

УДК 577.472 (26)

## СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ ОБРАСТАНИЙ ДАГЕСТАНСКОГО ПРИБРЕЖНОГО РАЙОНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Ф. Ш. Амаева, М. М. Османов,  
М. М. Алигаджиев, А. А. Абдурахманова

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

Исследованы сообщества обрастаний в различных районах дагестанского побережья Каспийского моря. Установлено, что в формировании структуры обрастаний участвуют 28 беспозвоночных организмов. К доминирующим компонентам биоценозов обрастаний исследуемого района относятся два сессильных вида – *Balanus improvisus* Darwin и *Mytilaster lineatus* Gmelin, для которых отмечена более высокая внутривидовая конкуренция, чем межвидовая. Подвижные формы, представленные в основном ракообразными, составляли 77%. В большинстве исследованных биоценозов по биомассе преобладали моллюски. В зависимости от сезона и локальных условий среды структура сообществ существенно различалась. Это связано также с тем, что исследованные нами сообщества обрастания находились на разных этапах сукцессии.

The Caspian fouling communities in various areas of the Daghestan coast are investigated. It is established that 28 invertebrate organisms participate in the formation of the fouling structure. Two sessile species belong (относятся) to dominating components of fouling biocoenoses of the investigated area – *Balanus improvisus* Darwin and *Mytilaster lineatus* Gmelin for which a stronger intraspecific competition is noted rather than interspecific one. The vagile forms, presented, generally, by crustaceans, make 77%. Most of the studied biocoenoses on a biomass consists of mollusks. Depending on a seasonal and local conditions of the environment the structure of communities essentially differs. It is also because of the fact that the investigated fouling communities are at different succession stages.

Ключевые слова: Каспийское море; сообщество обрастаний; дагестанское побережье; биоценоз; видовая структура; доминанты; баяланус; митилястер.

Keywords: Caspian sea; biofouling community; Daghestan seaside; biocoenosis; species structure; dominant; *Balanus*; *Mytilaster*.

Изучение морских сообществ остается одной из актуальных проблем современной морской экологии. Обрастание является неотъемлемой частью морских экосистем, органически связанной со многими другими сообществами. Наиболее полно обрастания в Каспийском море были освещены в работах [1–7] и др. Так как в последнее время исследований биоценозов обрастаний в Среднем Каспии крайне мало, целью нашей работы является выявление видовой структуры и особенностей формирования обрастаний в дагестанской прибрежной части Каспийского моря в современных экологических условиях.

### Материал и методы

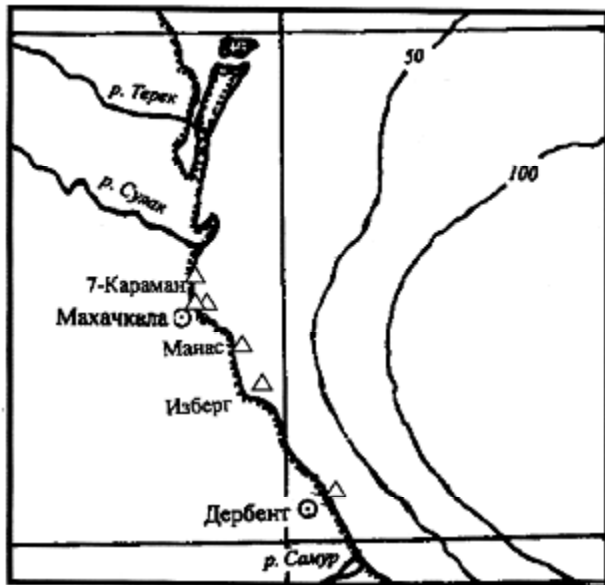
Нами проведены сравнительные исследования видовой структуры и формирования сообществ обрастания в различных районах дагестанского побережья Каспийского моря. В работе использован материал, собранный в 2005–2011 гг. Пробы отбирали в 6 районах – на каменных грядках 7-го Карамана, Махачкалинского городского пляжа, пос. Манас, г. Избербаша и г. Дербента, а также с технических сооружений и бетонных плит в акватории Махачкалинского морского торгового порта. Мы условно обозначили 4 района как «северные» и 2 как «южные» по их расположению относительно друг друга (см. рисунок).

