

ПРОВ. 1980

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Том VIII



Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 10706

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1954

ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ. Том VIII

М. А. ДОЛГОПОЛЬСКАЯ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА ОБРАСТАНИЯ В МОРЕ

(Предварительное сообщение о первом году
исследований)

Изучение биологии бентоса может вестись двумя методами: описательным, выражющимся в констатации состояния организмов и их взаимоотношений, которые сложились в прошлом, какими-то неизвестными путями, и экспериментальным, состоящим в такой постановке наблюдений, которая позволяет выявить пути формирования группировки и жизненные процессы образующих ее организмов.

Так как всякий новый предмет, появляющийся в море, вскоре покрывается как растениями, так и прикрепленными животными, то для изучения обрастания можно применить второй, более эффективный метод, дающий возможность получить группировку организмов на любом удобном для наблюдения предмете, погружаемом в море при определенных условиях, и затем проследить как судьбу всей группировки, так и жизненную историю каждого из составляющих ее организмов с момента их оседания в течение нужного отрезка времени.

Методика

Предпринятые нами круглогодичные наблюдения качественных и количественных изменений обрастания в целом и биологии обрастающих организмов проводились на пластинках ежемесячно, вывешиваемых сроком на 1 месяц для выяснения качественного состава, количества осевших организмов, их темпа роста и общего веса за каждый отдельный месяц года. Кроме того, была вывешена серия в 12 пластинок, из которых ежемесячно одна пластинка снималась для лабораторного изучения систематического состава обрастания, подсчета осевших организмов, определения размеров, общего веса за 1, 2, 3 и т. д. месяцев до года с момента начала опыта. Таким образом, получалась картина развития обрастания в зависимости от времени пребывания пластинки в море. Ежемесячно каждая снимаемая пластинка заменялась новой, вывешиваемой на год; так получался материал и для изучения обрастания в зависимости от того, с какого месяца обрастание началось.

Лабораторная обработка пластинки велась следующим образом: 1) общее визуальное описание пластинки с определением примерного процентного соотношения отдельных компонентов обрастания; 2) просмотр пластинки с помощью ручной лупы и подсчет более крупных организмов или колоний; 3) последовательная обработка всей пластинки под спе-

циальным бинокуляром; 4) выяснение весовых взаимоотношений отдельных групп обрастателей и веса обрастания в целом.

Для детального изучения процессов оседания, превращения, морфологии развития, выяснения видовой принадлежности ранних стадий организмов, образующих обрастание, и проч. велись наблюдения на специальных маленьких стеклянных пластинках, просмотр которых производился непосредственно под микроскопом. Эти пластинки вывешивались на разные сроки от одного дня до 1 месяца и более, в зависимости от необходимости выяснения тех или иных подробностей. В качестве материала для пластинок мы применяли толстое зеркальное стекло,¹ имеющее нейтральную прочную и гладкую поверхность, с которой легко при помощи тонкой бритвы полностью снимается обрастание для последующей обработки. Размер пластинок 600 см². Пластинки в рамках из нержавеющей стали подвешивались на общей штанге на глубине 1 м от поверхности.

Кроме наблюдений за обрастанием пластинок из стекла была проведена годовая серия наблюдений за обрастанием пластинок из железа как материала, чаще всего применяемого для разнообразных подводных конструкций. Однако опыт показал, что железо в качестве материала для экспериментального изучения обрастания крайне неудобно по ряду причин, связанных с коррозией: 1) затруднение в определении чистого веса обрастания ввиду того, что вместе со слоем обрастания снимаются и продукты коррозии; 2) вследствие легкой отслаиваемости корродированной поверхности пластинки, более старое обрастание иногда под влиянием собственной тяжести может отрываться вместе со слоем продуктов коррозии, к которому они прикреплены; 3) даже недолгое пребывание железной пластинки в морской воде создает неровность поверхности, увеличивая последнюю, и, таким образом, расчет обрастания на единицу поверхности становится неточным.

Наблюдения над стеклянными пластинками проводились первого числа, а над железными — пятнадцатого числа каждого месяца. В 1950 г. наблюдения велись одновременно на двух сериях стеклянных пластинок, помещенных в разных, но не удаленных друг от друга точках.

Так как данная статья представляет предварительное сообщение о результатах только одного, первого года работ и охватывает время с июня 1949 г. по декабрь 1950 г., мы не считаем принятую нами методику окончательной и предвидим возможность дальнейшего ее усовершенствования по мере накопления опыта.

Вся техническая часть обработки опытных пластинок была выполнена младшим научным сотрудником О. Я. Славиной.

Изменение количества ежемесячно оседающих обрастателей по месяцам года

Процесс оседания личинок животных, образующих обрастания, в течение года протекает неравномерно и имеет свой помесячный ход для каждого вида.

Б а л я н у с ы

Оседавшие на наших пластинках баланусы принадлежат к двум очень сходным видам: *Balanus improvisus* и *B. eburneus*. Различие их в первый месяц прикрепленной жизни, тем более при массовых количествах, не может быть проведено с достаточной точностью, да и вряд ли это

¹ Стеклянными пластинками для изучения обрастания пользовался еще Гентшель (Hentschel, 1916).

имеет какое-либо практическое значение, поэтому в приводимой табл. 1 мы указываем их под общим названием «балянусы».

Таблица 1
Количество балянусов, ежемесячно оседавших на 1 м² поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	15667	20591	30482	2300	1841	283	0	50	74	1392	25572
1950 г.	11371	169166	135250	22741	22317	958	5065	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	10333	50889	37778	224155	6466	8878	733	111	4394	2044	6822	121888
Стеклянные: ¹												
1950 г.	78492	158730	14695	46977	2268	98	2495	—	—	16	3260	65727

Оседание балянусов идет в общем почти на протяжении всего года, что совпадает с круглогодичным нахождением их личинок (*rauplius*) в планктоне Черного моря (Долгопольская, 1940). Однако количество оседающих экземпляров в течение года неравномерно и имеет максимум, совпадающий с летне-осенним временем (июнь—октябрь), а затем иногда постепенное, а иногда резкое снижение, до почти полного отсутствия зимой — в декабре—марте, когда можно считать, что оседания балянусов практически нет.

