

ЗООЛОГИЯ, ГИДРОБИОЛОГИЯ, ИХТИОЛОГИЯ

УДК 574.587: 591.524(26)

Е. Л. Яковис

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА АГРЕГАЦИЙ *BALANUS CRENATUS* (CRUSTACEA, CIRRIPIEDIA) В СОЛОВЕЦКОМ ЗАЛИВЕ (ОНЕЖСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ): РАСПОЛОЖЕНИЕ НЕПОДВИЖНЫХ ОРГАНИЗМОВ*

Введение. Многие представители бентоса во взрослом состоянии ведут прикрепленный образ жизни. В донных сообществах они встречаются не по отдельности, а в составе систем, состоящих из основания (первичного субстрата), представленного живым или косным объектом, и нескольких «этажей» сессильных организмов, обитающих на поверхности основания или друг друга. Видовой состав этих комплексов – консорций [9] и псевдоконсорций [1] оказывается закономерным [1, 2], а сосуществующие здесь виды тесно взаимодействуют друг с другом [12, 13, 25, 26, 27 и др.]. Каждый эпибионт в составе комплекса занимает определенное положение в пространстве, причем разные виды нередко заселяют разные микробиотопы. Из работ Р. Сиды и Р. О'Коннора [34] известен ряд закономерностей размещения населения на талломах водных макрофитов. На качественном уровне описана пространственная структура эпифауны гидроида *Nemertensia antennina* и *Ectopleura dumortieri* [17, 22] и мшанки *Flustra foliacea* [35]. Чтобы оценить, насколько строго воспроизводятся особенности размещения эпибионтов, необходимо количественно анализировать пространственную структуру комплексов. Элементы такого анализа лежат в основе ряда работ [16, 20, 36], где положение эпибионта на поверхности макрофита авторы характеризовали расстоянием от края таллома.

Автора интересовали закономерности пространственной организации эпифауны агрегаций *Balanus crenatus*. Такие или сходные комплексы характерны для многих морей [6, 30] и часто встречаются в окрестностях Соловецких островов. Была предпринята попытка морфологически исследовать друзы баянусов, используя метод, подобный анатомическому анализу тела живого организма, обыкновенно выполняемому в зоологии или в ботанике. Целью исследования было установить закономерности взаимного расположения частей друз, каковые представляют собой особи и колонии живых и погибших эпибионтов в совокупности с первичным субстратом. Предполагалось, что биотические отношения, формирующие изучаемый эпибиоз, приводят к существенным закономерностям пространственной структуры, доступным количественному анализу.

Большинство прикрепленных организмов способно расселяться с помощью подвижных личинок, место оседания которых затем и становится местообитанием взрослого

*Работа выполнена при поддержке ISSEP (гранты s96-837 и s97-1711), СП6ОЕ (1996), Фонда поддержки молодых ученых при мэрии Санкт-Петербурга (1996–1999) и РФФИ (гранты № 02-04-50020А, 05-04-48927А, 04-04-63166К, 03-04-63094К, 02-04-63108К и 05-04-63041К).

© Е. Л. Яковис, 2006

эпибионта. Многочисленные факторы, влияющие на выбор личинками места прикрепления [18, 19, 21, 24, 29, 31, 33, 37 и др.], с одной стороны, и последующий рост и гибель организмов, с другой стороны, определяют пространственную структуру комплекса. В тех случаях, когда наблюдаемые закономерности можно было объяснить уже известными особенностями биологии изучаемых организмов, автор старался предложить подобные объяснения.

Материал и методика. Материал собирали в июле 1995–1997 гг. в Онежском заливе Белого моря к юго-западу от Соловецких островов, в пределах акватории Соловецкого залива. Подробное описание условий существования бентоса этих мест можно найти в работе А. В. Гри-



Рис. 1. Схема деления поверхности домика *Balanus crenatus* на сектора.

панкова и соавторов [3]. Исследовали 79 субстратов с доминированием *Balanus crenatus* из 20 дражных станций с глубины 11–40 м. При разборке каждой друзы учитывали всех неподвижных представителей макробентоса. Для экземпляров, прикрепленных к основанию агрегации, указывали тип субстрата и его сторону, причем верхней считалась та, на которой была сосредоточена большая часть *Balanus crenatus* [7]. Для обитателей поверхности домика *Balanus* указывали сектор, где они были встречены. Относительно карино-ростральной оси *Balanus* различали каринальный, ростральный, левый и правый сектора визуально равной площади, а также сектора, соответствующие тергуму и скутуму (рис. 1). Для баянуса, на поверхности которого обитал описываемый экземпляр, регистрировали длину апертуры [10, 28] и порядок концентра, к которому он принадлежал [9]. Если описываемый эпибионт сам был баянусом, то измеряли длину и его апертуры. Домики погибших *Balanus* учитывали отдельно. Еще в 20 дражных станциях описывали эпифауну *Balanus* без деления на агрегации. Для каждого эпибионта отмечали те же параметры, что и при разборке друз. Этот материал был использован при анализе распределения населения по поверхности домика рачков, а также при сравнении населения поверхности живых и погибших усоногих.

При обработке результатов применяли общепринятые статистические методы для работы с относительными (долевыми) значениями признаков. В ряде случаев результаты даны только для видов, встречаемость которых втрое и более превышала свою ошибку, иные же считались редкими [4]. Для нормализации распределения частот использовали ϕ -преобразование [4], парное сравнение частот производили с помощью критерия Фишера (F), а при сравнении распределений был использован критерий χ^2 . При сравнении средних значений и оценке значимости коэффициентов корреляции пользовались критерием Стьюдента (t). В качестве критического принимали уровень значимости $\rho=0.05$, а в некоторых, специально оговоренных случаях, — $\rho=0.1$.

Результаты исследования. Первичным субстратом (основанием) изученных агрегаций служат камни, гравий, раковины погибших *Bivalvia* (*Chlamys islandicus*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*); живые *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus*, а также живые и

погибшие *Neptunea despecta* (*Gastropoda*). На поверхности каждого субстрата встречено от 1 до 183 экз. *Balanus crenatus* и другие неподвижные организмы, в основном мшанки и проростки красных водорослей. Баянусы обычно занимают не более $\frac{1}{2}$ площади поверхности основания друзы.

На домиках *Balanus* обитает множество прикрепленных организмов: мшанки, багрянки, губки, асцидии и усоногие рачки *Verruca stromia*. Часто здесь встречаются и сами баянусы, образуя поселения высотой до шести ярусов. Иногда на домиках или на первичном субстрате обитают багрянки *Phycodryis rubens*, *Phyllophora interrupta* и *Ptilota plumosa*. На их поверхности в свою очередь селятся различные эпибионты. В пределах агрегаций *Balanus* встречаются сростки асцидий *Styela rustica* и *Boltenia echinata*, насчитывающие десятки экземпляров. Максимальные линейные размеры изученных друз составляют от 5 до 15 см в зависимости от размера первичного субстрата.

В друзах 0.52 ± 0.010 всех встреч прикрепленных организмов (кроме самих баянусов) приходится на первичный субстрат, а остальные – на поверхность домиков *Balanus*. Это соотношение достоверно отличается для агрегаций из заиленных местообитаний и тех, которые найдены в промытых биотопах. В первых суммарная доля встреч на первичном субстрате составила 0.26 ± 0.015 , в то время как в последних – 0.69 ± 0.012 . Из числа нередких видов только три (двустворчатый моллюск *Heteranomia squamula*, мшанки *Stomachetosella cruenta* и *Schizomavella lineata*) показывают сходные значения встречаемости на первичном субстрате в промытых пробах и пробах, где присутствует осадок. Все остальные виды достоверно чаще встречаются на основании агрегации в тех пробах, где заиление отсутствует.

