

УДК 581.526.325 : 591.553(268.46)

Т.А. Михайлова, С.С. Малавенда, В.В. Халаман

Видовой состав водорослей на коллекторах для выращивания мидий в Белом море

T.A. Mikhailova, S.S. Malavenda, V.V. Khalaman

Species composition of macroalgae in mussel culture farms in the White Sea

Аннотация. Пространственно-временные особенности поселения водорослей в обрастаниях мидиевых коллекторов, установленных в Кандалакшском заливе Белого моря, изучены летом 2013 г. Обнаружено 37 видов макрофитов, из них 17 встречаются в молодом мидиевом биоценозе, 33 – в зрелом. На ранних стадиях развития мидиевого сообщества водоросли, в том числе диатомовые и сине-зеленые, играют существенную роль, их доля в биомассе обрастания достигает 17-18 %. Впоследствии роль диатомовых и сине-зеленых снижается, а состав макроводорослей обогащается как за счет крупных форм, так и за счет мелких и микроскопических эпифитов, поселяющихся на гидроидах и макрофитах. В многолетнем обрастании доля водорослей в биомассе сообщества может составлять 5-6 %. Наибольшее разнообразие макрофитов отмечено на мидиях и среди них; на самом искусственном субстрате, под мидиями, развитие водорослей угнетено. Установлено, что при выращивании в Белом море мидий и ламинарий состав водорослей-обрастателей сходен и относится к бентосной ассоциации *Saccharina latissima*.

Abstract. Spatial and temporal features of algal colonization at mussel culture farms in the Kandalaksha Bay of the White Sea were studied in summer (2013). 37 species of macroalgae have been found including 17 species in the young mussel community and 33 – in the mature community. The algae (including diatoms and blue-green algae) play a significant role in the early stages of development of fouling community; their biomass reaches 17-18 %. Subsequently, the role of diatoms and cyanobacteria in the community is reduced, and the composition of macroalgae is enriched by both larger forms and small or microscopic epiphytes of hydroids and macrophytes. In the long-term fouling algae biomass could be 5-6 %. The greatest diversity of algae is observed on the mussels and among them; growth of the algae on an artificial substrate under mussels is depressed. It has been established that at culture of mussel and kelp in the White Sea a composition of algae of fouling communities is similar and is related to benthic associations *Saccharina latissima*.

Ключевые слова: Белое море, марикультура мидий, обрастание, макроводоросли, видовой состав

Key words: the White Sea, aquaculture, mussel, fouling community, macroalgae, species composition

1. Введение

Марикультура беспозвоночных животных и водорослей неизбежно сопровождается проблемой обрастания несущих конструкций, коллекторов и объекта выращивания организмами, которые сами не являются целью культивирования. Нередко сопутствующие виды оказывают существенное негативное влияние на объект выращивания (*Clareboudt et al.*, 1994; *Taylor et al.*, 1997; *Максимович, Морозова*, 2000; *Arsenault et al.*, 2009; *Daigle, Herbinge*, 2009). В некоторых работах такое влияние оспаривается (*Lesser et al.*, 1992; *Dubois et al.*, 2007). В любом случае исследования "сорных" организмов, в том числе и водорослей, необходимы для понимания их взаимоотношений как с культивируемым объектом, так и между собой. Сведения о видовом составе являются основой всех дальнейших экологических исследований.

Первые данные по обрастанию на Белом море были получены *Г.Б. Зевинной* (1963; 1972). Впоследствии выполнен ряд наблюдений и экспериментов в сообществах обрастания мидийных установок (*Ошурков*, 1981; 1982а,б,с; 1985; 1987; *Ошурков, Серавин*, 1983; *Ошурков и др.*, 1985; *Халаман*, 2001а,б; 2005). Однако сведения о водорослях в этих работах отрывочны, в большинстве из них макрофиты рассматривались как единая группа и не определялись. Относительно подробно были исследованы только диатомовые водоросли (*Бондарчук и др.*, 1991). Более детально водоросли изучались в обрастании установок для выращивания ламинарии в Онежском заливе (*Михайлова*, 1995; 1996; 1998).

Настоящая работа посвящена исследованию состава водорослей-макрофитов и особенностям их распределения на установках для выращивания мидий в Кандалакшском заливе Белого моря.

2. Материал и методы

Материалом исследований послужили образцы обрастаний, собранные в августе 2013 г. на экспериментальном мидиевом хозяйстве в б. Круглая губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря. В диапазоне глубин 0.5-1.5 м было взято два типа проб.

Во-первых, пробами послужили 10-сантиметровые отрезки искусственного субстрата, применяемого для выращивания мидий, вместе со всеми макроорганизмами в пределах этого отрезка. Искусственные субстраты представляли собой ленты капроновой дели шириной около 20 см и длиной 3 м, вертикально подвешенные в толще воды. Использовались субстраты, выставленные в 2005 г. и ранее. Обрастание было образовано преимущественно крупными мидиями *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) и представляло собой зрелый мидиевый биоценоз. Собрано и обработано 5 проб.