Из табл. 1 видны значительные отличия в количестве балянусов, оседавших за те же месяцы в 1949 и 1950 гг. Мы не ищем пока объяснения этому в особенностях условий того или иного года, так как допускаем, что значительно более высокие цифры 1950 г. могут быть отнесены за счет более совершенной методики счета в 1950 г. по сравнению с 1949 г. В дальнейшем, когда методика обработки стабилизируется, истинные причины этого явления будет легче обнаружить.

Количество оседавших балянусов заметно больше на железных пластинках, чем на стеклянных.

Мидии

Мидии, по Зернову (1913, стр. 243), вероятно, половозрелы круглый год, может быть только за исключением декабря и января. Личинки их встречаются в планктоне Севастопольской бухты в течение круглого года; в холодное время года — зимой и весной — личинки встречались единично. В июне количество личинок заметно увеличивается, а затем в июле, августе и сентябре планктон бывает переполнен ими (Борисяк, 1905). По нашим наблюдениям (табл. 2), мидии на пластинках не появлялись с середини декабря 1949 г. по март 1950 г. включительно, а в ноябре и декабре 1950 г. отмечены, хотя и в незначительных количествах. Максимум оседаний мидий наблюдался в мае—июне 1950 г., когда количество их на железных пластинках достигало 78 889 экз. на м², а на стеклянных — 10 000; другой максимум, но слабее выраженный — до 7133 экз. на м² поверхности, на железных пластинках наблюдался в сентябре. Таким образом, обильное оседание мидий приходится на май—июнь и несколько менее сильное — на сентябрь. В остальные месяцы количество

¹ Числа этого ряда за март—май на табл. 1—9 относятся к началу 1950 г.

оседающих мидий заметно снижается и иногда прекращается совсем в декабре—январе, хотя в 1950 г. в декабре количество мидий, осевших на m^2 , составляло 1650 экз. (табл. 2).

Таблица 2
Количество мидий, ежемесячно оседавших на $1 m^2$ поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	0	200	188	425	316	8	0	0	0	208	8075
1950 г.	4241	87	142	23	400	325	1650	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	2787	0	1289	7133	0	67	0	0	0	359	2133	78889
Стеклянные:												
1950 г.	1349	47	1209	245	145	108	59	0	0	0	588	10007

Так же как и для баланусов, количество мидий, оседавших на железные пластиинки, заметно больше, чем на стеклянные.

Мшанки

На ранних стадиях обрастания учет мшанок можно вести по числу осевших за месяц личинок и молодых колоний.¹ Однако в результате дальнейшего роста отдельные колонии сливаются друг с другом, вследствие чего подсчет их становится невозможным, и тогда можно говорить только о проценте покрытой ими площади, что определяется не только количеством оседаний, но и темпом роста. Во всяком случае, из наших наблюдений видно, что в январе, феврале и марте оседания мшанок не наблюдалось (табл. 3). Самое большое оседание личинок мшанок отмечено нами в ноябре 1950 г., когда количество их достигло 19 250 экземпляров на $1 m^2$. Наибольший процент покрытия отмечен на стеклянных пластиинках в сентябре 1950 г. (70% площади) и на железных в июне 1949 г. (70% площади).

Таблица 3
Количество мшанок, ежемесячно оседавших на $1 m^2$ поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	40%	1950	784	22%	2566	102	0	0	0	358	5498
1950 г.	1697	2150	8800	37%	55%	19250	1162	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	70%	35%	3111	623	55%	1378	45	0	0	0	1821	3055
Стеклянные:												
1950 г.	3984	1825	5032	70%	1024	3140	8	—	—	0	425	4820

Личинки (*Cyphonautes*) наиболее распространенной у нас мшанки *Membranipora* встречаются в планктоне Севастопольской бухты (Островум, 1886) преимущественно весной и осенью. Зернов (1913) находил

¹ Определение видовой принадлежности ранних стадий мшанок потребовало специальных исследований, результаты которых не приводятся в этой статье. Поэтому приведенные здесь цифры относятся к мшанкам вообще.

их в июне и нередко даже зимой. Мы (Долгопольская, 1940) наблюдали их в течение круглого года с резким минимумом в феврале и марте.

Ботриллюс

Ботриллюсы, как и мшанки, являются колониальными животными, и определение количества осевших личинок их встречает такие же затруднения. Оседание ботриллюсов совершенно не наблюдалось в январе, феврале и марте 1950 г. (табл. 4). Во второй половине апреля 1950 г. они отмечены в количестве около 3000 особей на 1 м² на железных пластинках, достигли максимума в сентябре и октябре 1950 г., занимая в сентябре 72% поверхности стеклянной пластиинки, а в октябре покрывая мелкими колониями и отдельными особями всю поверхность пластиинки. В ноябре, а иногда и в декабре их бывает еще много, но после этого оседание совершенно прекращается.

Таблица 4

Количество ботриллюсов, ежемесячно оседавших на 1 м² поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	150	1125	269	430	2691	983	0	0	0	0	644
1950 г.	154	414	30%	72%	*	1583	171	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	2822	2045	0	89	134	556	0	0	0	0	2910	55%
Стеклянные:												
1950 г.	118	1349	1920	63%	360	0	0	—	—	0	0	545

По данным Зернова (1913), полновозрелые формы ботриллюсов встречаются с мая до октября, а вероятно и весь год. Наши материалами последнее предположение не подтверждается. Мы, как указано выше, не встречали оседающих личинок с января по март.

Устрицы

По данным В. Карпова (1903), изучавшего устричное дело, и С. А. Зернова (1913), период размножения устриц у Севастополя начинается с мая и длится весь июнь; отдельные икряные устрицы попадаются в июле и даже в августе. Свободноплавающих личинок устриц, по указаниям Борисяка (1905), в июне еще очень мало, особенно много их в июле и августе, снова мало в сентябре и крайне мало в октябре.