Результаты анализа приуроченности обитателей друз к тому или иному типу субстрата приведены в табл. 1. Из 22 видов эпибионтов, нередких в друзах *Balanus crenatus*, у 19 встречаемость на первичном субстрате достоверно отличается от встречаемости на поверхности домиков рачков. Встречаемость самих *B. crenatus* на первичном субстрате растет относительно встречаемости на поверхности домиков представителей своего вида с увеличением размера эпибионтов (рис. 2). Баянусы размером от 5 до 14 мм показыва-

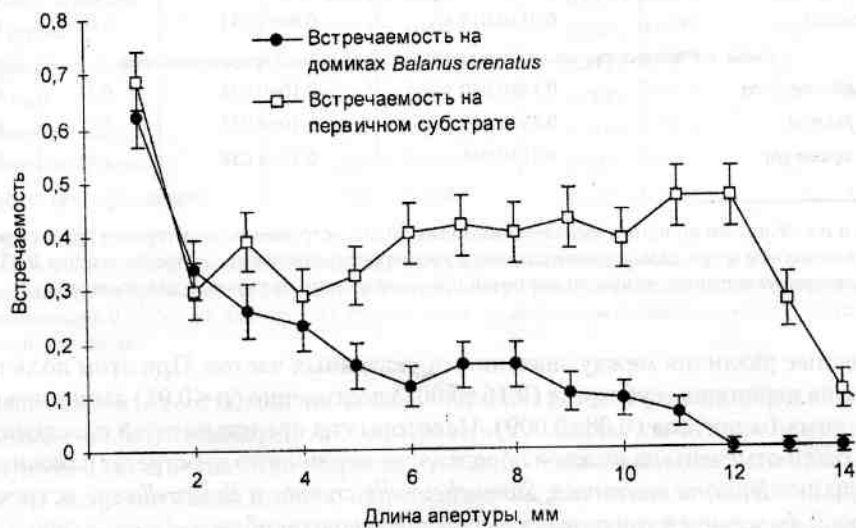


Рис. 2. Встречаемость *Balanus crenatus* разного размера на домиках представителей своего вида и на первичном субстрате.

Таблица 1. Сравнение населения домиков *Balanus crenatus* и первичного субстрата

| Название вида | Встречаемость на поверхности домиков <i>Balanus crenatus</i> | Встречаемость на поверхности первичного субстрата | F | p |
|---|--|---|------|--------------|
| <i>Виды, достоверно чаще встреченные на домиках <i>Balanus crenatus</i></i> | | | | |
| Porifera | 0.26±0.050 | 0.10±0.035 | 6.3 | 0.013 |
| <i>Verruca stromia</i> | 0.45±0.057 | 0.27±0.051 | 5.5 | 0.021 |
| <i>Hiatella arctica</i> | 0.21±0.046 | 0.00±0.012 | 25.5 | 0.000 |
| <i>Dendrobeatia fruticosa</i> | 0.53±0.057 | 0.09±0.033 | 39.2 | 0.000 |
| <i>Scrupocellaria arctica</i> | 0.16±0.041 | 0.01±0.013 | 11.8 | 0.001 |
| <i>Escharella</i> spp. | 0.48±0.057 | 0.30±0.052 | 5.3 | 0.023 |
| <i>Porella smitti</i> | 0.12±0.037 | 0.00±0.012 | 12.5 | 0.001 |
| <i>Hippoporina propinqua</i> | 0.09±0.033 | 0.01±0.013 | 5.0 | 0.027 |
| <i>Hippoporina ussowi</i> | 0.08±0.031 | 0.00±0.012 | 7.5 | 0.007 |
| <i>Smittina majuscula</i> | 0.22±0.047 | 0.05±0.025 | 9.8 | 0.002 |
| <i>Smittina mucronata</i> | 0.09±0.033 | 0.00±0.012 | 9.1 | 0.003 |
| <i>Schizomavella lineata</i> | 0.55±0.057 | 0.10±0.035 | 37.9 | 0.000 |
| <i>Rhamphostomella ovata</i> | 0.29±0.051 | 0.05±0.025 | 16.4 | 0.000 |
| <i>Styelidae</i> gen. sp. | 0.16±0.041 | 0.04±0.022 | 6.2 | 0.014 |
| <i>Styela rustica</i> | 0.14±0.040 | 0.00±0.012 | 16.1 | 0.000 |
| <i>Boltenia echinata</i> | 0.09±0.033 | 0.00±0.012 | 9.1 | 0.003 |
| <i>Phycodrys rubens</i> | 0.21±0.046 | 0.01±0.013 | 18.2 | 0.000 |
| <i>Ptilota plumosa</i> | 0.12±0.037 | 0.00±0.012 | 12.5 | 0.001 |
| Rhodophyta juv. (проростки) | 0.25±0.049 | 0.06±0.028 | 10.1 | 0.002 |
| <i>Виды, достоверно чаще встреченные на первичном субстрате</i> | | | | |
| <i>Electra crustulenta arctica</i> | 0.03±0.018 | 0.16±0.041 | 8.5 | 0.004 |
| <i>Stomachetosella cruenta</i> | 0.06±0.028 | 0.17±0.043 | 4.0 | 0.047 |
| <i>Lithothamnion</i> sp. | 0.03±0.018 | 0.17±0.043 | 9.8 | 0.002 |
| <i>Cribrilina annulata</i> | 0.01±0.013 | 0.09±0.033 | 5.0 | 0.027 |
| <i>Виды, не демонстрирующие статистически значимой приуроченности</i> | | | | |
| <i>Bushiella quadriangularis</i> | 0.14±0.040 | 0.10±0.035 | 0.5 | 0.472 |
| <i>Chitinopoma fabricii</i> | 0.21±0.046 | 0.10±0.035 | 3.1 | 0.079 |
| <i>Heteranomia squamula</i> | 0.21±0.046 | 0.13±0.038 | 1.6 | 0.204 |

Примечание. Жирным шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых в друзьях превышает свою ошибку более чем в три раза, а также значения уровня значимости (p), не превышающие 0.05. Редкие виды, не демонстрирующие статистически значимой приуроченности, из таблицы исключены.

ют достоверные различия между значениями указанных частот. При этом доля погибших рачков на первичном субстрате (0.16±0.007) достоверно (p<0.01) выше, нежели на домиках других баянусов (0.08±0.009). Некоторые из представителей населения друз баянусов были отмечены на нижней поверхности первичного субстрата (раковины или камня). Мишанки *Smittina mucronata*, *Stomachetosella cruenta* и *Escharella* sp. встречаются там с частотой, более чем в три раза превышающей свою ошибку.

Результаты сравнения встречаемости эпилбионтов на домиках живых и погибших рачков приведены в табл. 2. Здесь редкими видами считали те, для которых доля баянусов, где

Таблица 2. Встречаемость эпибионтов на домиках живых и погибших *Balanus crenatus*