Для вычислений средних значений численности и биомассы организмов-обрастателей отбиралось не менее 3 проб. Всего было отобрано и обработано более 300 проб обрастания. Материал фиксировали 4%-ным формалином. Лабораторную обработку проводили по стандартным методикам [8–10]. Сначала выбирали макрофауну. Беспозвоночные организмы в пробе подсчитывали, измеряли, взвешивали и исследовали под бинокуляром. Микрофауну обрабатывали объемным методом с применением штепель-пипеток и счетных камер и исследовали под микроскопом. Численность и биомассу организмов вычисляли на единицу поверхности субстрата, затем пересчитывали в экз./м<sup>2</sup> и г/м<sup>2</sup>.

### Результаты исследования

В зоне обрастаний сконцентрировано множество организмов различных таксонов. Донорами для биоценозов обрастания служат морские сообщества, поэтому в пробах в большом количестве представлены планктонные формы (голопланктон, меропланктон), бентосные и бенто-пелагические организмы.

Наши многолетние исследования видового состава микроводорослей в зонах обрастаний и фитоперифитона дагестанского побережья Каспийского моря показали, что основу таксономического состава составляли диатомовые и структура сообщества микроводорослей изменялась с севера к югу в сторону снижения видового разнообразия. Также отмечалось увеличение видового разнообразия и общей численности для сине-зеленых микроводорослей, при этом из сообщества выпадали пресноводные зеленые микроводоросли, а также состав пополнялся видами эвгленовых. Наиболее массовыми из диатомовых были *Diatoma anceps* Grun. и *Synedra ulna* Kutz., из пиропитовых виды рода *Prorocentrum* и абориген Каспия *Exuviaella cordata* Ostf. Среди сине-зеленых преобладали виды рода *Oscillatoria*, а эвгленовые и зеленые микроводоросли встречались единично и не во всех исследованных районах дагестанского побережья [11].



Районы исследований в дагестанском побережье Каспийского моря

Следует отметить, что в биоценозах обрастаний встречаются случайно занесенные подвижные формы из зоопланктонных сообществ. В основном в зоне обрастаний отмечены зоопланктеры, характерные для прибрежных мелководий: коловратки (*Synchaeta cecilia fusipes* Buchholz), ветвистоусые (*Polyphemus exiguus* G.O. Sars, *Podon polyphemoides* Leuckart), веслоногие (*Acartia clausi* Giesbrecht и многочисленные придонные *Harpacticoida*) и усконогие раки (*Cypris Balanus* и *Nauplii Balanus*).

Реже попадались в пробах личинки *Insecta* и *Infuzoria*. Известно, что насекомые встречаются в обрастании только в пресных водах и в очень ограниченном количестве – в солончатых. К тому же развитие организмов-обрастателей зависит от месторасположения и качества субстрата [12–23 и др]. Наши исследования также показали, что по видовому составу зоопланктон зоны обрастаний беднее, чем в водной толще, а по количественному развитию значительно выше. Организмы, приуроченные к зоне обрастаний, имели большие размеры, что отразилось на показателях биомассы.

Структуру обрастаний в их общепринятом понимании формируют прикрепленные беспозвоночные организмы [3, 18] и водоросли-макрофиты. Всего отмечено 28 беспозвоночных в обрастаниях, 7 из которых относятся к прикрепленным организмам. Причем в наших исследованиях 2 из них – усконогий рак *Balanus improvisus* Darwin и двустворчатый моллюски *Mytilaster lineatus* Gmelin – относятся к доминирующим компонентам ценозов обрастаний дагестанского побережья Каспия. Остальные сессильные формы (усконогие раки *Balanus eburneus* Gould., моллюски *Dreissena polymorpha distincta* Pallas, полихеты *Mercierella enigmatica* Fauvel, гидрозои *Cordilophora caspia* Pallas и мшанки *Conopeum seurati* Canu) встречались не во всех исследованных нами сообществах обрастания и часто лишь в единичных экземплярах. Гидрозои и мшанки, отмеченные в обрастаниях в порту, встречались в виде колоний и не поддавались учету.

Одной из основных групп в обрастании являются усконогие раки (*Cirripedia*). Как показали наши исследования, усконогий рачок *B. improvisus* являлся

доминирующей формой в большинстве исследованных сообществ обрастаний в «северных районах» (см. таблицу).

Особенно большое значение усонogie раки имели в обрастании судов и гидротехнических сооружений Махачкалинского морского торгового порта, где они составляли почти половину сообщества в численном отношении. Как видно из таблицы, в «северных районах» средняя численность усоногих раков колебалась в пределах 560–3973.3 экз./м<sup>2</sup>, а в более южных районах этот же показатель не превышал 540–670 экз./м<sup>2</sup>.

