере, в случае, когда в качестве такового выступает раковина *Serripes groenlandicus*, одноярусное поселение баянусов, вероятно, не может достичь большого веса.

Кроме рассмотренной выше зависимости между обилием асцидий и абсолютным, а также относительным обилием погибших баянусов в друзах, обнаружены в меньшей степени

выраженные закономерности, касающиеся количества молодежи *Balanus crenatus*. Доля мелких баянусов велика в друзах, где асцидий нет, и сокращается с увеличением их биомассы (рис. 34, рис. 37), чему можно предложить два объяснения. Во-первых, в связи с экранированием телами асцидий поверхности домиков баянусов, а также с тем, что немалая часть этой поверхности оказывается занятой непосредственно их прикрепленными подошвами, можно предположить существование топической конкуренции между ними и молодеью усоногих. Так как половина встреч мелких (с длиной апертуры не более 3 мм) баянусов приходится на домики представителей своего вида, асцидии могут существенно сокращать площадь, пригодную для их поселения. Угроза личинкам баянусов со стороны крупных фильтраторов, которые могут поглощать их вместе со взвешенными в воде частицами, представляется второй возможной причиной наблюдаемого явления. Существуют данные, указывающие на способность асцидий уничтожать личинок различных донных беспозвоночных (Osman, Whitlatch, 1995), в том числе и собственного вида (Young, 1988), хотя случается, что их влияние на потенциальных жертв оказывается незаметным (Young, 1989). Сведений, конкретно указывающих на поглощение этими животными личинок баянусов, нам обнаружить не удалось. Следует правда отметить при этом, что данная проблема к настоящему моменту вообще исследована достаточно слабо. Как и в случае с антагонизмом между асцидиями и взрослыми баянусами, наблюдаемый эффект, скорее всего, обусловлен обеими возможными причинами.

Доминирование асцидий в агрегациях приводит к изменениям и подвижной, и неподвижной фауны: относительно высокие корреляции с их обилием обнаруживают иные виды, нежели приуроченные к скоплениям *Balanus crenatus* (рис. 14, рис. 27). Невозможно разделить влияние на население друз таких факторов, как, с одной стороны, уменьшение числа живых баянусов, а с другой – увеличение числа домиков погибших усоногих и веса асцидий, так как эти явления слишком сильно связаны друг с другом. На наш взгляд, многочисленные пустоты, заполненные илом, которые появляются с гибелью баянусов, в большей степени модифицируют среду обитания подвижного населения. В то же время, смена доминирующего субстрата в друзах на поверхность туники асцидий, по-видимому, обедняет и модифицирует видовой состав эпибионтов.

Итак, асцидии появляются в друзах, в которых сформировалось поселение взрослых

Balanus crenatus, потому что последние служат им здесь в качестве предпочтительного субстрата. На способность некоторых Tunicata к массовому заселению субстрата только после его колонизации другими эпибионтами (в частности, гидроидным полипом *Tubularia larynx*) указывает Шмидт (Schmidt, 1983). В нашем случае, если асцидии становятся крупны и многочисленны, они угнетают существующих баянусов и, в некоторой степени, уменьшают поступление в друзу их молоди. В результате наступает гибель крупных усоногих, домики которых сохраняются и какое-то время продолжают служить субстратом для эпибионтов. В ином сообществе эпифауны, развивающемся на искусственных субстратах, уже была обнаружена смена комплекса с доминированием *Balanus* и *Tubularia* на систему с доминированием асцидий и, впоследствии, мидий (Dean, 1981). В данной работе показано, что более поздние формы привлекает физическая структура поселения “первопроходцев”, а чистые ровные панели в качестве субстрата для них, по-видимому, непривлекательны.

Ряд крупных друз со временем частично погружается в грунт, что наверняка приводит к гибели прикрепленных организмов, обитающих непосредственно на первичном субстрате. Впоследствии связь с основанием агрегации может окончательно утрачиваться, и такие друзы, состоящие в основном из асцидий, оказываются “заякорены” в грунте остатками домиков погибших баянусов, прикрепленными к нижним частям тел асцидий. Пополнение же поселения этих последних более не лимитируется наличием усоногих в силу их способности поселяться на поверхности тела представителей родственных видов. Реконструированная схема динамического пути сообщества, связанного с друзами баянусов и асцидий, показана на рисунке 47. Остается открытым вопрос о продолжительности существования таких друз, крупные живые организмы в которых представлены асцидиями. Можно предположить, что многие друзы существуют до момента гибели асцидий, которые занимают первый ярус (т.е. играют роль основания для остальных), после чего агрегации теряют целостность. Так как остатки погибших асцидий не сохраняются в той степени, в которой это характерно для усоногих, а четких морфометрических критериев возраста для этих животных также не существует, только продолжительные эксперименты могут позволить установить судьбу агрегаций, все баянусы в которых погибли.