| Название вида | Встречаемость на домиках живых <i>Balanus crenatus</i> | Встречаемость на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i> | F | p |
|---|--|---|------|--------------|
| <i>Виды, достоверно чаще встречающиеся на домиках живых <i>Balanus crenatus</i>, нежели на погибших</i> | | | | |
| <i>Dendrobeatia fruticosa</i> | 0.129 ± 0.0113 | 0.067 ± 0.0188 | 6.2 | 0.013 |
| <i>Smittina majuscula</i> | 0.034 ± 0.0061 | 0.006 ± 0.0056 | 5.8 | 0.016 |
| <i>Виды, более чем в 1.5 раза чаще встреченные на домиках живых <i>Balanus crenatus</i>, нежели на погибших</i> | | | | |
| Porifera | 0.042 ± 0.0067 | 0.028 ± 0.0123 | 0.7 | 0.414 |
| <i>Scrupocellaria arctica</i> | 0.015 ± 0.0041 | 0.006 ± 0.0056 | 0.8 | 0.386 |
| <i>Smittina micronata</i> | 0.011 ± 0.0036 | 0.000 ± 0.0055 | 2.3 | 0.126 |
| <i>Tegella armifera</i> | 0.011 ± 0.0036 | 0.006 ± 0.0056 | 0.3 | 0.612 |
| <i>Styelidae</i> gen. sp. | 0.021 ± 0.0048 | 0.011 ± 0.0079 | 0.6 | 0.446 |
| <i>Phycodrys rubens</i> | 0.037 ± 0.0064 | 0.011 ± 0.0079 | 3.8 | 0.051 |
| <i>Ptilota plumosa</i> | 0.023 ± 0.0050 | 0.011 ± 0.0079 | 0.8 | 0.367 |
| Rhodophyta (все ветвистые) | 0.132 ± 0.0114 | 0.070 ± 0.0192 | 6.0 | 0.014 |
| <i>Виды, достоверно чаще встреченные на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i></i> | | | | |
| <i>Tricellaria peachi</i> | 0.005 ± 0.0023 | 0.022 ± 0.0111 | 4.4 | 0.035 |
| <i>Escharella</i> spp. | 0.070 ± 0.0086 | 0.208 ± 0.0304 | 25.4 | 0.000 |
| <i>Виды, более чем в 1.5 раза чаще встречающиеся на домиках погибших <i>Balanus crenatus</i>, нежели на живых</i> | | | | |
| <i>Rhamphostomella bilaminata</i> | 0.007 ± 0.0028 | 0.017 ± 0.0096 | 1.6 | 0.200 |
| <i>Styela rustica</i> | 0.015 ± 0.0041 | 0.026 ± 0.0120 | 1.2 | 0.275 |
| <i>Boltenia echinata</i> | 0.006 ± 0.0025 | 0.011 ± 0.0079 | 0.8 | 0.363 |
| <i>Виды, не демонстрирующие заметной приуроченности к домикам живых или погибших баянусов</i> | | | | |
| <i>Bushiella quadrangularis</i> | 0.024 ± 0.0051 | 0.022 ± 0.0111 | 0.0 | 0.985 |
| <i>Chitinopoma fabricii</i> | 0.048 ± 0.0072 | 0.070 ± 0.0192 | 1.5 | 0.218 |
| <i>Verruca stromia</i> | 0.246 ± 0.0145 | 0.180 ± 0.0288 | 3.8 | 0.052 |
| <i>Heteranomia squamula</i> | 0.022 ± 0.0049 | 0.017 ± 0.0096 | 0.1 | 0.790 |
| <i>Hiatella arctica</i> | 0.023 ± 0.0051 | 0.020 ± 0.0104 | 0.0 | 0.870 |
| <i>Hippodiplosia propinqua</i> | 0.016 ± 0.0042 | 0.011 ± 0.0079 | 0.1 | 0.761 |
| <i>Porella smitti</i> | 0.012 ± 0.0037 | 0.008 ± 0.0069 | 0.0 | 0.833 |
| <i>Schizomavella lineata</i> | 0.099 ± 0.0100 | 0.110 ± 0.0234 | 0.2 | 0.625 |
| <i>Rhamphostomella ovata</i> | 0.038 ± 0.0064 | 0.037 ± 0.0141 | 0.0 | 0.998 |
| Rhodophyta juv. (проростки) | 0.062 ± 0.0081 | 0.042 ± 0.0151 | 1.0 | 0.323 |

Примечание. Жирным шрифтом выделены названия видов, встречаемость которых на поверхности домиков баянусов превышает свою ошибку более чем в три раза, а также значения уровня значимости (p), не превышающие 0.05 (то же для табл. 3). Редкие виды, не демонстрирующие заметной приуроченности, из таблицы исключены.

они были встречены (от общего их числа), составила меньше утроенной ошибки этой доли. Для редкого вида *Tricellaria peachi* было проверено, отличается ли доля погибших баянусов крупнее 3 мм в друзах, где встречен этот вид, от значения, рассчитанного по друзам, где он не встречен. Выяснилось, что отличия между первым (0.16±0.013) и вторым (0.14±0.006) показателем недостоверны, как и аналогичные отношения, подсчитанные для массовых видов, например *Escharella* spp. Распределение самих *Balanus crenatus* по домикам живых и погибших представителей своего вида зависит от их размера: молодые встре-

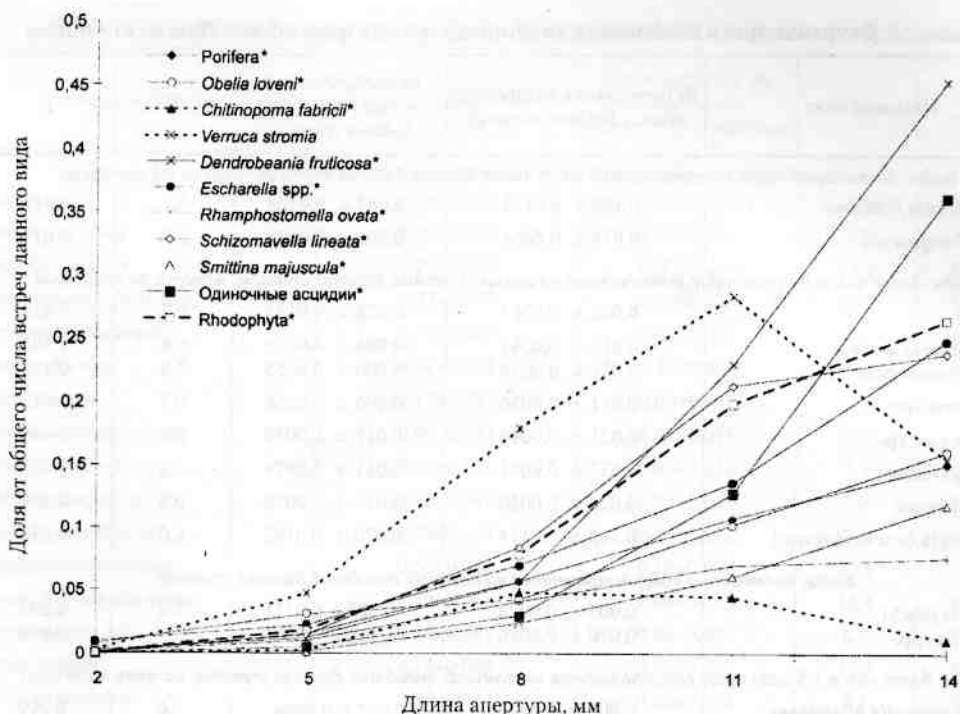


Рис. 3. Распределение массовых видов и групп эпибионтов по домикам *Balanus crenatus* разного размера.

Звездочкой помечены формы, встречаемость которых показывает положительную корреляцию с размером базибионта, достоверно отличающуюся от нуля.

чаются на живых и погибших баянусах с примерно одинаковой частотой, а крупных (4–10 мм) достоверно чаще можно встретить на поверхности домиков живых рачков.

В таблицу 3 сведены результаты сравнения населения концентров I и II порядков, так как обитатели более «высоких этажей» слишком малочисленны. Констатация принадлежности эпибионта к концентру I или II порядка обозначает, что он обитал на поверхности домика *B. crenatus*, прикрепленного соответственно либо к первичному субстрату, либо к другому баянусу. Средний размер *B. crenatus*, обитавших на первичном субстрате, составил 4.1 ± 0.24 мм, что достоверно больше размера баянусов, обитающих на поверхности домиков представителей своего вида (2.6 ± 0.25 мм).

Встречаемость большей части эпибионтов положительно коррелирует с размером баянусов, на поверхности домиков которых они встречены (рис. 3). Два вида из числа массовых не показывают монотонного роста встречаемости с увеличением размера рачков: *Chitinopoma fabricii* (*Serpulidae*) и *Verruca stromia* (*Cirripedia*). Их частоты при переходе от размерного класса 10–12 мм к размерному классу 13–15 мм достоверно уменьшаются.