Во-вторых, пробами служило обрастание квадратных (длина стороны – 15 см) керамических пластин, выставленных в море в июне 2013 г. Обрастание пластин представляло собой молодое формирующееся сообщество мидий. Собрано и обработано 6 проб.

Во всех пробах определяли видовой состав и биомассу обрастателей, с последующим пересчетом на погонный (ленты капроновой дели) или квадратный (керамические пластины) метр. У мидий измеряли длину раковин.

В расчетах биомасса приводится со стандартной ошибкой (SE). В качестве меры сходства использовался индекс Сьеренсена:

$$K_S = 2N_{A+B}/(N_A + N_B),$$

где число общих видов в описаниях *A* и *B*; N_A и N_B – число видов соответственно в описании *A* и *B*. Рассчитывали индекс видовой разнообразия (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982):

$$ИВР = -\sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2 \left(\frac{m_i}{M} \right),$$

где m_i – биомасса *i*-го вида (г/м, г/м²), M – биомасса целого альгоценоза (г/м, г/м²).

3. Результаты и обсуждение

Биомасса зрелого мидиевого сообщества (на лентах дели) составляла 12 600±943 г/м, более 90 % которой приходилось на мидии. Основу поселения образовывала когорта крупных моллюсков с модальным классом 60-64 мм и возрастом не менее 7 лет. Отдельные особи достигали размеров более 70 мм. Также хорошо выделяются когорты более молодых мидий с модальными классами 16-20 и 4-8 мм. Последние значительно трансгрессируют друг с другом. Данная размерно-частотная структура характерна для зрелых мидиевых поселений, в которых наблюдается смена моллюсков старшего возраста мидиями более поздних генераций (Maximovich et al., 1996). Такая циклическая динамика характерна и для sublittoralных мидиевых банок на естественных грунтах (Луканин и др., 1986; Хайтов и др., 2007). Особо следует отметить, что в пробах не обнаружено асцидий *Styela rustica* (Linnaeus, 1767). Этот вид в ходе сукцессии сообществ обрастания может заменять мидий при деградации поселений последних и препятствовать вселению молодежи моллюсков (Халаман, 2005). Однако пробы обрастания были взяты с небольшой глубины (не более 1.5 м), где развитие поселений относительно холодолюбивой и мало устойчивой к понижению солености воды асцидии *Styela rustica* (Халаман, Исаков, 2002) затруднено.

Исследуемый биоценоз отличался от описанного ранее мидиевого сообщества обрастания (Халаман, 2001a,b) несколько более высоким общим уровнем видовой разнообразия; 0.459±0.189 против 0.173. Такой результат объясняется более тщательным определением видовой состава водорослей, а также тем, что исследуемое в настоящей работе обрастание имело бóльший возраст (8-10 лет), чем описанное ранее (4-6 лет). Уровень видовой разнообразия, вычисленный без учета доминанта (мидий), составлял 2.765±0.502 бит на пробу и соответствовал стадии "старения" мидиевого обрастания, которая наступает при достижении моллюсками основной генерации размеров более 30 мм и характеризуется интенсивным развитием эпибиоза и иной ассоциированной с мидиями флоры и фауны (Халаман, 1989; 2008). Несмотря на то что наблюдаемое доминирование мидий по биомассе, 93.6±3.5 %, было менее 99 %, изменений в структуре сообщества, свидетельствующих о возможной смене доминанта на асцидий *S. rustica* (Халаман, 2001a,b; 2005), отмечено не было.

Биомасса молодого мидиевого сообщества (на керамических пластинах) составляла 143±43 г/м². На долю доминанта приходилось 52±17 % всей массы оброста. Абсолютное большинство особей – сеголетки с длиной раковины от 0.7 до 9 мм, с преобладанием мидий с длиной раковины от 1 до 2 мм. Незначительное число особей имело размеры более 10 мм. Они могли быть мигрировавшими из окружающих обрастаний особями предыдущего года оседания.

Таблица. Биомасса и встречаемость макроводорослей в разновозрастных мидиевых сообществах