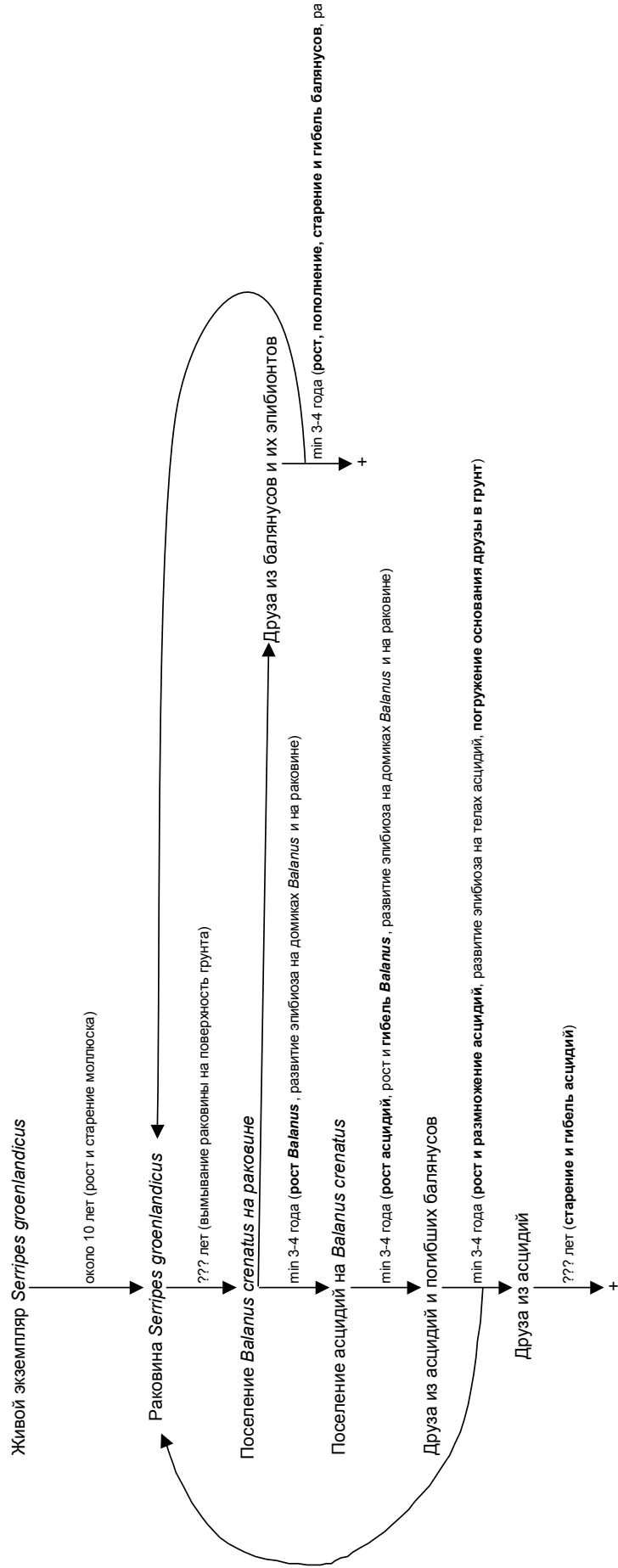


Рисунок 47. Схема предполагаемых закономерных изменений в агрегациях баялянусов и асцидий, развивающихся на раковинах погибших *Serripes groenlandicus*.

Заключение.

Экспериментальное исследование систем живых организмов позволяет четко охарактеризовать отношения между представителями одного или разных видов. Воспроизводя в лабораторных или полевых условиях небольшую часть природного сообщества, исследователи могут контролировать и измерять те параметры, которые описывают изучаемое взаимодействие (см., например Best, Thorpe, 1986; Young, Cameron, 1989). Однако реально существующие в природе многовидовые комплексы оказываются слишком сложно организованы для того, чтобы успешно изучать их современными экспериментальными методами в лабораторных либо полевых условиях. С другой стороны, количественное описание структуры (как, в частности, показано выше) возможно и для достаточно сложных природных систем. Даже в тех случаях, когда из результатов наблюдений нельзя сделать строгий вывод о структурообразующих силах и взаимодействиях, получаемые морфологические данные диктуют выбор условий и гипотезы для возможного эксперимента, зачастую бессмысленного в их отсутствие (Underwood и др., 2000). Воспроизведение же в эксперименте систем, не имеющих прямых аналогов в живой природе, редко позволяет делать надежные выводы о естественных процессах.

На самом деле, многие из возникающих в связи с настоящей работой вопросов мы оставляем открытыми для экспериментального решения. В частности, важно выяснить, каков точный механизм, обеспечивающий приуроченность асцидий к домикам баянусов и их отсутствие на раковинах и камнях, будь это избирательность личинок, основанная на особенностях их поведения, их неспособность закрепиться на заиленном субстрате или высокая смертность осевшей молодежи в условиях заиления. Если существование конкуренции за субстрат между баянусами и асцидиями мы можем считать доказанным на основании сделанных наблюдений, то подтвердить наличие пищевой интерференции между этими формами удобнее всего было бы экспериментальным путем. Список такого рода вопросов может быть легко продолжен, и выше мы перечислили лишь самые важные из них. Результаты, изложенные в главах 4-7, диктуют множество более мелких, но не менее интересных направлений для лабораторных и полевых экспериментов.

В то же время, количественное описание пространственной структуры сообщества,

выполненное в рамках настоящей работы, оказалось вполне адекватным изучаемому объекту. В самом деле, было выявлено множество особенностей структуры, свидетельствующих о ключевой роли биотических взаимодействий в организации изученного сообщества. Изменчивость показателей обилия подвижных и неподвижных организмов в зависимости от их локализации часто носит закономерный характер, отражающий последствия внутри- и межвидовых отношений. При этом население соседствующих микробиотопов может в количественном отношении различаться весьма значительно. В той степени, в которой наблюдаемая структура сообщества позволяет реконструировать динамический аспект его существования, установлено, что с течением времени агрегации переживают морфологические изменения и в них происходит смена руководящих форм. Таким образом, количественное изучение организации сообщества бентосных беспозвоночных позволяет получить немало информации и об интегрирующих силах, действующих в данной системе, и о процессах, в ней происходящих.

Выводы.