Таблица 5

Количество устриц, ежемесячно оседавших на 1 м² поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	0	16	172	0	0	0	0	0	0	0	0
1950 г.	0	1367	133	223	25	0	0	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	55	689	7778	222	0	0	0	0	0	0	0	0
Стеклянные:												
1950 г.	762	103	8	114	0	0	0	—	—	0	0	0

* Почти вся пластиинка покрыта мелкими колониями из нескольких особей.

Первые оседания устриц на наших опытных пластинках отмечены со второй половины июня как в 1949 г., так и в 1950 г. и достигают максимума в августе, после чего количество их снова начинает убывать, и со второй половины октября они уже не отмечаются (табл. 5), что вполне совпадает с приведенными выше данными Борисяка.

Трубчатые черви

Трубчатые известковые черви среди обрастателей наших пластинок были отмечены с конца мая и до ноября (табл. 6.), причем из них *Pomatoceros triquester* наблюдались все это время, тогда как *Spirorbis* были ограничены июлем—октябрем.

Таблица 6

Количество трубчатых червей, ежемесячно оседавших на 1 м² поверхности

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	0	15	0	25	0	0	0	0	0	0	0
1950 г.	0	0	0	100	33	0	—	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50	1744	0	111	0	0	0	0	0	0	0	0	222
Стеклянные:												
1950 г.	8	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	16

Половозрелые *Pomatoceros*, по С. А. Зернову, наблюдались с середины июля и в августе 1907 г., *Spirorbis* с зародышами бывает в мае, июне, июле и позже. Интересно отметить, что на наших установках трубчатые черви играли незначительную роль, тогда как у кавказских берегов (Поти) они могут быть доминирующей формой. По мнению Пайфинча (Pyefinch, 1950), для судов дальнего плавания имеют значение как обрастатели почти исключительно баланусы и трубчатые черви.

Гидроиды в обрастании наших пластинок играли также незначительную роль и редко встречались в больших количествах. Оседание их приходится главным образом на весеннее время — март—май и на осенне-зимнее — сентябрь — январь, хотя изредка они появляются и в другие месяцы.

Как было сказано выше, мы здесь не останавливаемся на отдельных видах, а объединяем их в соответствующие группы, так как видовые различия встречающихся в Черном море обрастателей настолько незначительны, что не имеют практического значения. Точно так же очень ничтожно значение большого числа подвижных животных, встречающихся более или менее постоянно на наших пластинках, каковы, например, немертины, коловратки, турбеллярии, хотя из последних *Leptoplana* указывается как хищник, истребляющий баланусов.

Очень многочисленны в обрастании диатомовые водоросли, а из простейших животных — колониальные и одиночные суворки, суктории и другие инфузории. Они особенно заметны в холодное время года, когда других обрастателей мало. Однако из-за их микроскопических размеров и ничтожной прочности они не имеют никакого практического значения в общей сумме обрастания.

Обобщая приведенные выше данные, можно сказать, что процесс оседания вообще имеет свой максимум, совпадающий с летне-осенним

сезоном, и минимум (январь, февраль, март, а иногда также и апрель), когда оседание бывает настолько незначительно по сравнению с теплым периодом, что им практически можно пренебречь, тем не менее нет ни одного месяца, когда бы обрастания не происходило.

Густота оседания зависит не только от факторов, изменяющихся по сезонам, но также от ориентации в пространстве обрастающей поверхности. Так, например, количество оседающих баланусов, как правило, больше на поверхности, обращенной вниз. Осевших баланусов на маленьких стеклянных пластинках, висевших горизонтально с 1 X по 14 XI 1949 г., с 11 XII 1949 г. по 2 I 1950 г. и с 15 XII 1949 г. по 15 I 1950 г., было соответственно: 1) на верхней стороне — 5, на нижней — 28, 2) на верхней — 7, на нижней — 21, 3) на верхней — 23, на нижней — 58.

Иногда увеличение оседания может не вызывать увеличения общего веса обрастания за тот или иной месяц, так как в результате чрезмерной густоты и недостаточности питания увеличивается смертность (Moore, 1935). Барнес и Поуэлл (Barnes a. Powell, 1950) пишут, что чрезмерная густота имеет своим результатом вымирание большей части осевших особей.

Мы специально не занимались этим вопросом,¹ однако известно (Алпатов, 1935 и др), что плотность населения, как всякий экологический фактор, имеет свои кардинальные точки: 1) минимум, который определяется возможностью оплодотворения у этих неподвижных животных, не выпускающих яйца из полости раковины; 2) оптимум; 3) максимум, приводящий к уродованию формы, увеличению смертности, т. е. иными словами, увеличение густоты оседания до известного предела стимулирует жизнедеятельность, а по достижении оптимальной величины подавляет ее. Присущий организму диапазон плотности населения с соответствующими кардинальными точками является таким же видовым признаком, как и любой морфологический признак, и изменение его должно подлежать тем же закономерностям. С другой стороны, организм изменением плотности своей популяции отвечает на изменения окружающей его внешней среды, и эта реакция также составляет видовой признак и также может изменяться.

Таким образом, с одной стороны, плотность населения является экологическим фактором, действующим на организм, а с другой стороны, плотность населения представляет собой определенную реакцию на изменения внешней среды, в том числе плотности. Эти взаимоотношения представляют собой весьма яркий пример диалектического единства организма с окружающими его условиями жизни.

Влияние плотности оседания личинок на обрастание должно изучаться именно с этих позиций.

Предельный рост обрастателей за первый месяц прикрепленной жизни в зависимости от времени оседания

Мы пока не ставили специальных наблюдений над ростом обрастателей, однако считаем необходимым привести те материалы, которые удалось получить попутно. Так как мы не имели возможности на наших сериях пластинок точно установить момент оседания и начала роста, то условно максимальными размерами, достигаемыми организмами в течение первого месяца прикрепленного образа жизни, мы считаем их максимальные размеры, обнаруженные на пластинке, находившейся в море в течение месяца.