		Зрелый мидиевый биоценоз		Молодой мидиевый биоценоз	
		B, г/м	P, %	B, г/м ²	P, %
	Chlorophyta				
1	<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier	0.1±0.1	40		
2	<i>Chaetomorpha tortuosa</i> (Dillwyn) Kleen	+	20		
3	<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing	1.1±0.9	80	+	33
4	<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	28.2±25.2	60	+	67
5	<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey	+	60	+	67
6	<i>Spongomorpha aeruginosa</i> (Linnaeus) Hoek	+	60	+	17
7	<i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret in Le Jolis	+	20		
8	<i>Ulothrix implexa</i> (Kützing) Kützing	+	40		
9	<i>Ulva prolifera</i> O.F.Müller	+	20		
	Phaeophyceae				
10	<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	20.6±18.4	60	+	33
11	<i>Ectocarpus confervoides</i> Le Jolis			0.5±0.5	100
12	<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	30.2±18.3	60		
13	<i>Chordaria flagelliformis</i> (O.F.Müller) C.Agardh	210.0±187.8	40		
14	<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Hudson) Greville	11.8±7.8	80		
15	<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Greville	+	40	+	17
16	<i>Punctaria tenuissima</i> (C.Agardh) Greville			+	50
17	<i>Stictyosiphon tortilis</i> (Gobi) Reinke	+	20		
18	<i>Pseudolithoderma subextensum</i> (Waern) S.Lund			+	17
19	<i>Haplospora globosa</i> Kjellman			0.1±0.1	17
20	<i>Battersia arctica</i> (Harvey) Draisma, Prud'homme & H.Kawai	+	60		
21	<i>Chaetopteris plumosa</i> (Lyngbye) Kützing	0.3±0.1	100		
22	<i>Chorda filum</i> (Linnaeus) Stackhouse	+	40	0.1±0.1	67
23	<i>Saccharina latissima</i> (Linnaeus) C.E.Lane, C.Mayes, Druehl & G.W.Saunders	53.5±47.2	60		
24	<i>Fucus</i> sp.	+	20	0.1±0.1	67
	Rhodophyta				
25	<i>Acrochaetium</i> sp.	+	60		
26	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngbye) Nägeli in Nägeli & Cramer	+	20		
27	<i>Acrochaetium virgatulum</i> (Harvey) Batters	+	20		
28	<i>Grania efflorescens</i> (J.Agardh) Kylin	+	20		
29	<i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightfoot) Rosenvinge	+	20		
30	<i>Coccotylus truncatus</i> (Pallas) M.J.Wynne & J.N.Heine	0.2±0.2	40		
31	<i>Meiodiscus spetsbergensis</i> (Kjellman) G.W.Saunders & McLachlan	+	20		
32	<i>Palmaria palmata</i> (Linnaeus) Weber & Mohr	+	20		
33	<i>Ceramium virgatum</i> Roth	3.4±2.9	80	6.7±3.2	100
34	<i>Polysiphonia arctica</i> J.Agardh	5.2±2.8	40	4.0±1.7	100
35	<i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville	39.8±26.5	80	+	17
36	<i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville	2.5±1.1	100	0.1±0.0	67
37	<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) P.C.Silva	+	40	0.2±0.2	83
	Общая биомасса водорослей	407.1±254.3		11.8±4.9	
	Количество видов	33		17	
	Видовая насыщенность	16.6±0.8		9.2±1.2	
	ИВР	1.96±0.20		1.38±0.11	

Примечание: B – биомасса; P – встречаемость; "+" – вид встречен, но биомасса не определена.

Всего в исследованных мидиевых сообществах было обнаружено 37 видов макроводорослей: 9 видов зеленых (Chlorophyta), 15 – бурых (Phaeophyceae) и 13 – красных (Rhodophyta) (табл.).

В зрелом биоценозе *Mytilus edulis* отмечено 33 вида макрофитов, видовая насыщенность составляет 16.6 ± 0.8 видов на пробу, ИБР альгоценоза довольно высок – 1.96 ± 0.20 . Количественно водорослей сравнительно немного, их биомасса составляет 5.4 ± 3.4 % от общей биомассы мидиевого биоценоза – 407.1 ± 254.3 г/м (табл.).

Обрастание водорослями искусственного субстрата (ленты капроновой дели) существенно отличается от обрастания самих мидий. Эти различия касаются как количества видов, так и их обилия: на субстрате встречено 13 видов макрофитов, на мидиях – 31; общая биомасса водорослей на субстрате на 3 порядка уступает биомассе водорослей, растущих на мидиях. При этом 2 вида (*Battersia arctica* (= *Sphacelaria arctica* Harvey) и *Stictyosiphon tortilis*) были отмечены только на субстрате, а биомасса *Coccotylus truncatus* на нем, в отличие от других видов, была выше в 7 раз по сравнению с биомассой этого вида на мидиях. С учетом того, что общая биомасса водорослей непосредственно на субстрате не достигала 1 г/м, наиболее обильными макрофитами можно назвать *Coccotylus truncatus*, *Polysiphonia stricta*, *Chaetopteris plumosa* и *Battersia arctica*. Особенности состава и обилия водорослей собственно на субстрате обусловлены ухудшенными световыми и теплическими условиями обитания из-за мощного покрова, образуемого мидиями.