1. Большая часть агрегаций баянусов и асцидий найдена на раковинах погибших *Serripes groenlandicus* (Bivalvia), по-видимому происходящих из местной популяции этого моллюска. У 22% агрегаций первичный субстрат оказывается утрачен. Друзы располагаются на дне на расстояниях 20-30 см друг от друга, занимая практически все доступные твердые субстраты.
2. Микротопографическое (в масштабах агрегации) распределение экземпляров и колоний большинства из 78 найденных в друзах видов прикрепленных организмов обнаруживает статистические закономерности. К основным типам субстрата, представленным в агрегациях – основанию друзы, домикам *Balanus crenatus* и туникам крупных асцидий – приурочено разное население. В частности, массовые виды одиночных асцидий встречаются исключительно на домиках баянусов и на поверхности друг друга. Население домиков живых и погибших баянусов, равно как и разных зон на их поверхности, тоже оказывается различным. В основе таких закономерностей лежат особенности жизнедеятельности видов-эдификаторов, баянусов и асцидий.
3. Подвижное население полостей в агрегациях, заполненных илистым грунтом (всего встречено 142 вида), качественно и количественно отличается от фауны окружающего друзы грунта. Специфика фауны друз может объясняться как обилием здесь пустот и щелей, так и обогащением грунта продуктами жизнедеятельности баянусов.
4. Население грунта, окружающего агрегации (здесь найдено 157 видов), оказывается неоднородным. В пробах, взятых вплотную к друзам и на удалении от них, представители разных видов встречаются в различных соотношениях. Большая часть фауны преимущественно селится вблизи друз, тогда как представители сем. Spionidae (Polychaeta) их избегают. Дистантное влияние агрегаций может выражаться в обогащении окружающего их грунта органическими веществами и в дестабилизации эдификаторами поверхностного слоя осадка в своих ближайших окрестностях.
5. Самые крупные и часто доминирующие в друзах организмы – асцидии – поселяются здесь только вслед за появлением и ростом баянусов. Молодь первых не обнаружена на основании друзы. Соотношения демографических показателей баянусов и асцидий в

агрегациях свидетельствуют об антагонизме между этими неподвижными фильтраторами. С ростом биомассы асцидий в друзах растет как абсолютное число, так и доля крупных погибших баянусов. Крупные асцидии в основном обнаруживаются на домиках погибших рачков, тогда как мелкие – на живых. Такие отношения между руководящими формами подразумевают их закономерную смену в ходе истории развития каждой друзы.

6. Большая часть населения изученного сообщества вовлечена во взаимодействия с представителями видов-эдификаторов (серрипесов, баянусов и асцидий), что формирует закономерную пространственную структуру друз. Влияние населения агрегаций распространяется на расстояния, сравнимые со средними расстояниями между ними, а следовательно вся мозаика биоценотического покрова здесь оказывается подчинена характеру расположения агрегаций. Смена руководящих форм в друзах, доминирование, затем гибель баянусов и последующее доминирование асцидий, приводит к изменениям как неподвижного, так и подвижного населения, связанного с этими эдификаторами. Изученное сообщество представляется высоко интегрированным, а биотические отношения – важнейшим элементом его интеграции.
7. Количественный анализ пространственной структуры сообщества, положенный в основу настоящей работы, оказывается чрезвычайно информативным источником сведений о функционировании многовидовой системы и подходящим методом для экономного ее описания.

Список литературы.

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. - Москва: "Финансы и статистика". - 1989. - 607 с.
- 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.
- Артемьева А.В. Особенности структуры некоторых сообществ моллюсков-сестонофагов на литорали Белого моря. - Диссертация на соиск. уч. степени магистра биол. наук СПбГУ. - 1997.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. О-ва испыт. прир., Отд. биол. - 1951. - Т. 5. - С. 3-30.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. - Москва: "КМК Scientific Press Ltd.". - 1994. - 250 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Том 2. - Москва: "Мир". - 1989. - 477 с.
- Брайко В.Д. Мшанки (Bryozoa) – массовые организмы сообщества обрастания // Биологические методы борьбы с обрастанием. - Киев: "Наукова Думка". - 1977. - С. 71-111.
- Гришанков А.В. О консортивной структуре бентосных сообществ Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) // Вестн. Лен. Ун-та, сер. 3. - 1995а. - Т. 3. - N. 17. - С. 14-21.
- 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. - 1995б.
- Гришанков А.В., Нинбург Е.А., Артемьева А.В., Хайтов В.М., Яковис Е.Л. Бентос Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) и его особенности // Вестн. С.-Петербургского Ун-та, сер. 3. - 1997. - Т. 3. - N. 17. - С. 3-11.
- Гришанков А.В., Шунатова Н.Н., Ягунова Е.Б. Некоторые черты организации эпибиозов

- Белого и Баренцева морей // III Научная сессия Морской Биологической станции СПбГУ. - тез. докл. - СПб. - 2002. - С. 53.
- Гурьянова Е.Ф. Биоценоз ламинарии Кольского залива // Тр. ЛОЕ. - 1924. - Т. 53. - N. 2. - С. 141-172.
- Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. - Кишинев: Главная редакция Молдавской Советской Энциклопедии. - 1990. - 406 с.
- Денисенко С.Г., Савинов В.М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. - Апатиты: изд. АН СССР. - 1984. - С. 102-112.
- Дерюгин К.Н. Фауна Белого моря и условия ее существования. - Ленинград. - 1928. - 511 с.
- Ельфимов А.С., Зевина Г.Б., Шалаева Е.А. Биология усконогих раков. - 1995. - 127 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. - Москва: "Наука". - 1991. - 271 с.
- Зацепин В.И. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики // Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва. - 1962. - Т. 12. - С. 245-344.
- Кудерский Л.А. Донная фауна Онежского залива Белого моря // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. - 1966. - Т. IV. - N. 2. - С. 204-371.
- Кузнецов В.В. Динамика биоценоза *Microporella ciliata* в Баренцевом море // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. - 1941. - Т. 7. - С. 114-139.
- Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Белого и Баренцева морей. - М.-Л.: "Наука". - 1964. - 225 с.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. О характерных чертах мидиевых биоценозов Белого моря // Исследования мидии Белого моря. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1984. - С. 59-69.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Динамика размерной структуры поселений беломорской мидии (*Mytilus edulis*) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1986а. - С. 50-63.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Размерная структура как индикатор состояния поселений мидий // IV Всесоюзн. конф. по промысловым беспозвоночным. ч. 2. - М. - 1986б. - С. 255-256.

- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* (L.) в Белом море // Докл. Акад. наук СССР.- 1986в.- Т. 287 - С. 1274-1277.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Динамика структуры и биоэнергетических характеристик некоторых плотных мидиевых поселений в Белом море // Проблемы изучения, рациона. использов. и охраны природных ресурсов Белого моря. - Кандалакша. - 1987.- С. 42-46.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. Поселение мидий: постоянное непостоянство // Природа.- 1990.- Т. 11.- С. 56-62.
- Маккавеева Е.Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. - Киев: “Наукова думка”. - 1979. – 228 с.
- Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Тр. МОИП. - 1966. - Т. 27. - С. 99-117.
- Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. - СПб: изд. ЗИН РАН. - 1993. - 151 с.
- Милейковский С.А. Личинки донных беспозвоночных // Биология океана. - 1977.- Т. 1. - С. 96-106.
- Мягков Г.М. Состав и распределение фауны в биоценозе *Laminaria sacharina* губы Чупа (Белое море) // Гидроб. Журн. - 1975. - Т. 11. - N. 5. - С. 42-48.
- 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. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1985а. - С. 29-34.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастаний в Белом море. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1985б. - С. 35-43.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. Вечно живое Белое море. - СПб: изд. СПбГДТЮ. - 1993. - 335 с.
- Нинбург Е.А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachium parasitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Virula Кандалакшского залива // Тр. Кандалакшск. Гос. заповедн., вып. 9. - Мурманск: “Мурманск. книжн. изд-во”. - 1975. - С. 228-234.
- Нинбург Е.А. Разграничение морских бентосных сообществ на основе данных факторного анализа (метод главных компонент) // Тр. БИНИИ ЛГУ. - 1985. - Т. 37. - С. 111-126.

- Одум Ю. Экология. - Москва: "Мир". - 1986. - 326 с.
- Ошурков В.В. Сукцессия и структура сообществ обрастания в Белом море // Биология шельфовых вод мирового океана. - тез. докл. - Ч. I. - Владивосток. - 1982. - С. 51-52.
- Ошурков В.В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1985. - С. 44-59.
- Ошурков В.В. Сукцессия и структура мелководных сообществ обрастания // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1987. - С. 28-36.
- Работнов Т.А. Фитоценология. - Москва: изд. МГУ. - 1992. - 352 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. - Москва: "Наука". - 1981. - 230 с.
- Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цехон-Луканина Е.А. Обрастание в Мировом Океане // Итоги науки и техники, сер. зоология беспозвоночных. - Т. 4. - М.: изд. ВИНТИ. - 1976. - 120 с.
- Рогинская И.С. Отряд Nudibranchia // Моллюски Белого моря. - Ленинград: "Наука". - 1987. - С. 155-202.
- Семенова Н.Л., Никитина Е.П. Приуроченность донного населения кутовой части Кандалакшского залива (Белое море) к факторам среды // Биологические ресурсы Белого моря. - Москва: изд. МГУ. - 1990. - С. 17-29.
- 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. - Ленинград: изд. ЗИН АН СССР. - 1985. - С. 5-28.
- Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Ошурков В.В., Катаева Т.К., Бабков А.И., Голиков А.Н., Хлебович В.В., Кулаковский Э.Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственных субстратах в Белом море // Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. - Ленинград: "Наука". - 1978. - С. 10-13.
- Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). 4-е изд. - Москва, Ленинград. - 1928.
- Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония. - Москва: "Мысль". - 1988. - С. 38-123.

- Хайтов В.М. Сообщества донных беспозвоночных, связанные с естественными плотными поселениями мидий на мелководьях белого моря (структура, динамика, биотические взаимоотношения). - Диссертация на соиск. уч. степ. к.б.н. СПбГУ. - 1999.
- Чивилев С.М., Иванов М.В. Сукцессия бентосного сообщества под воздействием мидиевой (*Mytilus edulis* L.) марикультуры в условиях Белого моря // Вестн. Лен. Ун-та, сер. 3. - 2000. - Т. 2. - N. 11. - С. 20-23.
- Яковис Е.Л. Особенности питания *Semibalanus balanoides* (Crustacea: Cirripedia) и его ориентация на субстрате в литоральных поселениях // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря - тез. докл. региональной конференции. - СПб. - 1995. - С. 108-109.
- 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.
- Abelson A., Denny M. Settlement of marine organisms in flow // Ann. Rev. of Ecol. and System. - 1997. - Т. 28. - С. 317-339.
- Al Ogily S.H., Knight-Jones E.W. Anti-fouling role of antibiotics produced by marine algae and bryozoans // Nature (Lond.). - 1977. - Т. 265. - С. 728-729.
- Ambrose Jr. W.G. Are infaunal predators important in structuring marine soft-bottom communities? // Amer. Zool. - 1991. - Т. 31. - N. 6. - С. 849-860.
- Anderson D.T., Southward A.J. Cirral activity of barnacles // Crustaceans, issues 5, Barnacle biology. - Rotterdam: "A.A.Balkema". - 1994. - С. 135-174.
- Andre C., Jonsson P.R., Lindegarth M. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1992. - Т. 97. - С. 183-192.
- Ayling A.M. The strategy of orientation in the barnacle *Balanus trigonus* // Mar. Biol. - 1976. - Т. 36. - С. 335-342.
- Ayling A.M. Factors affecting the spatial distribution of thinly encrusting sponges from temperate waters // Oecologia. - 1983. - Т. 60. - С. 412-418.
- Barbour M.A. A note on the distribution and food preference of *Cadlina laevis* (Nudibranchia: Chromodoridae) // Nautilus. - 1979. - Т. 93. - 61-62.