При изучении распределения эпибионтов по сторонам домиков *B. crenatus* каждый вид характеризовался частотой, с которой его представители были обнаружены в разных секторах поверхности домика. 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. Кроме

Таблица 3. Встречаемость эпибионтов в концентре I и II порядка

| Название вида | Встречаемость в составе концентра I порядка | Встречаемость в составе концентра II порядка | F | p |
|---|---|--|------|--------------|
| <i>Виды, достоверно чаще встреченные в концентре I порядка</i> | | | | |
| <i>Balanus crenatus</i> (1мм) | 0.601 ± 0.0171 | 0.333 ± 0.0357 | 42.0 | 0.000 |
| <i>Verruca stromia</i> | 0.303 ± 0.0161 | 0.172 ± 0.0286 | 13.4 | 0.000 |
| <i>Tricellaria peachi</i> | 0.020 ± 0.0049 | 0.003 ± 0.0041 | 3.1 | 0.080 |
| <i>Dendrobeania fruticosa</i> | 0.224 ± 0.0146 | 0.107 ± 0.0234 | 14.2 | 0.000 |
| <i>Escharella</i> spp. | 0.159 ± 0.0128 | 0.107 ± 0.0234 | 3.2 | 0.073 |
| <i>Smittina majuscula</i> | 0.065 ± 0.0086 | 0.017 ± 0.0099 | 8.1 | 0.005 |
| <i>Rhamphostomella ovata</i> | 0.079 ± 0.0094 | 0.043 ± 0.0154 | 2.9 | 0.088 |
| <i>Rhamphostomella scabra</i> | 0.002 ± 0.0015 | 0.014 ± 0.0090 | 3.7 | 0.053 |
| <i>Phycodrys rubens</i> | 0.045 ± 0.0073 | 0.017 ± 0.0099 | 3.3 | 0.070 |
| <i>Ptilota plumosa</i> | 0.037 ± 0.0066 | 0.006 ± 0.0057 | 6.3 | 0.012 |
| Rhodophyta juv. (проростки) | 0.119 ± 0.0113 | 0.052 ± 0.0168 | 8.1 | 0.004 |
| <i>Виды, достоверно чаще встреченные в концентре II порядка</i> | | | | |
| <i>Balanus crenatus</i> (3мм) | 0.062 ± 0.0084 | 0.121 ± 0.0247 | 6.2 | 0.013 |
| <i>Balanus crenatus</i> (4мм) | 0.046 ± 0.0074 | 0.098 ± 0.0225 | 6.1 | 0.014 |
| <i>Obelia loveni</i> | 0.103 ± 0.0106 | 0.221 ± 0.0315 | 15.5 | 0.000 |
| <i>Porella smitti</i> | 0.024 ± 0.0054 | 0.052 ± 0.0168 | 3.3 | 0.071 |

Примечание. См. примечание к табл. 2. Виды, не демонстрирующие достоверной приуроченности, из таблицы исключены. Раздельно учтены *Balanus crenatus* с разной длиной апертуры (указана в скобках).

того, для каждого вида оценивали различия частот его нахождения в парах секторов каринальный-ростральный и правый-левый. Распределения представителей разных видов по секторам и результаты перечисленных сравнений приведены в табл. 4. Здесь указаны виды, для которых доля заселенных ими домиков живых баянусов от общего числа живых рачков превышает свою ошибку более чем втрое. Баянусы в друзах зачастую обитают вплотную друг к другу, в силу чего те или иные части их домиков оказываются недоступными для поселения эпибионтов. Автор подсчитал частоту, с которой разные сектора не прилегают к поверхности соседних особей, т. е. доступны для обрастания. Полученное распределение практически равномерно, что позволяет отнести изложенные ниже результаты за счет топических предпочтений эпибионтов.

В целом прикрепленные организмы в основном селятся вдоль карино-ростральной оси рачка, их обилие на боковых поверхностях существенно ниже. При этом доля эпибионтов, встреченных в ростральном секторе (0.31 ± 0.008), превышает таковую для каринального (0.23 ± 0.008). Для 4 видов показаны распределения по секторам домика, достоверно отличные от равномерных на уровне значимости $p \leq 0.05$ и еще для 4 – на уровне $p \leq 0.10$. Для пяти видов различия между долей их встреч в каринальном и ростральном секторах оказались статистически значимы при $p \leq 0.05$ и еще для двух – при $p \leq 0.10$. У одного вида достоверно отличается частота поселения в правом и левом секторах.

На тергуме и скутуме встречаются многие массовые виды из числа обитающих на *Balanus crenatus*. Более 20% встреч приходится на это микроместообитание у мшанки

Таблица 4. Распределение эпитонгов по секторам поверхности домиков *Balanus stipitatus*