Важным свойством *B. improvisus* является возможность длительное время переносить загрязнение, опреснение и другие неблагоприятные факторы. Быстрота роста и начала размножения, огромное количество отрождаемых личинок и стайность их оседания возле взрослых особей, дающая возможность перекрестного оплодотворения, позволяют им создавать обширные поселения и быть руководящими в сообществе обрастания на первом этапе сукцессии. Обычно они появляются в обрастании через 1–2 недели и только через 1–2 года уступают первенствующее положение моллюскам [3].

В большинстве исследованных биоценозов по биомассе преобладали моллюски. Особенно эта тенденция прослеживалась в южных районах (Избербаш, Дербент), где биомасса моллюсков составляла больше половины от общей биомассы обрастателей. Так, в Дербенте в обрастаниях каменных гряд средняя плотность поселения и биомасса моллюсков, сформированная в основном за счет *M. lineatus*, составляла, соответственно, 2620 и 328.28 г/м<sup>2</sup>, при этом общая биомасса обрастателей равнялась 506.4 г/м<sup>2</sup>.

Популяция моллюсков была представлена организмами разных размерных групп. Самые мелкие молодые особи (1–5 мм) составляли в среднем 43.5% от общего числа, а организмы размером 6–10 мм – 48.9% (почти половину популяции). Самой малочисленной группой были крупные взрослые организмы (11–18 мм), которые составляли 7.6%. Высокая доля молодых организмов и небольшое число взрослых особей свидетельствовали о продолжающемся процессе сукцессии и незрелости исследуемых сообществ. Так как обрастание двустворчатыми моллюсками развивается позже развития быстрорастущих обрастателей (водорослей, гидроидов, мшанок, усоногих раков), они, как правило, преобладают в многолетнем обрастании.

**Средние значения численности (экз. /м<sup>2</sup>) и биомассы (г/м<sup>2</sup>) беспозвоночных организмов в сообществах обрастания дагестанского прибрежного района Каспийского моря в 2005–2011 гг.**

Районы исследования Организмы	Северные районы				Южные районы	
	7-й Караман	Махачкала		Манас	Избербаш	Дербент
		Порт	Пляж			
<i>Cirripedia</i>	$\frac{3973.3 \pm 117}{11.4 \pm 0.36}$	$\frac{1173 \pm 35.6}{4.7 \pm 0.12}$	$\frac{560 \pm 16.9}{2.5 \pm 0.07}$	$\frac{690 \pm 26}{3.6 \pm 0.1}$	$\frac{670 \pm 20}{2.4 \pm 0.07}$	$\frac{540 \pm 9.6}{1.9 \pm 0.024}$
<i>Gammaridae</i>	$\frac{1004 \pm 32.9}{4.2 \pm 0.1}$	$\frac{84.3 \pm 2.3}{0.37 \pm 0.01}$	$\frac{9850 \pm 313}{45.2 \pm 1.45}$	$\frac{7355 \pm 420}{37.9 \pm 1.8}$	$\frac{7800 \pm 257}{39.2 \pm 1.3}$	$\frac{8200 \pm 262}{41.9 \pm 1.25}$
<i>Corophiidae</i>	$\frac{2153.7 \pm 66.2}{14.9 \pm 0.45}$	$\frac{400 \pm 11.1}{2.8 \pm 0.06}$	–	$\frac{1098 \pm 31.8}{12.7 \pm 0.37}$	$\frac{2213 \pm 59.8}{16.5 \pm 0.45}$	$\frac{3150 \pm 107}{15.4 \pm 0.52}$
<i>Cumacea</i>	$\frac{9 \pm 0.29}{0.01 \pm 0}$	$\frac{3 \pm 0.1}{0.003 \pm 0}$	–	$\frac{12.3 \pm 0.3}{0.05 \pm 0.001}$	$\frac{12 \pm 0.29}{0.08 \pm 0.002}$	$\frac{25 \pm 0.7}{0.08 \pm 0.002}$
<i>Decapoda</i>	$\frac{9.3 \pm 0.25}{90.5 \pm 2.5}$	$\frac{3 \pm 0.17}{38.3 \pm 0.35}$	$\frac{3.7 \pm 0.1}{30.7 \pm 0.8}$	$\frac{8 \pm 0.15}{62.5 \pm 1.1}$	$\frac{9 \pm 0.29}{94.2 \pm 2.6}$	$\frac{10 \pm 0.3}{111.0 \pm 3.7}$
<i>Mollusca</i>	$\frac{757 \pm 22.7}{74.5 \pm 0.14}$	$\frac{730 \pm 20.6}{64.8 \pm 0.13}$	$\frac{518 \pm 17.1}{31.1 \pm 0.04}$	$\frac{915 \pm 22}{118.9 \pm 0.21}$	$\frac{1850 \pm 48}{296.27 \pm 0.4}$	$\frac{2620 \pm 66}{328.28 \pm 0.9}$
<i>Polychaeta</i>	$\frac{134 \pm 3.8}{10 \pm 0.27}$	$\frac{27 \pm 0.19}{1.9 \pm 0.02}$	+	$\frac{75 \pm 1.95}{5.1 \pm 0.13}$	$\frac{83 \pm 3.3}{6.9 \pm 0.2}$	$\frac{92 \pm 6}{7.8 \pm 0.27}$
<i>Oligochaeta</i>	–	–	$\frac{29 \pm 0.9}{0.02 \pm 0.001}$	+	$\frac{37.3 \pm 1.2}{0.03 \pm 0.001}$	$\frac{39.8 \pm 1.5}{0.04 \pm 0.001}$
<i>Nematodes</i>	$\frac{29.7 \pm 0.9}{0.2 \pm 0.006}$	$\frac{64.3 \pm 2.7}{0.83 \pm 0.02}$	$\frac{7.3 \pm 0.21}{0.02 \pm 0.001}$	$\frac{17 \pm 1.1}{0.06 \pm 0.008}$	$\frac{10 \pm 0.31}{0.03 \pm 0.001}$	$\frac{12 \pm 0.32}{0.04 \pm 0.001}$