¹ Об изменении формы баланусов в связи с плотностью оседания см. стр. 165.

Таблица 7

Максимальные размеры (кариноростральный диаметр основания), достигаемые баланусами в первый месяц после оседания в течение каждого месяца года (в см)

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	0.48	0.72	0.45	0.83	0.52	0.1	—	0.1	0.1	0.3	0.72
1950 г.	0.5	0.52	0.4	0.8	0.52	0.48	0.35	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	0.42	0.5	0.25	0.5	0.6	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.32	0.4
Стеклянные:												
1950 г.	0.6	0.5	0.72	0.8	0.4	0.15	0.15	—	—	0.1	0.4	0.7

Из данных табл. 7 видно, что рост баланусов в первый месяц их прикрепленной жизни не одинаков в разные месяцы года и имеет свои максимумы и минимумы, т. е. первоначальный рост баланусов находится в тесной зависимости от того, в какое время он протекал. При этом обнаруживается, что в случаях оседания баланусов с декабря по апрель их размеры не превышают за месяц 0.1 см, т. е. рост их в холодный период при температурах ниже 13° сильно замедлен. В мае скорость роста резко возрастает (0.72 см), затем несколько снижается, а в августе, сентябре и октябре возрастают снова, достигая за один месяц от 0.72 до 0.83 см.

Мидии

Как показали наши материалы, рост мидий за первый месяц их прикрепленной жизни очень незначителен. Даже во время наиболее интенсивного роста — в августе, максимальные размеры мидий не превышают 0.27 см. В остальные месяцы размеры их колеблются около 0.1 см.

Таблица 8

Максимальные размеры, достигаемые мидиями в первый месяц после оседания в течение каждого месяца года (в см)

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:	—	—	0.1	0.1	0.2	0.15	0.1	—	—	—	0.1	0.12
1949/50 г.	—	0.15	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—
1950 г.	0.15	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	0.1	—	0.1	0.23	—	0.1	—	—	—	0.1	0.1	0.1
Стеклянные:												
1950 г.	0.1	0.1	0.27	0.1	0.18	0.1	0.1	—	—	—	0.15	0.1

По данным В. П. Воробьева (1938), для Новороссийской бухты наибольший прирост в первый месяц прикрепленной жизни также наблюдался у мидий, прикрепившихся к субстрату в августе, но был значительно выше, чем в наших опытах, и равнялся 0.77 см. Наименьший прирост — 0.22—0.21 см — отмечен им у мидий, прикрепившихся в марте.

Рост устриц в первый после оседания месяц идет значительно интенсивнее, чем у мидий, и к концу месяца в июле и августе они достигают 1.0—1.2 см.

Что касается «белых» мшанок — *Membranipora*, то наибольшие размеры колоний (4.5 см в диаметре), наблюдавшиеся за первый месяц прикрепленной жизни, отмечены в июле, августе и сентябре. Проследить дальнейший рост отдельных колоний не удается так как вследствие значительной густоты оседания в этот период контуры колоний либо сливаются, либо наползают друг на друга, либо вновь насевшие особи нарастают вторым слоем. После января, февраля и марта — периода почти полного отсутствия оседания мшанок, появляются только отдельные, еще медленно растущие особи (зоиды). Лишь в мае были найдены колонии, достигавшие 1.7 см в диаметре.

«Красные» мшанки — *Lepralia* — растут медленнее, и размеры их бляшковидных колоний за первый месяц прикрепленной жизни не превышают 1.5 см в диаметре.

Ботриллюсы, как и прочие обрастатели, за первый месяц дают наибольший размер колоний в августе и сентябре (6 см). Значительно меньший рост они обнаруживают в июне, июле и октябре, а в ноябре, декабре, апреле и мае отмечены только отдельные особи. С января же по март они совсем не встречаются.

Что касается трубчатых червей *Pomatoceros*, то их максимальные размеры за первый после прикрепления месяц не превышали 1.1 см.

В заключение следует отметить, что рост обрастателей за первый месяц прикрепленной жизни идет быстрее на стеклянных пластинках, чем на железных, хотя, как выше было указано, оседание на железных пластинках интенсивнее, чем на стеклянных. Так, например, размеры балянусов на железных пластинках, выдерживаемых в течение 1 месяца за год наблюдений ни разу не превышали 0.6 см, тогда как на стеклянных за тот же период неоднократно наблюдались балянусы размером до 0.83 см.

Размеры, достигаемые организмами в первый месяц, зависят от времени оседания, т. е. от времени начала роста. Личинки, осевшие в одном месяце, достигают к концу его больших размеров, чем те же личинки за такой же промежуток времени, но осевшие в другом месяце, что может быть отнесено за счет совокупного действия по меньшей мере трех факторов: 1) температуры, повышение которой до оптимума ускоряет рост, 2) количества пищи, необходимой для роста, 3) плотности поселения, с увеличением которой выше оптимальной условия роста ухудшаются.

Констатирован также факт изменения формы балянусов, которая находится, видимо, в зависимости от плотности оседания.

Относительно изменчивости формы балянусов существует очень большая литература. Различают несколько типов формы балянусов: конусовидную — пателлевидную, когда отверстие уже основания, цилиндрическую, когда отверстие равно основанию, и бокаловидную, или стенториформную, когда отверстие шире основания. Объяснение такой изменчивости формы дается различное. Одни считают, что плоская форма соответствует прибойным условиям, высокая — тихой воде (Abel, 1926). Другие (Broch, 1924; Ulrich, 1927) полагают, что и те и другие формы могут быть и в тихой и в прибойной полосе, а главную роль здесь играет густота поселения, причем значение может иметь не только густота поселения особей того же вида, но и других обрастателей, которые могут, стесня, вызвать изменение раковинки балянуса. Точно так же высокая форма балянусов может быть вызвана обильным оседанием осадков (Ehrenberg, 1928), а также борьбой за необходимое для питания фильтрационное пространство.