| Название вида | Доля встреч в каринальном секторе | Доля встреч в правом секторе | Доля встреч в ростральном секторе | Доля встреч в левом секторе | Доля встреч на <i>tegula</i> | Доля встреч на <i>scutum</i> | Доля на <i>tegula</i> и <i>scutum</i> | Р для критерия ² при сравнении распределения по секторам с равномерным | Сравнение доли встреч в каринальном секторе | | Сравнение доли встреч в правом и левом секторах | |
|--|-----------------------------------|------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------------------|---|---|-------|---|-------|
| | | | | | | | | | F | P | F | P |
| <i>Виды, преимущественно приуроченные к ростральному сектору</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bushiella quadringularis</i> | 0.16 ± 0.064 | 0.21 ± 0.072 | 0.44 ± 0.088 | 0.20 ± 0.070 | 0.00 ± 0.029 | 0.00 ± 0.029 | 0.00 | 0.103 | 6.0 | 0.017 | 0.0 | 0.921 |
| <i>Chitiporona fabricii</i> | 0.11 ± 0.047 | 0.26 ± 0.067 | 0.38 ± 0.074 | 0.25 ± 0.066 | 0.00 ± 0.022 | 0.05 ± 0.032 | 0.04 | 0.095 | 8.8 | 0.004 | 0.0 | 0.936 |
| <i>Dendroboecia fruticosa</i> | 0.26 ± 0.032 | 0.24 ± 0.031 | 0.32 ± 0.034 | 0.19 ± 0.028 | 0.03 ± 0.012 | 0.11 ± 0.023 | 0.12 | 0.093 | 1.7 | 0.199 | 1.2 | 0.270 |
| <i>Tegella armifera</i> | 0.09 ± 0.068 | 0.29 ± 0.110 | 0.42 ± 0.120 | 0.21 ± 0.099 | 0.00 ± 0.050 | 0.00 ± 0.050 | 0.00 | 0.273 | 4.7 | 0.039 | 0.2 | 0.630 |
| <i>Escharella</i> spp. | 0.16 ± 0.031 | 0.20 ± 0.034 | 0.40 ± 0.041 | 0.23 ± 0.036 | 0.00 ± 0.007 | 0.05 ± 0.018 | 0.05 | 0.000 | 19.6 | 0.000 | 0.3 | 0.563 |
| <i>Stomachetosella cincta</i> | 0.19 ± 0.067 | 0.25 ± 0.074 | 0.38 ± 0.083 | 0.19 ± 0.067 | 0.03 ± 0.029 | 0.00 ± 0.027 | 0.03 | 0.357 | 3.0 | 0.089 | 0.3 | 0.603 |
| <i>Виды, преимущественно приуроченные к каринальному сектору</i> | | | | | | | | | | | | |
| Porifera | 0.33 ± 0.041 | 0.22 ± 0.035 | 0.27 ± 0.038 | 0.18 ± 0.033 | 0.01 ± 0.009 | 0.21 ± 0.035 | 0.18 | 0.054 | 1.1 | 0.300 | 0.7 | 0.400 |
| <i>Verruca stromia</i> | 0.32 ± 0.027 | 0.21 ± 0.024 | 0.28 ± 0.026 | 0.19 ± 0.022 | 0.00 ± 0.003 | 0.02 ± 0.009 | 0.03 | 0.003 | 1.3 | 0.255 | 0.7 | 0.407 |
| <i>Sivella rustica</i> | 0.35 ± 0.064 | 0.24 ± 0.057 | 0.20 ± 0.054 | 0.22 ± 0.056 | 0.00 ± 0.017 | 0.25 ± 0.059 | 0.20 | 0.404 | 3.0 | 0.087 | 0.1 | 0.806 |
| <i>Phycodryas rubens</i> | 0.54 ± 0.091 | 0.18 ± 0.071 | 0.23 ± 0.077 | 0.04 ± 0.038 | 0.40 ± 0.089 | 0.20 ± 0.073 | 0.38 | 0.001 | 5.8 | 0.019 | 2.8 | 0.102 |
| <i>Rhodophyta</i> juv. | 0.46 ± 0.058 | 0.18 ± 0.044 | 0.19 ± 0.046 | 0.17 ± 0.044 | 0.43 ± 0.057 | 0.25 ± 0.050 | 0.40 | 0.001 | 12.2 | 0.001 | 0.0 | 0.958 |
| <i>Вид, демонстрирующий относительную высокую долю встреч в левом секторе</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Smittina majuscula</i> | 0.25 ± 0.059 | 0.33 ± 0.065 | 0.31 ± 0.064 | 0.11 ± 0.043 | 0.00 ± 0.018 | 0.08 ± 0.036 | 0.07 | 0.090 | 0.5 | 0.476 | 7.8 | 0.006 |
| <i>Виды, не демонстрирующие неравномерности распределения по секторам или достоверной приуроченности к какому-либо сектору</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Obelia loveni</i> | 0.26 ± 0.041 | 0.22 ± 0.039 | 0.29 ± 0.042 | 0.23 ± 0.039 | 0.01 ± 0.010 | 0.01 ± 0.009 | 0.02 | 0.706 | 0.2 | 0.691 | 0.0 | 0.888 |
| <i>Callopora lata</i> | 0.25 ± 0.137 | 0.23 ± 0.132 | 0.27 ± 0.140 | 0.25 ± 0.138 | 0.00 ± 0.077 | 0.11 ± 0.097 | 0.10 | 0.998 | 0.0 | 0.952 | 0.0 | 0.902 |
| <i>Heteranomia squamula</i> | 0.24 ± 0.073 | 0.16 ± 0.064 | 0.38 ± 0.083 | 0.22 ± 0.071 | 0.00 ± 0.027 | 0.03 ± 0.029 | 0.03 | 0.325 | 1.5 | 0.227 | 0.3 | 0.602 |
| <i>Tricellaria peachi</i> | 0.20 ± 0.116 | 0.19 ± 0.113 | 0.48 ± 0.144 | 0.13 ± 0.097 | 0.00 ± 0.066 | 0.00 ± 0.066 | 0.00 | 0.343 | 1.6 | 0.214 | 0.1 | 0.743 |
| <i>Scrupocellaria arctica</i> | 0.27 ± 0.089 | 0.15 ± 0.072 | 0.30 ± 0.092 | 0.27 ± 0.089 | 0.00 ± 0.036 | 0.16 ± 0.073 | 0.14 | 0.731 | 0.0 | 0.841 | 1.0 | 0.323 |
| <i>Porella smitti</i> | 0.26 ± 0.089 | 0.26 ± 0.089 | 0.39 ± 0.100 | 0.10 ± 0.061 | 0.00 ± 0.037 | 0.34 ± 0.097 | 0.25 | 0.263 | 0.9 | 0.351 | 1.8 | 0.188 |
| <i>Schizomabella lineata</i> | 0.26 ± 0.031 | 0.23 ± 0.030 | 0.32 ± 0.033 | 0.20 ± 0.029 | 0.00 ± 0.005 | 0.09 ± 0.021 | 0.08 | 0.124 | 1.5 | 0.227 | 0.4 | 0.532 |
| <i>Smittina mucronata</i> | 0.45 ± 0.106 | 0.15 ± 0.076 | 0.24 ± 0.091 | 0.16 ± 0.079 | 0.00 ± 0.040 | 0.05 ± 0.044 | 0.04 | 0.171 | 2.1 | 0.159 | 0.0 | 0.928 |
| <i>Hippoporina propinqua</i> | 0.15 ± 0.104 | 0.24 ± 0.123 | 0.36 ± 0.139 | 0.25 ± 0.125 | 0.00 ± 0.066 | 0.17 ± 0.108 | 0.14 | 0.788 | 1.2 | 0.285 | 0.0 | 0.942 |
| <i>Hippoporina ussowi</i> | 0.22 ± 0.107 | 0.21 ± 0.104 | 0.36 ± 0.124 | 0.21 ± 0.105 | 0.00 ± 0.055 | 0.00 ± 0.055 | 0.00 | 0.802 | 0.6 | 0.434 | 0.0 | 0.972 |
| <i>Rhamphostomella ovata</i> | 0.29 ± 0.053 | 0.19 ± 0.045 | 0.27 ± 0.052 | 0.26 ± 0.051 | 0.00 ± 0.013 | 0.10 ± 0.035 | 0.09 | 0.618 | 0.1 | 0.774 | 1.1 | 0.303 |
| <i>Boltenia echinata</i> | 0.24 ± 0.071 | 0.23 ± 0.070 | 0.25 ± 0.073 | 0.27 ± 0.074 | 0.00 ± 0.026 | 0.08 ± 0.046 | 0.08 | 0.989 | 0.0 | 0.912 | 0.1 | 0.710 |
| <i>Sycolidae</i> gen. sp. | 0.27 ± 0.056 | 0.29 ± 0.057 | 0.24 ± 0.054 | 0.20 ± 0.051 | 0.00 ± 0.015 | 0.22 ± 0.052 | 0.18 | 0.800 | 0.1 | 0.751 | 1.2 | 0.285 |
| <i>Ptilota plumosa</i> | 0.41 ± 0.148 | 0.23 ± 0.126 | 0.23 ± 0.126 | 0.14 ± 0.103 | 0.82 ± 0.116 | 0.91 ± 0.087 | 0.63 | 0.631 | 0.7 | 0.402 | 0.2 | 0.623 |

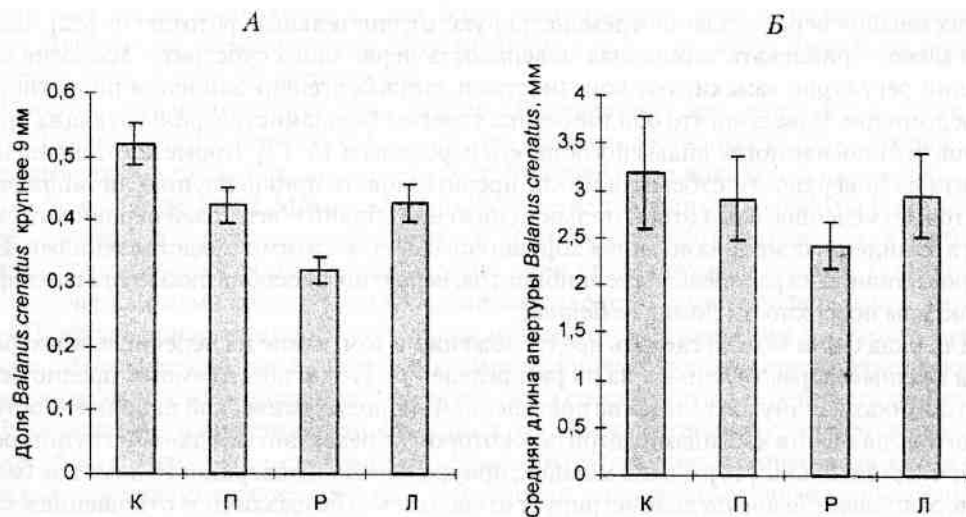


Рис. 4. Размеры *Balanus crenatus* в разных секторах боковой поверхности домиков того же вида. А – доля крупных (длина апертуры более 9 мм); Б – средняя длина апертуры: Л – в левом секторе; К – в каринальном секторе; П – в правом секторе; Р – в ростральном секторе.