На мидиях состав доминирующих видов водорослей другой и более разнообразный. Однако надо отметить, что здесь виды с максимальной биомассой *Chordaria flagelliformis* (210.0 ± 187.8 г/м) и *Saccharina latissima* (*Laminaria saccharina* (L.) Lamour.) (53.5 ± 47.28 г/м) в строгом смысле не могут считаться доминантами, поскольку, несмотря на свои сравнительно крупные размеры, встречаются спорадически. Поэтому логично отнести к доминирующим на мидиях водорослям виды *Polysiphonia fucoides*, *Ectocarpus siliculosus*, *Cladophora sericea*, *Pylaiella littoralis* и *Dictyosiphon foeniculaceus* с биомассами порядка 10-40 г/м и встречаемостью от 60 до 80 %. К субдоминантам можно отнести виды *Polysiphonia arctica*, *Ceramium virgatum*, *Polysiphonia stricta* и *Cladophora rupestris*, биомасса которых варьирует в пределах 1-10 г/м, а также вид *Chaetopteris plumosa*, биомасса которого невелика – 0.3 ± 0.1 г/м, но встречаемость – 100 %. Богатый состав доминантов и субдоминантов среди поселяющихся на мидиях водорослей обуславливает относительно высокий ИБР, приходящийся на одну пробу – 1.85 ± 0.18 .

В молодом, 2-месячном, сообществе, развивающемся на керамических пластинах, доминировала мидия (54.2 ± 17.5 %), что вполне согласуется с предыдущими исследованиями, по результатам которых установлено, что мидия может превалировать в обрастании уже через 2-3 недели с момента начала экспозиции субстратов (Халаман, 2001b). Общая биомасса водорослей на исследованных пластинах – 11.8 ± 4.9 г/м², что составляет 17.5 ± 12.1 % от всей биомассы обрастания. Более высокая доля макроводорослей в биомассе молодого мидиевого сообщества по сравнению со зрелым мидиевым биоценозом вполне может быть объяснена еще весьма небольшими размерами мидий. Видовой состав макрофитов на ранних стадиях сукцессии беднее – 17 видов (табл.). Коэффициент видового сходства между альгоценозами зрелого и молодого мидиевых сообществ невелик ($K_S = 0.52$), что объясняется не только разницей в длине видовых списков, но и некоторой спецификой состава водорослей в молодом мидиевом обрастании. Так, только на пластинах постоянно отмечался вид *Ectocarpus confervoides*, несколько раз были встречены субмикроскопические нити вида *Punctaria tenuissima*, единично были отмечены водоросли *Haplospora globosa* и *Pseudolithoderma subextensum*.

В молодом мидиевом обрастании доминируют иные, чем в зрелом, виды водорослей: *Ceramium virgatum* (6.7 ± 3.29 г/м²) и *Polysiphonia arctica* (3.9 ± 1.79 г/м²), несколько ниже ИБР (1.38 ± 0.11) и видовая насыщенность (9.2 ± 1.9 видов на пробу).

На исследованных пластинах (срок их экспозиции составлял всего два месяца) уже появились молодые растения *Ceramium virgatum*, *Polysiphonia fucoides*, *P. arctica*, *P. stricta*, *Rhodomela confervoides*, *Cladophora rupestris*, *C. sericea*. Эти виды сохраняются и в зрелом мидиевом биоценозе. Общими для молодого и зрелого мидиевых обрастаний оказались также водоросли с сезонным характером развития: *Pylaiella littoralis* и *Rhizoclonium riparium*.

В молодом сообществе ощутима роль диатомовых и сине-зеленых водорослей. Точный учет этих групп не проводился, но приблизительная оценка количественного соотношения макрофиты : диатомовые : сине-зеленые такова – 2 : 2 : 1. В зрелом мидиевом биоценозе сине-зеленые отмечаются редко, их обилие стремится к нулю, а диатомовые значительно уступают макрофитам – 1 : 3.

Зрелый мидиевый биоценоз включает 21 вид макроводорослей, не отмеченных в молодом сообществе (табл.). Это, прежде всего, самые крупные, длиной около 10-20 см *Chordaria flagelliformis* и *Saccharina latissima*; некрупные, но уже не ювенильные слоевища *Dictyosiphon foeniculaceus* и сфацелариевые *Battersia arctica*, *Chaetopteris plumosa*; проростки *Ulva prolifera*, *Stictyosiphon tortilis*,

Coccotylus truncatus и *Palmaria palmata*; фертильные слоевища *Ectocarpus siliculosus*; мелкие зеленые нитчатки *Derbesia marina*, *Chaetomorpha tortuosa*, *Ulothrix flacca*, *U. implexa* и микроскопические, в основном эпифитирующие на водорослях и гидроидах *Obelia longissima* красные нитчатые *Acrochaetium secundatum*, *A. virgatulum*, *Grania efflorescens*, *Rhodochorton purpureum* и *Meiodiscus spetsbergensis*.