Всего	<u>8069±245.8</u> 205.4±3.8	<u>2485±70.3</u> 113.7±0.7	<u>10968±349</u> 109.5±2.4	<u>10170±503</u> 240.8±3.7	<u>12684±390.2</u> 456±5.1	<u>14689±453.4</u> 506.4±6.8
-------	--------------------------------	-------------------------------	-------------------------------	-------------------------------	-------------------------------	---------------------------------

Примечание: над чертой – численность, экз./м<sup>2</sup>, под чертой – биомасса, мг/м<sup>2</sup>.

В обрастаниях также получают развитие вагильные формы, которые появляются в массовом количестве только после формирования сообщества макрофитов. Роль водорослей для подвижных форм во многом объясняется тем, что они используются ими как укрытие и один из основных компонентов пищи [24]. В исследованных нами сообществах подвижные формы составляли 77% в биоценозах обрастаний и были представлены в основном ракообразными. Для бокоплавов (*Amphipoda*) отмечено 11 видов семейств *Gammaridae* и *Corophiidae*. Остальные – это остракоды *Cyprideis litoralis* Brady, кумовые раки *Pterocuma pectinata* Sowinsky и *Stenocuma gracilis* G.O. Sars, креветки *Palaemon elegans* Rathke и *Palaemon adspersus* Rathke, а также краб *Rhithropanopeus harrisi* Gould. Из червей наиболее распространенными были полихеты *Nereis diversicolor* O.F. Muller, в меньшей степени – нематоды (*Enoploides fluviatilis* Micoletzky и *Chronadorissa* sp.), олигохеты (*Stylodrilus parvus* Hrabe et Cernosvitov) и пиявки (*Archaeobdella esmonti* Grimm.). И, наконец, к биоценозам обрастаний были приурочены еще два вида моллюсков – *Theodoxus pallasii* Ldh. и *Cerastoderma lamarcki* Reeve, которые играли второстепенную роль в сообществе.

В определенных условиях подвижные формы в обрастании могут играть значительную роль не только в видовом, но и в количественном отношении. Подвижные раки (*Amphipoda*, *Decapoda*, *Ostracoda*, *Isopoda* и др.) встречаются в обрастаниях, но, как правило, в небольшом количестве. По литературным данным, исключением являются корофииды, которые в некоторых условиях, например на быстром течении и при обилии детрита, могут играть и руководящую роль, а различные виды *Corophium* формировали на буях биомассу до 3.3 кг/м<sup>2</sup> [25]. А по данным Р.М. Багирова [6], подвижная полихета *Nereis diversicolor* доминировала в обрастаниях в Южном Каспии.