- 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.
- Barnes H., Crisp D.J., Powell H.T. Observations on the orientation of some species of barnacles // J. Anim. Ecol. - 1951. - T. 20. - N. 2. - C. 227-241.
- 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. - N. 3. - C. 581-590.
- Bell J.D., Westoby M. Abundance of macrofauna in dense seagrasses is due to habitat preference, not predation // Oecologia. - 1986. - T. 68. - C. 205-209.
- 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.
- Bertrand G.A. The ecology of the nest-building bivalve *Musculus lateralis* commensal with the ascidian *Molgula occidentalis* // Veliger. - 1971. - T. 14. - N. 1. - C. 23-29.
- 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.
- Beucema J.J. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea // Helgol. Meeresuntersuch. - 1993. - T. 47. - C. 287-304.
- 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.
- 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.
- Bolam S.G., Fernandes T.F., Read P., Raffaelli D. Effect of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 2000. - T. 249. - C. 123-137.
- Bowden D.A., Rowden A.A., Attrill M.J. Effect of patch size and in-patch location on the infaunal macroinvertebrate assemblages of *Zostera marina* seagrass beds // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 2001. - T. 259. - N. 2. - C. 133-154.
- Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulary of plant sociology. - Cambridge. - 1930. - 23 c.
- 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.

- Brenchley G.A. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft bottom environments // *J. Mar. Res.* - 1981. - T. 39. - C. 767-790.
- Buss L.W. Better living through chemistry: the relationship between allelochemical interactions and competitive networks // *Aspects of sponge biology.* - N.Y.: "Acad. Press". - 1976. - C. 315-327.
- Buss L.W. Bryozoan overgrowth interactions - the interdependence of competition for food and space // *Nature (Lond.)*. - 1979. - T. 281. - C. 467-475.
- Buss L.W., Jackson J.B.C. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments // *Amer. Naturalist.* - 1979. - T. 113. - N. 2. - C. 223-234.
- Butman C.A. Larval settlement in soft sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes // *Ocean. Mar. Biol. An. Rev.* - 1987. - T. 25. - C. 113-165.
- 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.
- 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.
- Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation // *American Naturalist.* - 1977. - T. 111. - C. 1119-1144.
- Cowden C., Young C.M., Chia F.S. Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* - 1984. - T. 14. - C. 145-149.
- Creed J.C. Epibiosis on cerith shells in a seagrass bed: correlation of shell occupant with epizoite distribution and abundance // *Mar. Biol.* - 2000. - T. 137. - C. 775-782.
- Crisp D.J. Changes in the orientation of barnacles of certain species in relation to water currents // *J. Anim. Ecol.* - 1953. - T. 22. - C. 31-343.
- Crisp D.J., Barnes H. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface countour // *J. Anim. Ecol.* - 1954. - T. 23. - C. 142-162.
- Crisp D.J. The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface // *J. Exp. Biol.* - 1955. - T. 32. - N. 3. - C. 569-590.
- Crisp D.J., Stubbings H.G. The orientation of barnacles to water currents // *J. Anim. Ecol.* - 1957. - T. 26. - C. 179-196.

- Crisp D.J., Ryland J.S. Influence of filming and of surface texture on the settlement of marine organisms // Nature (Lond.). - 1960. - T. 185. - N. 4706. - C. 119
- 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.
- Crooks J.A., Khim H.S. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1999. - T. 240. - C. 53-75.
- Cummings V.J., Thrush S.F., Hewitt J.E., Funnell G.A. Variable effect of a large suspension-feeding bivalve on infauna: experimenting in a complex system // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 2001. - T. 209. - C. 159-175.
- Davis M.G. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests // Geoscience and Man. - 1976. - T. 13. - C. 13-26.
- 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. - N. 4. - C. 1349-1357.
- Dean T.A., Hurd L.E. Development of an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals // Oecologia. - 1980. - T. 46. - C. 295-301.
- Dean T.A. Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in an estuarine fouling community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1981. - T. 53. - N. 2-3. - C. 163-180.
- 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.
- Dittmann S. Mussel beds - amensalism or amelioration for intertidal fauna? // Helgol. Meeresunters. - 1990. - T. 44. - C. 335-352.
- Driesch H. Philosophie der Organismen. - Leipzig. - 1921. - T. 1. - 333 c.; T. 2. - 401 c.
- Dumbauld B.R. A review of studies on the impact of oyster aquaculture to west coast benthic invertebrate communities // J. Shellfish Res. - 1997. - T. 16. - N. 1. - C. 312-312.
- Dyrynda P.E.J. Chemical defences and the structure of subtidal epibenthic communities // Proceedings of the 19th European Marine Biological Symposium. - 1985. - C. 411-421.
- Eckman J.E. Small-scale patterns and processes in a soft substrata, intertidal community // J. Mar. Res. - 1979. - T. 37. - N. 3. - C. 437-457.
- Edgar G.J., Robertson A.I. The influence of seagrass structure on distribution and abundance of