В наших условиях, видимо, основную роль играет густота первого оседания, достигающая в некоторых случаях 224 155 особей на 1 м²,

или в среднем около 22 особей на 1 см², а значит местами возможно и гуще. Естественно, что при такой густоте населения рост баланусов в ширину должен быть крайне ограничен. Совершенно неизбежна обостренная борьба не только за площадь прикрепления, но и за пространство для фильтрации пищи и в силу вытекающего отсюда недостаточного питания¹ и более замедленный рост, что и выражается понижением величины максимальных размеров за месяцы максимального оседания: так, при средней густоте оседания 22.5 экз. на 1 см² максимальные размеры за месяц составляют 0.5 см, при густоте 1.7 экз. на 1 см² максимальный размер равен 0.8 см.

Изменение общего веса обрастания за каждый месяц

Неравномерность процесса обрастания может выражаться не только в количестве осевших за месяц организмов, но и в изменении их общего веса.

Как количество оседающих в течение месяца организмов, так и общий вес обрастания за месяц резко выявляют два периода: 1) зимний, когда общий вес обрастаний за месяц настолько ничтожен, что получаемый с пластинки соскоб весит менее 1 г, и 2) весенне-летне-осенний, когда общий вес обрастаний за месяц на 1 м² поверхности (сентябрь 1950 г.) достигал 567.3 г (табл. 9). После зимнего минимума суммарный вес осевших за месяц организмов начинает быть ощущимым только после второй половины марта, достигая 28.8 г на 1 м². С этого момента ежемесячный вес обрастания равномерно увеличивается, с некоторым подъемом между апрелем и маев (1950 г.) и заметным снижением суммы обрастаний в августе по сравнению с последующим резким подъемом и общим максимумом в сентябре, после чего начинается резкое снижение веса обрастания, которое в ноябре переходит в зимний минимум.

Таблица 9

Общий вес обрастания (в г) на 1 м² поверхности за каждый месяц года

Опытные установки	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
Стеклянные:												
1949/50 г.	—	154.4	84.0	120.1	93.3	46.2	—1	—1	—1	1.9	72.5	98.0
1950 г.	161.4	326.0	155.0	567.0	145.8	8.0	16.2	—	—	—	—	—
Железные:												
1949/50 г.	109.2	140.7	66.6	295.5	50.5	4.4	—1	—1	—1	—1	—1	74.4
Стеклянные:												
1950 г.	181.0	171.0	248.4	543.8	54.8	29.3	21.5	50.0	—	28.3	16.3	121.7

Процесс обрастания, как и процесс общего продуцирования органического вещества в море, имеет в течение года два подъема: один весенний, связанный с увеличением поступления солнечной энергии, за счет которой идет фотосинтез, и другой, связанный с увеличением поступления из более глубоких слоев материала для фотосинтеза в результате увеличения вертикальной циркуляции при остывании поверхности моря с конца лета.

¹ Предположение о том, что совместные фильтрационные движения густо сидящих баланусов увеличивают общий ток воды и, значит, обусловливают усиленную доставку пищи, если и можно допустить, то только до известного предела. Какой-либо согласованной направленности движений мы не наблюдали.

Указанная последовательность в изменении количества оседающих за месяц организмов и общего веса обрастания несомненно не повторяется из года в год. Закономерность этих годовых изменений может быть установлена только на основании исследований в течение длинного ряда лет, как это делают метеорологи при изучении метеорологических явлений.

Опыт 9-летней работы Коэ и Аллен (Сое а. Allen, 1937) над обрастанием у североамериканского берега Тихого океана, показывает необходимость соблюдения крайней осторожности при прогнозах, основанных на краткосрочных исследованиях.

Точно так же мы считаем, что отмеченную нами последовательность хода процесса обрастания нельзя распространять на все порты Черного моря, где даже при сохранении общего характера ритмичности оседания она может быть сдвинута в ту или другую сторону.

Общий вес обрастания за год

Что касается общего веса обрастания пластиинки, провисевшей в течение целого года, то из ряда установок для получения такого материала уцелело только несколько. Эти материалы мы и приводим здесь.

Общий вес обрастания за год (в кг, в пересчете на 1 м²) в зависимости от месяца начала опыта:

С 1 августа 1949 г. по 1 августа 1950 г.	69.69
» 1 сентября » » 1 сентября » »	106.75
» 1 ноября » » 1 ноября » »	61.27
» 1 декабря » » 1 декабря » »	58.02

Общий вес обрастания пластиинки, провисевшей в море в течение целого года, колеблется в зависимости от времени начала опыта. Так, например, общий вес обрастания пластиинки, провисевшей в море с сентября по сентябрь, составляет 106.75 кг на 1 м², а пластиинки, висевшей с декабря по декабрь, — только 58.02 кг.

Общий вес обрастания пластиинки, пробывшей в море круглый год, зависит не только от температуры, плотности оседания и количества пищи, но, повидимому, главным образом имеют значение густота и характер первоначального обрастания. Так, если начало обрастания имело место в период максимального оседания и роста, то к концу года в лучшем случае в общем весе обрастания будут участвовать все организмы, растущие с момента погружения пластиинки. Последующее оседание, как будет сказано ниже, тормозится ранее осевшими организмами. Если начало обрастания падает на период меньшей, чем в первом случае, интенсивности процесса обрастания, то на конечной сумме веса обрастания скажется то, что ряд организмов растет не весь год, а соответственно меньший срок, в зависимости от того, когда организм осел и начал расти.

В действительности, даже зная точное количество занявших всю поверхность пластиинки организмов, зная их индивидуальный рост за год, трудно предугадать точный вес обрастания в конце года, так как нет еще метода учета всех возможных внутренних и внешних факторов, влияющих на ход процесса. Тем не менее общая схема, рисующая с теми или иными отклонениями изменения годового веса обрастания в зависимости от того, когда оно началось, судя по нашим, еще не длительным наблюдениям, уже намечается.

И еще раз, как это вытекает из данных о количестве и весе ежемесячно оседающих организмов, необходимо обратить внимание на то практическое значение, которое может иметь эта схема.