В наших исследованиях прибрежных обрастаний по данным средних биомасс среди подвижных форм доминировали декаподы (до 115 г/м<sup>2</sup>) и гаммариды (до 57.9 г/м<sup>2</sup>), а корофииды и nereиды в значительной мере занимали подчиненное положение (соответственно, 16.5 и 15 г/м<sup>2</sup>). Так, в обрастаниях в районе городского пляжа не было обнаружено корофиид и кумовых, а в весенне-летний период была отмечена высокая численность гаммарид (до 14 282 экз./м<sup>2</sup>), что отразилось на средних показателях численности.

Видовой состав и характер доминирования гаммарид в обрастаниях различных участков дагестанского побережья Каспийского моря различался. К наиболее массовым в исследованных сообществах обрастаний можно отнести 4 вида: *Dikergammarus aralensis* (Махачкалинский пляж и Манас); *Pontogammarus maeoticus* (7-й Караман и Избербаш); *Pandorites podoceroideis* (Морской порт и Дербент); *Niphargoides obessus* (Дербент и Избербаш).

Наши наблюдения показали, что в разных биотопах преобладали различные виды и группы обрастателей. Отношения организмов внутри сообществ обрастания чрезвычайно сложные, и даже в олигомиксном сообществе между ними существует большое число топических и трофических связей. Например, авторы [26] отмечали случаи вытеснения макрофитов мидиями.

В исследованных нами биоценозах обрастаний *V improvisus* и *M. lineatus* оседали на участках, лишенных макрофитов. В сформированном сообществе организмы-обрастатели минимизировали конкуренцию за пищу, а прикрепленные организмы (митилиастеры и баянусы) также за субстрат. Сидячие организмы заселяли субстрат, формируя пространственную структуру сообщества. Митилиастеры предпочтительно оседали вдоль линии уреза воды, на нижней стороне камней или в расщелинах в придонном слое, где менее всего ощущалось влияние волнового воздействия. Баянусы часто крепились к створкам митилиастера, в свою очередь на крупных баянусах часто поселялись макрофиты. При этом рачок служит фундаментом и хорошо маскируется среди морских обрастаний.

Баянусы и митилиастеры имеют одинаковые возможности для оккупации свободного субстрата, если условия среды в равной мере пригодны для

формирования поселения этих конкурентов. Кто из них заселит субстрат первым и составит основу будущего сообщества обрастания зависит от комплекса факторов, в частности, от времени освобождения поверхности субстрата при отмирании предыдущего сообщества и от прогрева воды.

Многие авторы считают, что сообщество складывается из организмов, не вступающих между собой в конкурентные пищевые взаимоотношения [27–29 и др.] Как правило, организмы одного трофического уровня не вступают в контакты, занимая разные пространственно-временные ниши. Сроки размножения, а также оседания личинок видов также обычно не совпадают. Существующие различия в оптимальных условиях для размножения и времени нахождения личинок в планктоне существенно снижают конкурентное напряжение между двумя основными видами каспийских обрастателей уже на стадии пелагического развития.

Известно также, что многие организмы-обрастатели на начальных этапах привлекают личинок своего вида, но по мере роста препятствуют их массовому оседанию [30–34].