- mobile epifauna: patterns and process in a western australian *Amphibolis* bed // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1992. - T. 160. - C. 13-31.
- Emiliani C. Isotopic palaeotemperatures // Science, N.Y. - 1966. - T. 154. - C. 851-857.
- Ertman S.C., Jumars P.A. Effects of bivalve water currents on the settlement of inert particles and larvae // J. Mar. Res. - 1988. - T. 46. - N. 4. - C. 797-813.
- Frese A. Effects of resident adult ascidians on larval settlement and post-settlement success // 26th Benthic Ecology Meeting Abstracts. - Columbia SC. - 1997.
- Gee J.M. Chemical stimulation of settlement in larvae of *Spirorbis rupestris* (Serpulidae) // Animal behaviour. - 1965. - T. 13. - N. 1. - C. 181-186.
- Gee J.M. Growth and breeding of *Spirorbis rupestris* (Polychaeta: Serpulidae) // J. Zool. - 1967. - T. 152. - N. 2. - C. 235-244.
- Gray J.S., Clarke K.R., Warwick R.M., Hobbs G. Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1990. - T. 66. - C. 285-299.
- 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.
- Hayward P.J. Invertebrate epiphytes of coastal marine algae // The Shore Environment. 2. Ecosystems. - London: "Acad. Press". - 1980. - C. 677-684.
- Hilgerloh G. Predation by birds on blue mussel *Mytilus edulis* beds of the tidal flats of Spiekeroog (southern North Sea) // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1997. - T. 146. - C. 61-72.
- Hily C. Spatio-temporal variability of *Chaetozone setosa* (Malmgren) populations on an organic gradient in the Bay of Brest, France // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1987. - T. 112. - C. 201-216.
- 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. - N. 2. - C. 109-119.
- Hiro F. On the barnacle communities at the Madarai Pier in Korou Island, Palao // Palao Trop. Biol. Stat. Stud. - 1939. - T. 1. - N. 4. - C. 585-595.
- Holmes N. Water transport in the ascidians *Styela clavata* (Herdman) and *Asciidiella aspersa* (Muller) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1973. - T. 11. - C. 1-13.
- Hughes R.G. The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertensia antennina* (L.) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1975. - T. 55. - N. 2. - C. 275-294.

- Hunt J.H. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1925. - T. 13. - C. 560-599.
- Hunt J.H., Ambrose W.G., Peterson C.H., Peterson J.R. Effects of the gastropod, *Ilyanassa obsoleta* (Say), and the bivalve, *Mercernaria mercernaria* (L.) on larval settlement and juvenile recruitment of infauna // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1987. - T. 108. - C. 229-240.
- 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. - N. 1. - C. 103-119.
- Jackson J.B.C. Overtgrowth competition between encrusting cheilostome ectozoans in a Jamaican cryptic reef environment // J. Anim. Ecol. - 1979. - T. 48. - C. 305-323.
- 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. - N. 1. - C. 87-103.
- Keough M.J. The distribution of a bryozoan on seagrass blades: settlement, growth and mortality // Ecology. - 1986. - T. 67. - C. 846-857.
- Keough M.J. Responses of settling invertebrate larvae to the presence of established recruits // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1998. - T. 231. - N. 1. - C. 1-20.
- Khaitov V.M., Fokin M.V., Nikolaeva A.M. Structure of communities associated with dense assemblages of the tube-dwelling polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea // Hydrobiologia. - 1999. - T. 393. - C. 221-226.
- King P.E. Pycnogonids. - London: "Hutchinson". - 1973. - 144 c.
- Knight-Jones E.W. Gregariousness and some other aspects of the settling behaviour of *Spirorbis* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1951. - T. 30. - N. 2. - C. 201-222.
- Knight-Jones E.W., Moyse J. Interspecific competition in sedentary marine animals // Symp. Soc. exp. Biol. - 1961. - T. 15. - C. 72-95.
- 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. - Cambridge UK: "Cambridge University Press". - 1971. - C. 89-104.
- La Barbera M. Brachiopod orientation to water current. I. Theory, laboratory behaviour, and field orientations // Paleobiology. - 1977. - T. 3. - C. 270-287.
- 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. - N. 3. - C. 265-278.
- Lahoinen P., Furman E.R. The site of settlement indicates commensalism between bluemussel and its epibiont // *Oecologia*. - 1986. - T. 71. - N. 1. - C. 38-40.
- Lee S.Y., Fong C.W., Wu R.S.S. The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 2001. - T. 259. - N. 1. - C. 23-50.
- 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.
- 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. - N. 4. - C. 621-651.
- Mattison J., Linden O. Benthic macrofauna succession under mussels *Mytilus edulis* cultured on hanging long-lines // *Sarsia*. - 1983. - T. 68. - N. 2. - C. 97-102.
- Maurer D. The effect of an infaunal suspension feeding bivalve *Mercernaria mercernaria* (L.) on benthic recruitment // *Mar. Ecol.* - 1983. - T. 4. - N. 3. - C. 263-274.
- MacArthur J.W. Environmental fluctuations and species diversity // *Ecology and evolution of communities*. - Belknap, Cambridge, Massachusetts. - 1975. - C. 74-80.
- 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.
- Meadows P.S., Williams G.B. Settlement of *Spirorbis borealis* Daudin larvae on surfaces bearing films of micro-organisms // *Nature (Lond.)*. - 1963. - T. 198. - C. 610-611.
- Mihm J.W., Banta W.C. Effects of adsorbed organic and primary fouling films on bryozoan settlement // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 1981. - T. 54. - N. 2. - C. 167-179.
- Miller M.C. Distribution and food of the nudibranchiate Mollusca of the South of the Isle of Man // *Journal of Animal Ecology*. - 1961. - T. 30. - C. 95-116.
- Monteiro S.M., Chapman M.G., Underwood A.J. Patches of the ascidian *Pyura stolonifera* (Heller, 1878): structure of habitat and associated intertidal assemblages approach // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 2002. - T. 270. - C. 171-189.
- Moore H.B. Change of orientation of a barnacle after metamorphosis // *Nature (Lond.)*. - 1933. -

T. 132. - C. 969-970.

Moore P.G. The kelp fauna of North-East Britain. III. Qualitative and quantitative ordination and the utility of multivariate approach // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1974. - T. 16. - C. 257-300.