Porella smitti, асцидии *Styela rustica*, а также у проростков ветвистых багрянок и у *Phycodryx rubens*. По нашим оценкам, площадь тергума и скутума у баянусов с длиной апертуры более 3 мм не превышает 1/5 от общей площади внешней поверхности домика, а рачки размером меньше 3 мм практически не обрастают.

Сами *Balanus crenatus* при поселении на поверхности домиков представителей собственного вида преобладают в ростральном секторе. Для размерных классов рачков 1–2 и 4 мм показана неравномерность соответствующих распределений ($p \leq 0.05$) и достоверные различия долей встреч на каринальных и ростральных участках ($p \leq 0.05$). Баянусы размером 3 и 6 мм также достоверно приурочены к карине (для размерного класса 3 мм $p \leq 0.05$, а для 6 мм – $p \leq 0.10$). На тергуме и скутуме себе подобных *B. crenatus* встречают крайне редко. Средний размер живых и погибших баянусов, а также доля живых баянусов крупнее 9 мм максимальны на карине (рис. 4). Первый и последний параметры достоверно убывают в направлении карина – боковые сектора – роstrум, причем доля крупных экземпляров уменьшается в три раза.

Обсуждение результатов. Поверхность основания друзы по сравнению с поверхностью домиков *Balanus*, вероятно, представляет собой в меньшей степени освещенное и подверженное воздействию течений местообитание. Дистальные участки домиков крупных рачков обычно удалены от субстрата на 3–4 см. При наличии внешнего течения гидродинамическая напряженность у поверхности субстрата снижается за счет экранирования телами крупных усоногих [30]. Турбулентные токи, возникающие при питании усоногого вблизи его апертуры, могут привлекать сюда личинки эпибионтов, а также благоприятствовать питанию взрослых форм. С другой стороны, планктонные личинки

Примечание (к табл. 4). Уровни значимости, не превышающие 0.10, выделены жирным шрифтом, а не превышающие 0.05 – дополнительно подчеркнуты. Значения общей доли встреч на тергуме и скутуме подчеркнуты для тех видов, у которых они превосходят 0.20. Из таблицы исключены виды, встречаемость которых на домиках живых *Balanus crenatus* составляет меньше своей утроенной ошибки.

многих мшанок перед оседанием демонстрируют отрицательный фототаксис [32]. Такие виды может привлекать затененная поверхность первичного субстрата. Усоногие при питании регулярно взмахивают конечностями, снижая степень заиления поверхности своих домиков. Известно, что обилие осадка угнетает большинство фильтрующих организмов, и лишь немногие виды способны его переживать [5, 17]. Кроме того, скопление детрита на поверхности субстрата может препятствовать прикреплению личинок эпibiонтов. Отмеченное нами относительное снижение обилий обитателей первичного субстрата в заиленных местообитаниях хорошо согласуется с этими представлениями. Некоторое влияние на распределение эпibiонтов, вероятно, способна оказывать специфика фактуры поверхности домиков *Balanus*.

Для ряда форм можно сделать предположения о том, какие из перечисленных факторов главным образом влияют на их распределение. Губки, по-видимому, предпочитают на домиках баянусов сочетание повышенной гидродинамической напряженности и слабого загрязнения частицами детрита, к которому представители данной группы особенно чувствительны [17]. Среди мшанок, приуроченных к поверхности домиков баянусов, *Schizomavella lineata* демонстрирует относительно безразличное отношение к заилению, что подтверждают и данные В. В. Кузнецова [5]. Особенности распределения по субстратам *S. lineata*, вероятно, обусловлены иными причинами, нежели избегание заиленных участков, например рео- или геотаксисами личинок. Оставшиеся виды мшанок, преимущественно встреченные на домиках усоногих, а не на первичном субстрате, реже заселяют основание агрегации в случае наличия в пробе заиления. Однако и влияние фактуры субстрата, и гидродинамическое своеобразие связанного с *B. crenatus* микробиотопа равно могут определять характер размещения данных форм. Багрянки, приуроченные к домикам усоногих, скорее всего, занимают наиболее освещенные участки, что естественно для фотосинтезирующих организмов. Заселение полостей, образованных субстратом или другими эпibiонтами, представляется характерной особенностью *Hiatella arctica* [1].

Мшанки, показавшие предпочтение первичного субстрата, *Electra crustulenta arctica* и *Stomachetosella cruenta*, возможно, либо избегают здесь течений, либо при оседании их личинок существенную роль играют фотонегативные реакции. Вероятно, преимущественное заселение указанного микробиотопа связано со способностью этих видов существовать в заиленных местообитаниях. В самом деле, *E. crustulenta arctica* зачастую заселяет покрытые осадком поверхности [1]. Встречаемость же *Stomachetosella cruenta* на первичном субстрате, по нашим данным, в заиленных и промытых местообитаниях достоверно не отличается. Трудно объяснить распределение по типам субстрата корковой красной водоросли *Lithothamnion* sp. Красные водоросли не имеют избирательно оседающих личинок; для них нехарактерны затененные местообитания. Остается предположить, что фактура поверхности домиков *Balanus crenatus*, а возможно, и их химический состав, не благоприятствуют обрастанию *Lithothamnion* sp.

Чем крупнее *Balanus crenatus*, тем реже они встречаются на представителях своего вида и чаще – на первичном субстрате. Скорее всего, это связано с тем, что размер рачков отражает их возраст, а баянус, играющий роль субстрата для другого, должен быть не младше его. Судя по распределению по субстратам самых мелких усоногих, приращение личинок к представителю своего вида или же к раковине моллюска, либо к камню равновероятно. Впоследствии, и общее их количество на поверхности домиков других баянусов, по-видимому, уменьшается за счет гибели рачков, играющих роль субстрата. Интересно, что доля погибших *B. crenatus* меньше в поселении на представителях своего вида (по сравнению с поверхностью раковин и камней). Возможно, что условия жизни

рачков, обитающих в «верхних» этажах, более благоприятны, нежели на первичном субстрате. Факторами, вызывающими такие различия в условиях, могут быть и заиление, и различия гидродинамического режима.

Известно, что на нижней стороне камней в Баренцевом море, например, формирует специфическое сообщество [5]. Своеобразие населения нижних створок раковин морских гребешков, а также боковых поверхностей камней было показано и на примере эпифауны Белого моря [1, 8]. Мшанка *Escharella immersa*, по данным из работы [1], предпочитает боковую поверхность камней верхней. В. В. Кузнецов [5] указывает для эпибиоза нижней поверхности камней *Escharella ventricosa* и *Stomachetosella cruenta*. Таким образом, полученные нами результаты обнаруживают сходство с уже описанными в литературе. Природу приуроченности к боковым и нижним поверхностям субстрата можно связать с фотонегативными и геопозитивными реакциями личинок при прикреплении, а также, возможно, с избеганием сильных течений и способностью переносить заиление.

В качестве местообитания домики живых рачков существенно отличаются от домиков погибших. Меньшее по сравнению с первичным субстратом количество осадка и специфика гидродинамического режима – эти условия, по-видимому, характерны лишь для поверхности живых баянусов. Кроме того, в составе домиков погибших рачков обычно отсутствуют тергум и скутум. Преимущественное заселение эпибионтом поверхности живых либо погибших рачков может определяться как перечисленными различиями условий существования здесь, так и (в случае преобладания на домиках погибших рачков) способностью эпибионта угнетать баянусов. Для всех обсуждаемых видов доля погибших баянусов в друзьях, где эти виды встречены, и в друзьях, где они не зарегистрированы, не обнаруживают достоверных отличий. Следовательно, приуроченность к домикам живых либо погибших рачков не представляет собой артефакт. Предпочтение домиков живых баянусов такими распространенными в друзьях видами мшанок, как *Dendrobeatia fruticosa* и *Smittina majuscula*, по-видимому, свидетельствует о том, что именно жизнедеятельность *B. crenatus* создает условия, благоприятные для данных форм. Приуроченность красных водорослей к домикам живых рачков можно объяснить двояко. Во-первых, немалая часть встреченных багрянок обнаружена на тергуме и скутуме, а присутствие этих табличек не характерно для домиков погибших рачков. Во-вторых, споры красных водорослей могут привлекаться на дистальные части табличек живых рачков благодаря токам воды, возникающим при питании усоногих.