Таким образом, можно предположить, что в исследованных нами сообществах обрастания для *V. improvisus* и *M. lineatus* внутривидовая конкуренция была более высокая, чем межвидовая. В зависимости от сезона и локальных условий среды видовая структура и количественные показатели сообществ существенно различалась. Это связано, видимо, с тем, что исследованные нами сообщества обрастания находились на разных этапах сукцессии.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Зевина Г.Б. Биоценозы обрастания на Каспийском море и их изменения, связанные с вселением новых организмов // Изменение биологических компонентов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. 179 с.
2. Зевина Г.Б. Роль вселенцев в обрастаниях на Каспийском море // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 86–94.
3. Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, 1972. 265 с.
4. Горин А.Н. Динамика оседания основных организмов-обрастателей в районе города Избербаша Дагестанской АССР // Комплексные исследования природы океана. 1970. Вып. 1. С. 149–159.
5. Багиров Р.М. Формирование обрастания в Среднем и Южном Каспии // Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1967. С. 105–113.
6. Багиров Р.М. Количественное распределение морского обрастания на западном побережье Среднего и Южного Каспия // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1968. № 6. С. 17–24.
7. Багиров Р.М. Место и значение обрастаний в биоструктуре Каспийского моря // Тез. докл. 5-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тольятти, 1986. Вып. 1. С. 56–57.
8. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО, 1977. 72 с.
9. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. шк., 1960. 189 с.
10. Современная типовая методика биологических исследований водных экосистем. Махачкала, 2002. 133 с.
11. Видовая структура фитоперифитона каменных гряд прибрежья Среднего Каспия / А.А. Абдурахманова, Ф.Ш. Амаева, М.М. Османов, М.М. Алигаджиев. // Изв. ДГПУ. Естеств. и точные науки. 2012. №1. С. 22–25.
12. Брайко В.Д. Роль субстратов в оседании личинок *Electro zostericola* // Биология моря. Киев: Наук. думка, 1970. Вып. 18. С. 133–147.
13. Брайко В.Д. Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастаний // Океанология. 1974. Т. 14, вып. 2. С. 345–348.
14. К методике изучения обрастания с помощью экспериментальных пластин / А.Н. Горин, И.А. Кашин, Ю.А. Звягинцев, А.М. Мурахвери // Обрастание в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 7–13.
15. Турпаева Е.П. Биологическая модель сообщества обрастания. М., 1987. 126 с.
16. Звягинцев А.Ю. Обрастание судов прибрежного и портового плавания в районе острова Сахалин // Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 102–116.
17. Бергер В.Я., Серавин Л.Н., Скарлато О.А. Проблемы изучения морского биообрастания // Экология обрастания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 3–5.
18. Ошурков В.В. Сукцессия и структура мелководных сообществ обрастания // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. Л., 1987. С. 28–36.
19. Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1998. 272 с.

20. *Holmstroem C., Kjelleberg S.* The effect of external biological factors on settlement of marine invertebrate and new antifouling technology // *Biofouling*. 1994. Vol. 8, N 2. P. 147-160.
21. *Callow M.E., Callow J.A.* Marine biofouling: a sticky problem // *Biologist*. 2002. Vol. 49, N 1. P. 1-5.
22. *Протасов А.А.* Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современной гидробиологии // *Вестн. Тюменск. гос. ун-та*. 2005. №5. С. 4-12.
23. *Протасов А.А.* Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов // *Журн. Сибирск. федер. ун-та. Сер. «Биология»*. 2010. № 3. С. 40-56.
24. *Абдулмеджидов А.А., Алигаджиев Г.А.* Морские и пресноводные животные Дагестана. Астрахань: КаспНИРХ, 2005. 247 с.
25. *Зевина Г.Б., Кузнецова И.А., Старостин И.В.* Состав обрастаний в Каспийском море // *Тр. Ин-та океанологии АН СССР*. 1963. Т. 70. С. 3-25.
26. *Звягинцев А.Ю., Козьменко В.Б.* Обрастание установок марикультуры и эпифитон грацилярии в заливе Посьета Японского моря // *Биология моря*. 1995. Т. 21, № 1. С. 16-20.
27. *Виленкин Б.Я.* Об интерпретации данных количественных сборов бентоса // *Океанология*, 1965. Т. 5, вып. 1. С. 128-133.
28. *Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 1977, 272 с.
29. *Маккавеева Е.Б.* Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979. 228 с.
30. *Connell J.H.* On the prevalence and relative importance of inter-specific competition: evidence from field experiments // *Amer. Nat.* 1983. Vol. 122, N 5. P. 661-696.
31. *Sukhotin A.A., Kulakowski E.E.* Growth and population dynamics in the mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // *Aquaculture*. 1992. Vol. 101. P. 59-73.
32. *Osman R.W., Whitlatch R.B.* The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1995. Vol. 190. P. 199-220.
33. *Young E.F., Bigg G.R., Grant A., Walker P., Brown J.* A modelling study of environmental influences on bivalve settlement in the Walsh, England // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1998. Vol. 172. P. 197-214.
34. *Халаман В.В., Комедиантов А.Ю.* Взаимное влияние видов-обрастателей *Mytilus edulis*, *Styela rustica* и *Hiatella arctica* из Белого моря на их выживаемость и скорость роста // *Биология моря*. 2007. Т. 33, № 3. С. 176-181.

Поступила в редакцию 14.06.2012 г.  
Принята к печати 18.12.2013 г.