Moreira F. Diet, prey size selection and intake rates of Black-Tailed Godwits *Limosa limosa* feeding on mudflats // IBIS. - 1994. - T. 136. - C. 349-355.

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.

Navarrete S.A., Wieters E.A. Variation in barnacle recruitment over small scales: larval predation by adults and maintenance of community pattern // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 2000. - T. 253. - N. 2. - C. 131-148.

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

O'Connor R.J., Lamont P. The spatial organization of an intertidal *Spirorbis* community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1978. - T. 32. - N. 2. - C. 143-169.

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.

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. - N. 2. - C. 179-193.

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. - N. 1. - C. 69-80.

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

Oliver C.D. Forest development in North America following major disturbances // Forest Ecol. Mgmt. - 1981. - T. 3. - C. 153-168.

Osman R.W., Whitlatch R.W. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1995. - T. 190. - N. 2. - C. 169-198.

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.
- Otway N.M., Underwood A.J. Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tessieropora rosea* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1987. - T. 105. - N. 1. - C. 85-106.
- Paine R.T. Food web complexity and species diversity // Amer. Naturalist. - 1966. - T. 100. - C. 65-76.
- Paine R.T. Ecological determinism in the competition for space // Ecology. - 1984. - T. 65. - C. 1339-1348.
- Patil J.S., Anil A.C. Epibiotic community of the horseshoe crab *Tachypleus gigas* // Mar. Biol. - 2000. - T. 136. - N. 4. - C. 699-713.
- 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.
- Pawlick J.P., Butman C.A. Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity: interacting effects of hydrodynamics and behavior // Limnol. Oceanogr. - 1993. - T. 38. - C. 1730-1740.
- Pearson T.H., Rosenberg R. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // Ocean. Mar. Biol. An. Rev. - 1978. - T. 16. - C. 229-311.
- Pennington J.T., Rumrill S.S., Chia F.S. Stage-specific predation upon embryos and larvae of the pacific sand dollar, *Dendraster excentricus*, by 11 species of common zooplanktonic predators // Bull. Mar. Sci. - 1986. - T. 39. - C. 234-240.
- 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.
- Potts G.W. The ecology of *Onchidoris fusca* (Nudibranchia) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. - 1970. - T. 50. - C. 269-292.
- Pratt D.M., Campbell D.A. Environmental factors affecting growth in *Venus mercenaria* // Limnol. and Oceanol. - 1956. - T. 1. - N. 1. - C. 2-17.
- Pullen J., La Barbera M. Modes of feeding in aggregations of barnacles and the shape of aggregations // Biol. Bull. - 1991. - T. 181. - N. 3. - C. 442-452.
- Ragnarsson S.A., Raffaelli D. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1999. - T. 241. - C. 31-43.
- Railkin A.I. Colonisation of hard substrates: analysis of elementary processes // Abstr. of 32nd EMBS.

- Lysekil. - 1997. - C. 128.
- Reise K. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica* // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1983. - T. 12. - C. 229-236.
- Rhoads D.C. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound // J. Sedim. Petrol. - 1963. - T. 33. - C. 723-727.
- Rhoads D.C., Young D.K. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure // J. Mar. Res. - 1970. - T. 28. - N. 2. - C. 150-178.
- Rosenberg R., Loo L.O. Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in Western Sweden // Aquaculture. - 1983. - T. 35. - N. 2. - C. 151-161.
- Ross A., Jackson C.G. Barnacle fouling of the ornate diamond back terrapin, *Malaclemys terrapin macrospilota* // Crustaceana. - 1972. - T. 22. - C. 203-205.
- Rumrill S.S., Chia F.S. Differential mortality during the embryonic and larval lives of northeast pacific echinoids // Proceedings of 5th International Echinoderm Conference. - Galway - Rotterdam: "A.A. Balkema". - 1984. - C. 333-338.
- Ryland J.S. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae // J. Exp. Biol. - 1959. - T. 36. - C. 613-631.
- Ryland J.S. Experiments on the influence of light on the behaviour of polyzoan larvae // J. Exp. Biol. - 1960. - T. 37. - C. 783-800.
- Ryland J.S. The association between Polyzoa and algal substrata // J. Anim. Ecol. - 1962. - T. 31. - N. 2. - C. 331-338.
- Ryland J.S., Stebbing A.R.D. Settlement and orientated growth in epiphytic and epizoic bryozoans // Proceedings of the IVth European marine biological Symposium. - Cambridge: "Cambridge University Press". - 1971. - C. 105-123.
- 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.
- Satumanatpan S., Keough M.J., Watson G.F. Role of settlement in determining the distribution and abundance of barnacles in a temperate mangrove forest // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1999. - T. 241. - C. 45-66.
- Scheltema R.S. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates // Thallasia Jugosl. - 1974. - T. 10. - C. 263-296.