В отдельных случаях, на стационарных установках вес обрастаний за год достигал у нас 158.6 кг на 1 м² поверхности. Однако не следует думать, что длительное — многолетнее — пребывание поверхности в море может дать пропорциональное, по сравнению с годовым сроком, увеличение общего веса обрастания. Так, например, В. Н. Никитин (1947) для Севастополя указывает, что общий вес обрастания на барже, не очищавшейся в течение 5 лет, достигал только 94.5 кг на 1 м², что по сравнению с нашими данными за один год составляет только 60%.

Несоответствие между весом годового и многолетнего обрастания можно объяснить следующим образом.

Выходя за известный предел роста колонии по субстрату, ботриллюсы начинают расти в направлении от субстрата, давая громадные грозди и лопасти, которые, как мы неоднократно наблюдали, обрываются под влиянием собственной тяжести, увлекая за собой значительную часть обрастания, с которым они были связаны. Точно так же, дойдя до предельного возраста, мидии отмирают и просто отваливаются, вызывая тем самым, так же как и отпадение ботриллюсов, резкое уменьшение веса обрастания.

Формирование обрастания

Вопрос о последовательности прикрепления различных категорий обрастателей до сих пор остается спорным. Некоторые исследователи считают, что непременным условием прикрепления личинок обрастателей является наличие слизистой пленки, состоящей, согласно Герпену и Дюлиску (Герпин а. Дюлискуэт, 1938), из бактерий, диатомовых и других микроорганизмов вместе с прилипшими к ним органическими и неорганическими частицами. Другие, однако, полагают, что личинки обрастателей могут прикрепляться к только что погруженной поверхности, прежде чем на ней образуется какая-либо видимая пленка, и, следовательно, последняя не является безусловно необходимой для первого поселения личинок прикрепленных форм (Miller, 1948 и др.).

Третья категория исследователей, в частности Цобелл (ZoBell, 1939) предполагает, что слизистая пленка может облегчать прикрепление обрастателей различными путями: 1) улавливая и запутывая свободноплавающих личинок, 2) обесцвечивая или затеняя блестящую поверхность субстрата, 3) как источник питания,¹ 4) защищая оседающие организмы от токсинов ядовитых красок, 5) увеличивая щелочность поверхностной пленки и тем способствуя отложению известковых цементов, 6) влияя на потенциал поверхности.

Наши наблюдения над оседанием личинок обрастающих организмов показали, что личинки прикрепляются и на совершенно чистой поверхности, лишенной каких бы то ни было признаков диатомовых. Применимые нами пластинки из тонкого стекла позволяли, в особенности при одновременном вывешивании двух плотно прилегающих и связанных друг с другом пластинок (в результате чего одна сторона каждой пластинки остается свободной от обрастаний), проверить это непосредственно под микроскопом, при просмотре препарата через стекло со стороны подошвы осевших организмов.

Что касается необходимости предварительной бактериальной подстилки то проверка этого нами пока не была произведена, но заранее можно

¹ Вряд ли это может иметь значение для прикрепленных форм, питающихся взвешенной в воде пищей, а не соскабливающих ее с субстрата.

думать, что необходимость ее как подстилки для других организмов вряд ли более вероятна, чем для диатомовых, а что касается последних, то Фергюсон (Ferguson, 1950, стр. 88), специально занимавшийся этим вопросом, пишет, что диатомовых он находил обычно в непосредственном контакте со стеклом, т. е. без бактериальной подстилки. Возможно, что представление о необходимости бактериальной пленки возникло по аналогии с необходимостью предварительного образования почвенной подстилки для формирования группировки организмов в наземных условиях.¹

Заселение опытной пластинки с первого момента начинается не диатомовыми и простейшими, а тем сообществом организмов, личинки которых в данный момент имеются в планктоне.

С. Б. Гринбарт (1948, стр. 18) пишет: «Проходит несколько дней (5—6) до появления первых микроскопических растительных и животных организмов в виде незначительного налета диатомовых и других водорослей и простейших. И лишь позже, на 12—13-й день, появляются первые экземпляры балянусов». К сожалению, автор не указывает, к какому времени года относятся его наблюдения. Это вполне вероятное положение для зимнего времени, когда основной фон обрастания составляют диатомовые, простейшие, а балянусы и мшанки оседают только изредка.

Наши наблюдения над обрастанием пластинок, вывешиваемых на короткие сроки — до одних суток, показали, что заселение может начинаться немедленно после погружения пластинки, и в период большого разнообразия личинок обрастателей мы даже в первые часы наблюдений уже находим прикрепившихся циприсовидных личинок балянусов, мшанок, ботриллюсов и др.

Оседание личинок на новую, свободную от обрастания поверхность идет значительно интенсивнее, чем на поверхность, уже занятую другими организмами. Повидимому, здесь играет роль или выедание ранее осевшими животными подплывающих личинок, или их отпугивание, как результат движения усиков, шупалец и проч., а может быть, и химические изменения среды, меняющие знак таксида.

Китчинг (Kitching, 1937) пишет, что ранее поселившиеся организмы ни в коем случае не облегчают поселения последующих, за исключением тех случаев, когда они образуют для них субстрат. Пайфинч (Pye Finch, 1948) считает, что вообще наличие других организмов заметно уменьшает плотность оседания *Balanus balanoides*; при этом играет роль характер организмов. Так, например, гидроиды и водоросли препятствовали оседанию; поверхность же, покрытая мидиями и балянусами, в отношении оседания не отличалась от необросшей.

Наши данные совпадают только с первой частью мнения Пайфинча. Что касается второй части его высказывания, то, по нашим наблюдениям, оно справедливо только в отношении первых этапов после прикрепления; более взрослые формы этих обрастателей явно препятствуют оседанию.