Анализ имеющихся альгологических данных показывает, что в российских морях Северной Атлантики на установках марихозяйств количество видов водорослей-обрастателей варьирует в сходных пределах. Так, в Баренцевом море на плантации *Saccharina latissima* в 1990 г. было отмечено 40 видов сопутствующих макрофитов (неопубликованные данные Михайловой Т.А., 1990-1991 гг.), при выращивании этого же вида в Белом море (Соловецкий архипелаг) было отмечено 34 вида (Михайлова, 1995; 1996). Биомасса макрофитов на установках также имеет сходный порядок: при экспериментальном выращивании многолетнего вида *Laminaria digitata* (Hudson) J.V.Lamouroux биомасса сопутствующих водорослей составила 200-400 г/м (Михайлова, 1998). Состав водорослей, обрастающих субстраты искусственных установок, соответствует комплексу водорослей из ассоциации *Saccharina latissima* в природе (Михайлова, 1995; 1996).

Альгоценозы мидиевых коллекторов также включают виды этой ассоциации, но только из фитоценозов верхних этажей сублиторальной зоны. Об этом говорит присутствие среди обрастателей зеленых водорослей *Rhizoclonium riparium*, *Ulothrix flacca*, *Ulothrix implexa* и, наоборот, отсутствие некоторых красных водорослей, свойственных глубже залегающим фитоценозам данной ассоциации. Это связано с тем, что мидия на коллекторах занимает самый поверхностный слой (не более 3 м), а канаты с ламинарией на плантациях могут простираться несколько глубже.

На начальных этапах развития сообществ обрастания различия в видовом составе водорослей более выразительны: коэффициент видового сходства (K_S) при сравнении молодых сообществ на экспериментальных пластинах с мидиевых коллекторов и с глубины 7 м (Михайлова, 2006) составил всего 0.39. Тем не менее, все отмеченные на пластинах виды являются типичными представителями ассоциации *Saccharina latissima*, занимающей значительный диапазон глубин от 2 до 8-9 м.

Таким образом, прослеживается не только сходство в составе водорослей из сообществ обрастания при культивировании массовых беломорских гидробионтов, но также наблюдается приуроченность макрофитов к определенной группировке фитобентоса.

4. Заключение

В результате проведенного исследования на мидиевых коллекторах в Кандалакшском заливе Белого моря выявлен видовой состав водорослей макрофитов, включающий 37 видов: 9 видов – Chlorophyta, 13 – Rhodophyta и 15 – Phaeophyceae.

В зрелом мидиевом биоценозе отмечено 33 вида водорослей, биомасса которых в сообществе может превышать 5 %. Наиболее разнообразна группа водорослей, растущих на мидиях и среди них (ИВР = 1.85). На искусственном субстрате, под мидиями, рост водорослей угнетен.

На ранних стадиях развития мидиевого сообщества роль водорослей существенна, в том числе диатомовых и сине-зеленых. Биомасса макрофитов в молодом сообществе превышает 17 %. В зрелом мидиевом биоценозе биомасса диатомовых и сине-зеленых снижается, а состав макроводорослей обогащается как за счет крупных форм, так и за счет мелких и микроскопических эпифитов, поселяющихся на гидроидах и макрофитах.

В Белом море при выращивании мидии и ламинарии состав водорослей-обрастателей сходен и относится к бентосной ассоциации *Saccharina latissima*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 13-04-01154а.

Литература

- Arsenault G., Davidson J., Ramsay A.** Temporal and spatial development of an infestation of *Styela clava* on mussel farm in Malpeque Bay, Prince Edward Island, Canada. *Aquatic Invasions*, v. 4, p. 189-194, 2009.
- Claereboudt M.R., Bureau D., Cote J., Himmelman J.H.** Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture. *Aquaculture*, v. 121, p. 327-342, 1994.
- Daigle R.M., Herbinger Ch.M.** Ecological interactions between the vase tunicate (*Ciona intestinalis*) and the farmed blue mussel (*Mytilus edulis*) in Nova Scotia, Canada. *Aquatic Invasions*, v. 4, p. 177-187, 2009.
- Dubois S., Orvin F., Martin-Lean J.C., Ropert M., Lefebvre S.** Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 336, p. 151-160, 2007.
- Lesser M.P., Shumway S.E., Cucci T., Smith J.** Impact of fouling organisms on mussel rope culture: Interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 165, p. 91-102, 1992.