Тот факт, что два вида мшанок, как оказалось, чаще встречаются на домиках погибших баянусов, может указывать на то, что эти виды, с одной стороны, склонны поселиться на приподнятых по отношению к субстрату участках, например, благодаря фотоили геопозитивным реакциям личинок, а с другой – плохо переносят специфику гидродинамических условий, связанных с пищевым поведением *B. crenatus*. Против такого объяснения, однако, можно выдвинуть ряд возражений. Во-первых, *Escharella*, судя по ее относительно высокой встречаемости на нижней стороне первичного субстрата, едва ли демонстрирует положительный фототаксис при прикреплении личинки. Во-вторых, маловероятно (хотя и возможно), что чрезвычайно крупные колонии *Tricellaria peachi* успевают вырасти на домиках погибших баянусов до их разрушения. Колонии *Escharella* тоже развиваются медленно и обычно достигают больших размеров [1]. Представляется, что оба вида поселяются на поверхности домиков живых рачков, однако способствуют их гибели. В самом деле, *Escharella* очень часто обрастает мелких *Balanus* целиком. Что же касается *T. peachi*, то ее крупные кустистые колонии, вероятно, могут экранировать баянусов, либо нарушая режим их питания, либо конкурируя с ними за пищевые частицы, как это описано для взаимоотношений разных видов мшанок [27]. 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*.

B. crenatus, населяющие первичный субстрат, в среднем крупнее рачков, обитающих на их поверхности. В силу этого поверхность, которую они предоставляют эпибионтам, больше. Неудивительно, что к концентру первого порядка приурочено достаточно много различных обитателей друз, включая молодь самих баянусов. Труднее установить факторы, вызвавшие преимущественное заселение такими видами, как *Obelia loveni* и *Porella smitti*, а также 3-, 4-миллиметровыми *Balanus crenatus*, концентра второго порядка. Вероятно, «верхние этажи» в большей степени подвержены влиянию внешних течений, нежели «нижние», лучше освещены и выше приподняты над первичным субстратом. Отсутствие сходных предпочтений у баянусов крупнее 4 мм наверняка вызвано ограниченной продолжительностью жизни рачка-базибionта временем существования «трехэтажных» систем.

Большинство видов эпибионтов тем чаще встречается на поверхности домиков усоногих, чем рачки крупнее. Скорее всего, это связано с тем, что самые крупные *B. crenatus* предоставляют эпифауне наибольшую площадь для заселения и, вместе с тем, представляют собой субстраты, просуществовавшие уже относительно долго. Два вида, частота нахождения которых оказалась достоверно ниже на поверхности самых крупных рачков, нежели на домиках более мелких, демонстрируют такое распределение, скорее всего, благодаря тому, что не встречаются в тех местах, где обнаружены особенно крупные баянусы. Возможно также, что *B. crenatus* с длиной апертуры 13–15 мм и *Verruca stroemi* непосредственно конкурируют за пищевые частицы. Кроме мшанки *Esharella*, молодь усоногих относительно нередко обрастает и гидроид *Obelia loveni*. Действительно, *Obelia* чаще всего селится в концентре второго порядка, а здесь средний размер рачков, играющих роль субстрата, невелик. Данный вид, вероятно, не влияет отрицательно на жизнедеятельность *Balanus crenatus* (по крайней мере, его встречаемость не отличается на домиках живых и погибших рачков).

Насколько может судить автор, для разных секторов поверхности домиков живых баянусов более других факторов 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. Известная способность баянусов ориентироваться на субстрате каринальной табличкой вверх [11, 23], по направлению к источнику света, в среднем с необходимостью должна приводить к падению освещенности поверхности домика от каринального сектора к ростральному. Кроме того, *carina* оказывается расположенной относительно субстрата несколько выше, чем *rostrum*. 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 последних представляется подвижность субстрата, связанная здесь с жизнедеятельностью рачка.

Большая часть мшанок поселяется в основном вблизи рострума *B. crenatus*, что, вероятно, отражает последствия фотонегативной реакции их личинок при оседании. Здесь чаще всего встречаются *Stomachetosella cruenta* и *Escharella* spp., многие аспекты распределения которых можно объяснить избеганием ими освещенных поверхностей. На рас-

пределение багрянок, по-видимому, тоже оказывает влияние фактор освещенности. Каринальный сектор, а также участки тергума и скутума, где по преимуществу селятся красные водоросли, скорее всего, получают больше всего света. Не исключено также, что распределение водных токов вокруг домика питающегося баянуса непосредственно способствует адгезии пассивно распространяющихся частиц (таких как споры Rhodophyta) в указанных секторах. 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, а также стимуляцию личинок различиями в освещенности и высоте над субстратом перед прикреплением. В частности, можно предположить, что личинки отмеченных в друзьях губок и асцидий перед оседанием демонстрируют положительные фототаксисы и (или) отрицательные геотаксисы.

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

Кроме красных водорослей и мшанки *Porella smitti*, способной достаточно часто селиться на тергуме и скутуме баянусов, здесь же нередко можно встретить и молодых асцидий *Styela rustica*. Такое сожительство должно закончиться гибелью одного или обоих эпибионтов – асцидия, выросшая больше определенного размера, не позволит рачку нормально питаться. При этом если последний погибнет, то тергум и скутум достаточно быстро будут утеряны вместе со *Styela*. С другой стороны, если рачок способен сбросить асцидию движением табличек, то он может и выжить, но *Styela* в таком случае 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 усоногих не показаны. Здесь, возможно, играют роль различия гидродинамического режима каринального и рострального секторов. Известно, что личинки баянусов предпочитают оседать в присутствии внешнего течения [14]. Можно предположить, что питающийся рачок в наибольшей степени обеспечивает присутствие водных токов у поверхности рострального сектора домика. Доля крупных баянусов, как и их средний размер, максимальна в каринальном секторе, следовательно, у *Balanus crenatus*, личинка которого осела на *rostrum* взрослого баянуса, существует меньше шансов достигнуть крупных размеров, нежели у рачка, личинка которого закрепилась вблизи *carina*. Здесь, по-видимому, играют роль чисто геометрические отношения: многоярусная конструкция из баянусов, где каждый обитает на роструме другого, не сможет существовать, так как представитель «верхнего» яруса в ходе роста упрется в первичный субстрат.

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 [38, 39].

Следует отметить, что усредненное распределение эпибионтов по поверхности домиков *Balanus crenatus* может быть связано с плотностью поселения усоногих, так как поселяющиеся на их домиках неподвижные организмы несомненно подвергаются воздействию со стороны соседних баянусов. К сожалению, в рамках настоящего исследо-

вания такую зависимость установить не удалось из-за отсутствия данных о плотности *B. crenatus*. Данный вопрос заслуживает отдельного исследования, которое планируется в будущем.

Друза баянусов представляет собой комплекс, обладающий во многом закономерной пространственной организацией. В основе этой организации лежит предпочтение различными видами определенных условий среды, а также топические связи между прикрепленными организмами и живыми либо косными телами, играющими для них роль субстрата. Особенности ориентации, роста и питания вида-эдификатора *Balanus crenatus*, по-видимому, в большой степени определяют размещение связанных с ним организмов. Прделанный морфологический анализ данного комплекса позволяет с достаточной долей уверенности предсказывать те пространственные локусы в пределах агрегации, где может встретиться тот или иной эпибионт.