За первыми поселенцами следуют другие, также в зависимости от наличия их личинок в планктоне, и, таким образом, создается первая группировка, характеризующаяся тем многообразием видов, личинки которых имеются в планктоне, что расходится с мнением Н. И. Тарасова (1949, стр. 33), что «вначале обрастание развивается качественно однобразно», и В. Н. Никитина (1947, стр. 1184), что «опущенная в море в мае—июне пластинка через несколько дней в большинстве случаев засе-

¹ Вопросы о значении бактерий для обрастания ядовитых поверхностей мы здесь не касаемся.

ляется преимущественно какой-либо одной формой». Мы неоднократно в период большого разнообразия личинок обрастателей наблюдали на маленьких однодневных пластинках одновременное оседание балянусов, мшанок, ботриллюсов, мидий и прочих и не видим причин, ограничивающих видовой состав первых поселенцев на пластинке.

В дальнейшем, с ростом отдельных колоний, идет вытеснение и обра-стание одного вида другим. Особенно быстро распространяются мшанки и ботриллюсы.

Однако период угнетения ими других видов длится недолго. Ботриллюсы, разрастаясь, выходят за пределы субстрата, как мы уже говорили, образуя нечто вроде грозевидных сталактитов, которые от собственной тяжести обрываются, нередко увлекая за собой мидий, если только мидии были покрыты ими. Мшанки же не только обрастают другие виды, но дают многослойные образования, однако продолжительность жизни отдельных особей колоний невелика и они образуют субстрат для оседания других видов, в частности мидий. Иногда менее чем за полгода наблюдается чередование нескольких слоев мшанок с другими обрастаелями, особенно балянусами, что, видимо, стоит в связи с колебаниями интенсивности размножения и роста этих форм.

В результате этой борьбы доминирующей формой оказываются мидии, образующие густые, плотные щетки, закрывающие весь субстрат и тем самым препятствующие дальнейшему оседанию на него других обрастателей, личинки которых, очевидно, в громадном большинстве засасываются или отпугиваются мидиями при их гигантской фильтрующей работе (Воскресенский, 1948; Миронов, 1948). Только отдельным редким экземплярам удается осесть на взрослых мидий. Этим, повидимому, объясняется тот факт, что в Севастопольской бухте все стационарные подводные сооружения покрыты почти исключительно мидиями. То же наблюдал в Калифорнии Шеер (Scheer, 1943).

Таким образом, в основе изменений, определяющих последовательность в развитии обрастаний, лежат по преимуществу сроки появления личинок и относительная скорость роста различных организмов.

В развитии обрастаний мы должны различать два типа изменений: первый — сезонный, являющийся главным образом результатом сезонных изменений в размножении обрастающих организмов, а правильнее — в оседании на субстрат их личиночных стадий после некоторого периода свободной жизни в планктоне, второй — сукцессивный, являющийся результатом отношений компонентов обрастаний к изменениям физических и биоценотических факторов.

В результате взаимодействия этих двух категорий изменений в течение некоторого времени идет борьба между отдельными компонентами обрастаний, причем каждой стадии этой борьбы соответствует своя доминирующая форма, сменяемая другой, последующей. Балянусы сменяют мшанок, затем мшанки вытесняют балянусов, пока не образуется, наконец, более устойчивая, т. е. более соответствующая данным условиям группировка, где доминирующей формой в условиях Севастопольской бухты будут мидии, которых мы можем наблюдать из года в год на причальных бочках и других подобных установках. Дальнейший процесс изменения этой группировки принимает уже более замедленный темп, в ней также происходят изменения, но они слишком медленны, чтобы их уловить, или слишком незначительны, чтобы оказывать заметное влияние на общий ее характер.

Итак, в процессе обрастания опытных пластинок из моментов, различаемых в сукцессии экологами (см. Кашкаров, 1945), мы имели возможность наблюдать:

- 1) обнажение — соответствующее моменту погружения в море чистой опытной пластинки;
- 2) миграцию, или эцезис — оседание из планктона личинок обрастающих организмов,
- 3) соревнование — борьбу доминирующих форм,
- 4) стабилизацию (понятно, относительную, как замедленный процесс изменений)¹ — длительное доминирование мидий.

Мы не выделяем эцезис как самостоятельный момент, связанный с экологическим приспособлением организма к новому биотопу, а рассматриваем его как возрастной — переход от планктонного образа жизни личинок к прикрепленному, соответствующий следующей, прикрепленной возрастной фазе. Точно так же особого периода реакции на внешнюю среду мы не могли отметить, так как уже тотчас после прикрепления новая форма попадает в биотоп, свойственный ее возрастной стадии.

Заключение

Собраны данные за год о количестве ежемесячно оседавших организмов.

Число отдельных обрастателей может колебаться по месяцам — от 0 до 224 800 экз. на 1 м² (балинусы) и от 0 до 6000 на 1 м² (мидии).

Увеличение густоты оседания до известного предела стимулирует жизнедеятельность организмов, а по достижении оптимальной величины подавляет ее.

Общий вес организмов, оседающих в течение месяца на 1 м², колебается от величин менее грамма (зимой) до 548 г (осенью — сентябрь).

Общий вес обрастания за год на 1 м² поверхности колебается в зависимости от месяца, когда оно началось, например: пластиинка, висевшая год — с декабря по декабрь, дает 53.02 кг на 1 м², а пластиинка, висевшая год — с сентября по сентябрь, — 106.75 кг на 1 м².

Размеры, достигаемые обрастателями за первый месяц прикрепленной жизни, зависят от месяца оседания и колеблются у балинусов от 1 до 8 мм, у мидий — от 0.3 до 1.5 мм.

Заселение опытной пластиинки начинается не диатомовыми и простейшими, а комплексом организмов, личинки которых в данный момент имеются в планктоне, от этого и зависит степень многообразия видов первоначальной группировки.

Оседание личинок на новую, свободную от обрастания поверхность идет интенсивнее, чем на поверхность, уже занятую другими организмами. В дальнейшем с ростом отдельных колоний идет вытеснение и обрастание одних видов другими. В результате всей этой борьбы, доминирующей формой оказываются мидии, образующие густые, плотные щетки, препятствующие дальнейшему оседанию личинок. Этим должно объясняться монотонное обрастание чистыми мидиями стационарных установок.