- Maximovich N.V., Sukhotin A.A., Minichev Yu.S.** Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea). *Aquaculture*, v. 147, p. 191-204, 1996.
- Shannon C.E., Weaver W.** The mathematical theory of communication. *Illinois, Urbana*, 360 p., 1963.
- Taylor J.J., Southgate P.C., Rose R.A.** Fouling animals and their effect on the growth of silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspended culture. *Aquaculture*, v. 153, p. 31-40, 1997.
- Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е., Халаман В.В.** Начальные стадии колонизации искусственных субстратов микроводорослями в условиях марикультуры мидий (Белое море). В кн.: *Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР*. М., Гидрометеиздат, с. 256-266, 1991.
- Зевина Г.Б.** Обрастание в морях СССР. М., Наука, 213 с., 1972.
- Зевина Г.Б.** Обрастание на Белом море. *Тр. Ин-та океанологии*, т. 70, с. 52-71, 1963.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В.** Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.). *Экологические исследования донных организмов Белого моря*. Л., ЗИН АН СССР, с. 50-63, 1986.
- Максимович Н.В., Морозова М.В.** Структурные особенности макрообрастания субстратов промышленной марикультуры мидий (Белое море). *Тр. БиНИИ СПбГУ*, т. 46, с. 85-108, 2000.
- Михайлова Т.А.** Видовой состав водорослей на плантации *Laminaria saccharina* в Белом море. *Ботанический журнал*, т. 81, № 4, с. 42-47, 1996.
- Михайлова Т.А.** Макроводоросли – эпифиты и обрастатели в условиях марикультуры ламинарии на Белом море. *Тез. докл. междунар. конф. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" 19-23 ноября 1995 г., Петрозаводск*, с. 105-107, 1995.
- Михайлова Т.А.** Сообщества обрастателей на плантации ламинарии в районе Соловецких островов. *Мат. VII Междунар. конф., сентябрь 1998 г., г. Архангельск; СПб.*, с. 222-224, 1998.
- Михайлова Т.А.** Стадии формирования сообществ ламинариевых на внесенном субстрате (Белое море). *Ботанический журнал*, № 12, с. 1816-1834, 2006.
- Ошурков В.В.** Динамика и структура сообществ обрастания и бентоса Белого моря. *Экология обрастания в Белом море*. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 44-59, 1985.
- Ошурков В.В.** Сукцессия и структура мелководных сообществ обрастания. Изучение процессов морского обрастания и разработка методов борьбы с ним. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 28-36, 1987.
- Ошурков В.В.** Сукцессия и структура сообществ обрастания в Белом море. *Биология шельфовых зон Мирового океана. Владивосток, ДВНЦ АН СССР*, с. 51-52, 1982с.
- Ошурков В.В.** Сукцессия сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря. *Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря*. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 67-69, 1982а.
- Ошурков В.В.** Формирование и структура сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря. *Дис. ... канд. биол. наук, Ин-т биологии моря, Владивосток*, 210 с., 1982б.
- Ошурков В.В.** Экологическое прогнозирование обрастания в Белом море. *Тез. докл. междунар. конф. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера"*, Петрозаводск, с. 161-162, 1981.
- Ошурков В.В., Серавин Л.Н.** Формирование биоценозов обрастания в губе Чупа (Белое море). *Вестн. ЛГУ, Биол. сер.*, № 3, с. 37-46, 1983.
- Ошурков В.В., Сиренко Б.И., Кунин Б.Л., Катаева Т.К.** Некоторые особенности вертикального распределения организмов-обрастателей в губе Чупа Белого моря. *Экология мидии в Белом море*. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 36-44, 1985.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., Наука, 287 с., 1982.
- Хайтов В.М., Полоскин А.В., Наумов А.Д.** Многолетняя динамика поселений мидий: старые теории и новые данные. *Мат. IX науч. семинара "Чтения памяти К.М. Дерюгина"*. СПб., СПбГУ, с. 55-84, 2007.
- Халаман В.В.** Долговременные изменения в мелководных сообществах обрастания Белого моря. *Биология моря*, т. 31, № 6, с. 406-413, 2005.
- Халаман В.В.** Исследование сукцессии обрастания в Белом море с помощью информационного индекса видового разнообразия. *Тр. ЗИН АН СССР*, т. 203, с. 34-45, 1989.
- Халаман В.В.** Развитие сообществ обрастания и взаимоотношения между организмами-обрастателями в Белом море. *Автореф. дис. док. биол. наук. СПб., ЗИН РАН*, 48 с., 2008.
- Халаман В.В.** Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море. *Биология моря*, т. 27, № 4, с. 268-278, 2001а.
- Халаман В.В.** Сукцессия сообществ обрастания искусственных субстратов мидиевых хозяйств в Белом море. *Биология моря*, т. 27, № 6, с. 399-406, 2001б.
- Халаман В.В., Исаков А.В.** Выживаемость беломорской асцидии *Styela rustica* L. в условиях пониженной солёности. *Вестник СПбГУ, Сер. 3, вып. 4, № 27*, с. 91-95, 2002.