* * *

Использованный материал частично собран участниками XXIX–XXXIII Беломорских экспедиций Лаборатории экологии морского бентоса СПбГДТЮ, которым автор глубоко признателен, а в особенности А. Яковис, А. Николаевой, Т. Радченко и Д. Николаевой. Автор благодарит Е. А. и Н. В. Черенковых (МБС МГУ), Ю. А. Гендлина и администрацию Соловецкого историко-архитектурного музея-заповедника за помощь в организации полевой работы на заповедных территориях. Автору хотелось бы выразить особую признательность за многолетнюю помощь, ценные советы и замечания своим учителям – Е. А. Нинбургу (СПбГДТЮ), А. В. Гришанкову и Д. А. Добровольскому (СПбГУ), а также коллегам А. Артемьевой, М. Варфоломеевой, А. Полоскину (СПбГУ), В. Хайтову (СПбГДТЮ), М. Фокину (ЗИН РАН), Н. Шунатовой (СПбГУ) за вольное и невольное соучастие во всех его начинаниях.

Summary

Yakovis E. L. Spatial structure of the aggregations formed by *Balanus crenatus* (Crustacea, Cirripedia) in the Onega Bay (the White Sea): distribution of sessile organisms.

In the White Sea, barnacles *Balanus crenatus* (Crustacea, Cirripedia) develop aggregations (hummocks) on small stones or shells, attracting diverse assemblage of sessile organisms. Flora and sessile fauna associated with the contrasting microhabitats within these aggregations (different substrates, tiers, zones on barnacle shells, shells of live and dead barnacles) are compared arguing that the patterns revealed would reflect the hypothesised interactions between the foundation species and the rest of the assemblage. The observed differences, in terms of frequencies, indicated strong associations of most taxa with barnacle shells rather than primary substrates (stones and shells). The strength of these associations significantly increases at muddy sites enabling to suggest the importance of the barnacles' self-cleaning activity. In contrast, the surface of primary substrates was dominated by *B. crenatus*. A number of significant associations of sessile taxa with live or dead barnacles, certain tiers in their clusters and zones on their shells, which are discussed in relation to the possible effects of cirripedians and the preferences of the epibionts are observed.

Литература

1. Гришанков А. В. Фауна и некоторые особенности структуры бентосных сообществ Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря): Канд. дис. СПб., 1995. 145 с.
2. Гришанков А. В. О консортивной структуре бентосных сообществ Соловецкого залива (Онежский залив Белого моря) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1995. Вып. 3 (№17). С. 14–21.
3. 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.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1997. Вып. 1 (№3). С. 3–11.

4. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 5. Кузнецов В. В. Динамика биоценоза *Microperella ciliata* в Баренцевом море // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 7. С. 114–139. 6. Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Белого и Баренцева морей. М., 1964. 7. Наумов А. Д., Федяков В. В. Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении sessильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастания в Белом море / Под ред. В. Я. Бергера, Л. Н. Серавина, Л., 1985. С. 29–34. 8. Наумов А. Д., Федяков В. В. Макрообрастания раковин некоторых видов двустворчатых моллюсков в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастания в Белом море / Под ред. В. Я. Бергера, Л. Н. Серавина, Л., 1985. С. 35–43. 9. Работнов Т. А. Фитоценология. Изд. 3-е. М., 1992. 10. 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. Vol. 19. С. 175–179. 11. Barnes H., Crisp D. J., Powell H. T. Observations on the orientation of some species of barnacles // J. Anim. Ecol. 1951. Vol. 20. N. 2. P. 227–241. 12. Best M. A., Thorpe J. P. Feeding-current interactions and competition for food among bryozoan epiphytes on *Fucus serratus* // Mar. Biol. 1986. Vol. 93. P. 371–375. 13. Buss L. W. Bryozoan overgrowth interactions – the interdependence of competition for food and space // Nature (Lond.) 1979. Vol. 281. P. 467–475. 14. Crisp D. J. The behavior of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface // J. Exp. Biol. 1955. Vol. 32. N 3. P. 569–590. 15. Crisp D. J., Southward A. J. Different types of cirral activity of barnacles // Phil. Trans. R. Soc. (Ser. B) 1961. Vol. 243. P. 271–308. 16. 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. Vol. 140. P. 89–105. 17. Hughes R. G. The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertensia antennina* (L.) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1975. Vol. 55. N 2. P. 275–294. 18. Hurlbit C. J. Larval substratum selection and postsettlement mortality as determinants of the distribution of two bryozoans // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1991. Vol. 147. N 1. P. 103–119. 19. Johnson L. E., Strathmann R. R. Settling barnacle larvae avoid substrata previously occupied by a mobile predator // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1989. Vol. 128. N 1. P. 87–103. 20. Keough M. J. The distribution of a bryozoan on seagrass blades: settlement, growth and mortality // Ecology. 1986. Vol. 67. P. 846–857. 21. 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 / Ed. by D. J. Crisp. Cambridge (UK), 1971. P. 89–104. 22. Lagardere F., Tardy J. Un facies d'epifaune nouvelle: le facies a *Ectopleura dumortieri* (van Beneden) et *Electra pilosa* (Linne) faune associee, cartographic et evolution saisonniere // Cah. Biol. Mar. 1980. Vol. 21. N 3. P. 265–278. 23. 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. Vol. 13. P. 321–374. 24. Moyse J., Hui E. Avoidance by *Balanus balanoides* cyprids of settlement on conspecific adults // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1981. Vol. 61. P. 449–460. 25. Okamura B. The effect of ambient flow velocity, colony size, and upstream colonies on feeding success of Bryozoa. Pt. 1. *Bugula stolonifera* Ryland, an arborescent species // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 83. N 2. P. 179–193. 26. 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. Vol. 89. N 1. P. 69–80. 27. Okamura B. The influence of neighbours on the feeding of an epifaunal bryozoan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1988. T. 120. Vol. 2. P. 120–123. 28. Otway N. M., Underwood A. J. Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1987. Vol. 105. N 1. P. 85–106. 29. Pawelick J. P., Butman C. A., Starczack V. R. Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement in reef-building tube worm // Science. 1991. Vol. 251. P. 421–423. 30. Pullen J., La Barbera M. Modes of feeding in aggregations of barnacles and the shape of aggregations // Biol. Bull. 1991. Vol. 181. N 3. P. 442–452. 31. Ryland J. S. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae // J. Exp. Biol. 1959. Vol. 36. P. 613–631. 32. Ryland J. S. Experiments on the influence of light on the behavior of polyzoan larvae // J. Exp. Biol. 1960. Vol. 37. P. 783–800. 33. Ryland J. S. The association between Polyzoa and algal substrata // J. Anim. Ecol. 1962. T. 31. Vol. 2. P. 331–338. 34. Seed R., O'Connor R. J. Community organization in marine algal epifaunas // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1981. Vol. 12. P. 49–74. 35. Stebbing A. R. D. The epizotic fauna of *Flustra foliacea* (Bryozoa) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1971. Vol. 51. Vol. 2. P. 283–300. 36. Stebbing A. R. D. Preferential settlement of a

bryozoan and serpulid larvae on the younger parts of laminaria fronds // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 1972. Vol. 52. N 3. P. 765–772. **37. Thomas F. I. M.** Morphology and orientation of tube extensions on aggregations of the polychaete annelid *Phragmatopoma californica* // *Mar. Biol.* 1994. Vol. 119. N 4. P. 525–534. **38. Young C. M., Gotelli N. J.** Larval predation by barnacles: effects on patch colonisation in a shallow subtidal community // *Ecology*. 1988. Vol. 69. N 3. P. 624–634. **39. 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. Vol. 128. N 3. P. 283–294.

Статья принята к печати 2 октября 2006 г.