Количество оседающих балинусов превалирует на поверхностях, обращенных вниз.

Настоящую статью мы не рассматриваем как результат вполне законченного исследования. Это первый год работы, годискания и освоения методики наблюдений, разработки программы дальнейших исследований — выявления требующих неотложного разрешения вопросов.

Закономерность изменений годового хода процесса обрастания может быть установлена только на основании исследований в течение ряда лет, как это принято в метеорологии.

¹ Термин «стабилизация» можно было бы заменить термином «замедленная сукцессия», не требующим никаких оговорок.

ЛИТЕРАТУРА¹

- Аллатов В. В. Плотность населения как экологический фактор. Усп. совр. биолог., 1934, т. III, в. 1.
- Аллатов В. В. Среда и рост животных. Сборн. «Рост животных», 1935.
- Борисик А. А. Pelecypoda черноморского планктона. Изв. Акад. Наук, 1905, сер. 5, т. 22.
- Воробьев В. П. Мииды Черного моря. Тр. Аз.-Чер. НИРО, 1938, № 11.
- Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря. Тр. Гос. Океаногр. инст., 1948, в. 6 (18).
- Гринбарт С. Б. Результаты дослідженій над обрастанням дослідних платівок у Чорному морі. Праці Одеськ. Держ. унів., 1948, т. 3, в. 1.
- Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадагск. биолог. ст., 1940, в. 6.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. Наук, 1913, т. XXXII, № 1.
- Карпов В. Отчет о командировке на Черном море для изучения устричного дела. Вестн. рыбопром., 1903, XVIII год, № 6 и 7.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. 1945.
- Лигнау Н. Г. Процесс обрастания в море. Русск. гидробиолог. журн., 1924, т. III, № 11—12; 1925, т. IV, № 1—2.
- Миронов Г. Н. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря. Тр. Севастопольск. биолог. ст., 1948, т. VI.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. II. Зоопланктон, кроме Сорерода и Cladocera. Тр. Севастопольск. биолог. ст., 1929, т. I.
- Никитин В. Н. Биология обрастания судов в Черном море. Докл. АН СССР, 1947, т. 58, № 6.
- Остроумов А. А. Опыт исследования мшанок Севастопольской бухты в систематическом и морфологическом отношениях. Тр. Казанск. общ. естествоиспыт., 1886, т. 16, в. 2.
- Тарасов Н. И. Биология моря и флот. Военмориздат, 1943.
- Тарасов Н. И. Коррозия и обрастание. Природа, 1949, № 11.
- Ульянин В. Н. О пелагической фауне Черного моря. Изв. Общ. любит. естествозн., 1870, т. 8, в. 1.
- *Abel O. Amerikafahrt. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1926.
- Barnes H. a. H. T. Powell. The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, after a heavy initial settlement. Journ. Anim. Ecol., 1950, v. 19, № 2.
- Broch H. J. Cirripedia thoracica von Norwegen und dem norwegischen Nordmeere. Eine systematische und biologisch-geographische Studie. Vidensk. Skr., 1924, Bd. I, mat.-nat. Kl., № 14.
- Caspers H. Die Bewuchsgemeinschaft an der Landungsbrücke der Nordseeinsel Spiekeroog und das Formproblem von *Balanus*. Zool. Jahrb., 1949, Abt. Syst., Bd. 78, H. 3.
- Coe W. R. a. W. E. Allen. Growth of sedentary marine organisms on experimental blocks and plates for nine successive years at the pier of the Scripps Institution of Oceanography. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 1937, Tech. Ser. McDougall K. Sessile Marine Invertebrates of Beaufort, N. C. Ecologic. Monographs, 1943, v. 13, № 3.
- *Ehrenberg K. Über Standartsformen. Verh. Zool. Bot. Ges., Wien, 1928, Bd. 78.
- *Elmquist R. E. Notes on the Breeding and Growth of Marine Animals in Clyde Sea Area. Scott. Mar. Biol. Assoc. Ann. Rep., 1922.
- Ferguson W. Investigations on underwater Fouling. I. The Role of Bacteria in the Early Stages of Fouling. Australian Journ. Mar. Freshw. Research, 1950, v. I, № 1.
- Fuller J. L. Season of attachment and growth of sedentary marine organisms at Lamoin, Maine. Ecology, 1946, v. 27 (2).
- Hentschel E. Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen. Mitt. Zool. Mus. Hamburg, 1916, V. XXXIII.
- Herpin R. a. R. Duliscouet. Le rôle d'une membrane microbienne dans l'efficacité des peintures destinées à protéger les catenes de bateaux contre les organismes encrasants. C. R. Acad. Sci. Paris, 1938, t. 207.
- Kitching J. A. Studies in sublittoral ecology. II. Recolonisation of the upper margin of the sublittoral region. Journ. Ecol., 1937, v. 25.

¹ Статьи, обозначенные звездочкой, цитируются по другим авторам.

- *Kolosvary G. Über die Ursache der verschiedenen Gehäuseformen der Balanen. Fol. Zool. hydrobiolog., Riga, 1934, Bd. 7.
- Miller M. A., J. C. Raper and F. Whedon. The role of slime films in attachment of fouling organisms. Biol. Bull., 1948, v. 94, № 2.
- Pomerat C. M. and E. R. Reiner. The influence of surface angle and light on the attachment of barnacles and other sedentary organisms. Biol. Bull., 1942, v. 82.
- Pyefinch K. A. Notes on the Biology of Cirripedes. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1948, v. XXVII, № 2.
- Pyefinch K. A. Notes on the ecology of shipfouling organisms. Journ. Animal Ecol., 1950, v. 19, № 1.
- Scheer B. The development of fouling communities. Biol. Bull., 1943, v. 89.
- ZoBell C. E. The Biological approach to the preparation of antifouling paints. Scientific Section, National Paint, Varnish and Lacquer Assoc., 1939, Circ. 588.