References

- Arsenault G., Davidson J., Ramsay A.** Temporal and spatial development of an infestation of *Styela clava* on mussel farm in Malpeque Bay, Prince Edward Island, Canada. *Aquatic Invasions*, v. 4, p. 189-194, 2009.
- Claereboudt M.R., Bureau D., Cote J., Himmelman J.H.** Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture. *Aquaculture*, v. 121, p. 327-342, 1994.
- Daigle R.M., Herbinger Ch.M.** Ecological interactions between the vase tunicate (*Ciona intestinalis*) and the farmed blue mussel (*Mytilus edulis*) in Nova Scotia, Canada. *Aquatic Invasions*, v. 4, p. 177-187, 2009.
- Dubois S., Orvin F., Martin-Lean J.C., Ropert M., Lefebvre S.** Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 336, p. 151-160, 2007.
- Lesser M.P., Shumway S.E., Cucci T., Smith J.** Impact of fouling organisms on mussel rope culture: Interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 165, p. 91-102, 1992.
- Maximovich N.V., Sukhotin A.A., Minichev Yu.S.** Long-term dynamics of blue mussel (*Mytilus edulis* L.) culture settlements (the White Sea). *Aquaculture*, v. 147, p. 191-204, 1996.
- Shannon C.E., Weaver W.** The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 360 p., 1963.
- Taylor J.J., Southgate P.C., Rose R.A.** Fouling animals and their effect on the growth of silver-lip pearl oysters, *Pinctada maxima* (Jameson) in suspended culture. *Aquaculture*, v. 153, p. 31-40, 1997.
- Bondarchuk L.L., Kulakovskiy E.E., Halaman V.V.** Nachalnyie stadii kolonizatsii iskusstvennykh substratov mikrovdoroslyami v usloviyakh marikulturyi midiy (Beloe more) [Initial stages of colonization of artificial substrata microalgas in conditions of mariculture mussels (White Sea)]. V kn.: Issledovaniya fitoplanktona v sisteme monitoringa Baltiyskogo morya i drugih morey SSSR. M., Gidrometeoizdat, p. 256-266, 1991.
- Zevina G.B.** Obrastanie v moryah SSSR [Fouling in the seas of the USSR]. M., Nauka, 213 p., 1972.
- Zevina G.B.** Obrastanie na Belom more [Fouling in the White Sea]. Tr. In-ta okeanologii, v. 70, p. 52-71, 1963.
- Lukanin V.V., Naumov A.D., Fedyakov V.V.** Dinamika razmernoy strukturyi poseleniy belomorskikh midiy (*Mytilus edulis* L.) [Dynamics of dimensional structure of settlements of *Mytilus edulis* L.]. Ekologicheskie issledovaniya donnykh organizmov Belogo morya. L., ZIN AN SSSR, p. 50-63, 1986.
- Maksimovich N.V., Morozova M.V.** Strukturnyie osobennosti makrobrastaniya substratov promyshlennoy marikulturyi midiy (Beloe more) [Structural features of macrofouling of substrata industrial mariculture mussels (White Sea)]. Tr. BiNII SPbGU, v. 46, p. 85-108, 2000.
- Mikhailova T.A.** Vidovoy sostav vdorosley na plantatsii *Laminaria saccharina* v Belom more [Specific structure of algae on *Laminaria saccharina* plantation in the White Sea]. Botanicheskiy zhurnal, v. 81, N 4, p. 42-47, 1996.
- Mikhailova T.A.** Makrovodorosli – epifityi i obrastateli v usloviyakh marikulturyi laminarii na Belom more [Macroalgae – epiphytes and fouling organisms in conditions of laminaria mariculture laminarias in the White Sea]. Tez. dokl. mezhd. konf. "Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoYomov Evropeyskogo Severa" 19-23 noyabrya 1995 g., Petrozavodsk, p. 105-107, 1995.
- Mikhailova T.A.** Soobschestva obrastateley na plantatsii laminarii v rayone Solovetskiykh ostrovov [Fouling communities on laminaria plantation near the Solovetsky Islands]. Mat. VII Mezhdun. konf., sentyabr 1998 g., g. Arhangelsk; SPb., p. 222-224, 1998.
- Mikhailova T.A.** Stadii formirovaniya soobschestv laminariyevykh na vneshnyom substrat (Beloe more) [Stages of formation of laminaria communities on the artificial substratum (White Sea)]. Botanicheskiy zhurnal, N 12, p. 1816-1834, 2006.
- Oshurkov V.V.** Dinamika i struktura soobschestv obrastaniya i bentosa Belogo morya [Dynamics and structure of fouling communities and benthos of the White Sea]. Ekologiya obrastaniya v Belom more. L., Zool. in-t AN SSSR, p. 44-59, 1985.
- Oshurkov V.V.** Suktsessiya i struktura melkovodnykh soobschestv obrastaniya [Succession and structure of shallow fouling communities]. Izuchenie protsessov morskogo obrastaniya i razrabotka metodov borbyi s nim. L., Zool. in-t AN SSSR, p. 28-36, 1987.
- Oshurkov V.V.** Suktsessiya i struktura soobschestv obrastaniya v Belom more [Succession and structure of fouling communities in the White Sea]. Biologiya shelfovykh zon Mirovogo okeana. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, p. 51-52, 1982c.
- Oshurkov V.V.** Suktsessiya soobschestv obrastaniya v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Succession of fouling communities in the Kandalaksha Bay of the White Sea]. Povyshenie produktivnosti i ratsionalnoe ispolzovanie biologicheskikh resursov Belogo morya. L., Zool. in-t AN SSSR, p. 67-69, 1982a.
- Oshurkov V.V.** Formirovanie i struktura soobschestv obrastaniya v Kandalakshskom zalive Belogo morya

[Formation and structure of fouling communities in the Kandalaksha Bay of the White Sea]. Dis. ... kand. biol. nauk, In-t biologii morya, Vladivostok, 210 p., 1982b.