- Schmidt G.H. The hydroid *Tubularia larynx* causing “bloom” of the ascidians *Ciona intestinalis* and *Asciidiella aspersa* // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1983. - T. 12. - C. 103-105.
- Seed R., O'Connor R.J. Community organization in marine algal epifaunas // An. Rev. Ecol. Syst. - 1981. - T. 12. - C. 49-74.
- de Silva P.H.D.H. Experiments on choice of substrata by *Spirorbis* larvae (Serpulidae) // J. Exp. Biol. - 1962. - T. 39. - N. 3. - C. 483-490.
- Smith S.D.A., Simpson R.D. Effects of the “Nella Dan” oil spill on the fauna of *Durvillaea antarctica* holdfasts // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1995. - T. 121. - C. 73-89.
- Smith S.D.A., Simpson R.D. Recovery of benthic communities at Macquarie Island (sub-Antarctic) following a small oil spill // Mar. Biol. - 1998. - T. 131. - C. 567-581.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. - New York: “W.H. Freeman”. - 1995. - 887 c.
- Sousa W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community // Ecol. Monogr. - 1979. - T. 49. - C. 227-254.
- Starmans A., Gutt J., Arntz W.E. Mega-epibenthic communities in Arctic and Antarctic shelf areas // Mar. Biol. - 1999. - T. 135. - C. 269-280.
- Statsoft Inc. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. - Tulsa, OK: “Statsoft, Inc.”. - 1995.
- Stebbing A.R.D. The epizoic fauna of *Flustra foliacea* (Bryozoa) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1971. - T. 51. - N. 2. - C. 283-300.
- 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. - N. 3. - C. 765-772.
- Stebbing A.R.D. Competition for space between the epiphytes of *Fucus serratus* L // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1973. - T. 53. - N. 2. - C. 247-262.
- Stoecker D. Resistance of a tunicate to fouling // Biol. Bull. - 1978. - T. 155. - N. 3. - C. 615-626.
- Stoecker D. Relationship between chemical defence and ecology in benthic ascidians // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1980a. - T. 3. - N. 3. - C. 257-265.
- Stoecker D. Chemical defences of ascidians against predators // Ecology. - 1980b. - T. 61. - N. 6. - C. 1327-1334.
- Swennen C. Data on distribution, reproduction and ecology of the nudibranch molluscs occurring in the Netherlands // Neth. J. Sea Research. - 1961. - T. 1. - C. 191-240.

- Teo S.L.M., Ryland J.S. Toxicity and palatability of some British ascidians // *Mar. Biol.* - 1994. - T. 120. - N. 2. - C. 297-304.
- Thomas F.I.M. Morphology and orientation of tube extensions on aggregations of the polychaete annelid *Phragmatopoma californica* // *Mar. Biol.* - 1994. - T. 119. - N. 4. - C. 525-534.
- Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* - 1950. - T. 25. - C. 1-45.
- Trudgill S.T., Crabtree R.W. Bioerosion of intertidal limestone, Co. Clare, Eire-2: *Hiatella arctica* // *Marine Geology.* - 1987. - T. 74. - C. 99-109.
- Tsuchiya M., Nishihara M. Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* - 1985. - T. 25. - N. 1. - C. 71-81.
- Tsuchiya M., Nishihara M. Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of *Mytilus* age structure on the age structure and species composition of the associated fauna and community organization // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* - 1986. - T. 31. - C. 171-178.
- Underwood A.J., Chapman M.G., Connel S.D. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* - 2000. - T. 250. - N. 1-2. - C. 97-115.
- Visscher J.R. Reactions of the cyprid larvae of barnacles at the time of attachment // *Biol. Bull.* - 1928. - T. 54. - C. 327-335.
- Wahl M. Living attached: aufwuchs, fouling, epibiosis // *Fouling organisms of Indian ocean: biology and control technology.* - Oxford. - 1997. - C. 31-38.
- Walters L.J., Wethey D.S. Surface topography influences competitive hierarchies on marine hard substrata: a field experiment // *Biol. Bull.* - 1986. - T. 170. - N. 3. - C. 441-449.
- Whittaker R.H., Niering W.A. Vegetation of Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient // *Ecology.* - 1975. - T. 56. - C. 771-790.
- Wieczorek S.K., Todd C.D. Inhibition and facilitation of bryozoan and ascidian settlement by natural multi-species biofilms: effects of film age and the roles of active and passive larval attachment // *Mar. Biol.* - 1997. - T. 128. - C. 463-473.
- 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.
- Wilson J.W.H. Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects

- of the polychaete *Abarenicola pacifica* // J. Mar. Res. - 1981. - T. 39. - C. 735-748.
- Wiltse W.I. Effects of *Polinices duplicatus* (Gastropoda: Naticidae) on infaunal community structure at Barnstable Harbor, Massachusetts, USA // Mar. Biol. - 1980. - T. 56. - C. 301-310.
- Winston J.E., Elseman N.J. Bryozoan-algal association in coastal and continental shelf waters of eastern Florida // Florida Scientist. - 1980. - T. 43. - N. 2. - C. 65-74.
- Wisely B. Observations on the settling behaviour of larvae of the tubeworm *Spirorbis borealis* Daudin (Polychaeta) // Austr. J. Mar. Freshwat. Res. - 1960. - T. 11. - N. 1. - C. 55-72.
- 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.
- Woodin S.A. The importance in structural heterogeneity in a marine infauna system // Ecology of fouling communities. - Beaufort. - 1975. - C. 207-208.
- Woodin S.A. Adult-larval interaction in dense infaunal assemblages: patterns of abundance // J. Mar. Res. - 1976. - T. 34. - N. 1. - C. 25-41.
- Yakovis E.L. Orientation of *Semibalanus balanoides* (Cirripedia) relatively to surf direction // Abstr. of 32nd EMBS. - Lysekil. - 1997. - C. 130.
- Young C.M., Gotelli N.J. Larval predation by barnacles: effects on patch colonisation in a shallow subtidal community // Ecology. - 1988. - T. 69. - N. 3. - C. 624-634.
- Young C.M. Ascidian cannibalism correlates with larval behaviour and adult distribution // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1988. - T. 117. - N. 1. - C. 9-26.
- 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. - N. 3. - C. 283-294.
- Young C.M. Larval depletion by ascidians has little effect on settlement of epifauna // Mar. Biol. - 1989. - T. 102. - C. 481-489.
- Zuhlke R., Reise K. Response of macrofauna to drifting tidal sediments // Helgol. wiss. Meeresunters. - 1994. - T. 48. - C. 277-289.