- Oshurkov V.V.** Ekologicheskoe prognozirovaniye obrastaniya v Belom more [Formation and structure of fouling communities in the Kandalaksha Bay of the White Sea]. Tez. dokl. mezhd. konf. "Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoYomov Evropeyskogo Severa", Petrozavodsk, p. 161-162, 1981.
- Oshurkov V.V., Seravin L.N.** Formirovaniye biotsenozov obrastaniya v gube Chupa (Beloe more) [Formation of fouling biocenose in the inlet Chupa (White Sea)]. Vestn. LGU, Biol. ser., N 3, p. 37-46, 1983.
- Oshurkov V.V., Sirenko B.I., Kunin B.L., Kataeva T.K.** Nekotoryye osobennosti vertikalnogo raspredeleniya organizmov-obrastateley v gube Chupa Belogo morya [Some features of vertical distribution of fouling organisms in the inlet Chupa of the White Sea]. Ekologiya midii v Belom more. L., Zool. in-t AN SSSR, p. 36-44, 1985.
- Pesenko Yu.A.** Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods for quantitative analysis in faunal researches]. M., Nauka, 287 p., 1982.
- Khaitov V.M., Poloskin A.V., Naumov A.D.** Mnogoletnyaya dinamika poseleniy midiy: staryie teorii i novyie dannyye [Long-term dynamics of the mussel settlements: the old theory and the new data]. Mat. IX nauch. seminar "Chteniya pamyati K.M. Deryugina". SPb., SPbGU, p. 55-84, 2007.
- Khalaman V.V.** Dolgovremennyye izmeneniya v melkovodnykh soobshchestvakh obrastaniya Belogo morya [Long-term changes in the shallow fouling communities of the White Sea]. Biologiya morya, v. 31, N 6, p. 406-413, 2005.
- Khalaman V.V.** Issledovaniye suksessii obrastaniya v Belom more s pomoschyu informatsionnogo indeksa vidovogo raznoobraziya [Study of succession of fouling communities in the White Sea using information index of species diversity]. Tr. ZIN AN SSSR, v. 203, p. 34-45, 1989.
- Khalaman V.V.** Razvitiye soobshchestv obrastaniya i vzaimootnosheniya mezhdru organizmami – obrastatelyami v Belom more [Development of fouling communities and relationships between fouling organisms in the White Sea]. Avtoref. dis. dok. biol. nauk. SPb., ZIN RAN, 48 p., 2008.
- Khalaman V.V.** Soobshchestva obrastaniya midievyykh ustanovok v Belom more [Fouling communities of mussel aquaculture installations in the White Sea]. Biologiya morya, v. 27, N 4, p. 268-278, 2001a.
- Khalaman V.V.** Suksessiya soobshchestv obrastaniya iskusstvennykh substratov midievyykh hozyaystv v Belom more [Succession of fouling communities on artificial substrates mussel farms in the White Sea]. Biologiya morya, v. 27, N 6, p. 399-406, 2001b.
- Khalaman V.V., Isakov A.V.** Vyizhivaemost belomorskoy astsidii *Styela rustica* L. v usloviyakh ponizhennoy solyonosti [Survival of the White Sea ascidia *Styela rustica* L. in conditions of low salinity]. Vestnik SPbGU, Ser. 3, v. 4, N 27, p. 91-95, 2002.

Информация об авторах

Михайлова Татьяна Александровна – Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, лаборатория альгологии, канд. биол. наук, стар. науч. сотрудник, e-mail: mikhaylovat@mail.ru

Mikhailova T.A. – Komarov Botanical Institute RAS, Laboratory of Algology, Cand. of Biol. Sci., Senior Researcher, e-mail: mikhaylovat@mail.ru

Малавенда Сергей Сергеевич – Факультет пищевых технологий и биологии МГТУ, кафедра биологии, канд. биол. наук, доцент, e-mail: msergmstu@yandex.ru

Malavenda S.S. – Faculty of Food Technologies and Biology of MSTU, Biology Department, Associate Professor, Cand. of Biol. Sci., e-mail: msergmstu@yandex.ru

Халаман Вячеслав Вячеславович – Зоологический институт РАН, Беломорская биологическая станция "Картеш", докт. биол. наук, вед. науч. сотрудник, e-mail: vkhalaman@gmail.com

Khalaman V.V. – Zoological Institute RAS, Dr of Biol. Sci., Leading Researcher, e-mail: vkhalaman@gmail.com